



HAL
open science

Étude bibliographique du plumage et du processus de la mue des oiseaux sauvages en France et applications en centres de soins pour la faune sauvage : sous-titre

Chloé Hermetz

► To cite this version:

Chloé Hermetz. Étude bibliographique du plumage et du processus de la mue des oiseaux sauvages en France et applications en centres de soins pour la faune sauvage : sous-titre. Médecine vétérinaire et santé animale. 2022. dumas-04104507

HAL Id: dumas-04104507

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04104507v1>

Submitted on 24 May 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE DU PLUMAGE ET DU PROCESSUS DE LA MUE DES OISEAUX SAUVAGES EN FRANCE ET APPLICATIONS EN CENTRES DE SOINS POUR LA FAUNE SAUVAGE

THESE D'EXERCICE

pour obtenir le titre de
DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

DIPLOME D'ÉTAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

HERMETZ Chloé, Patricia, Alain, Marie

Directeur de thèse : M. Guillaume LE LOC'H

JURY

PRESIDENT :

M. Christophe PASQUIER

Professeur à l'Université Paul Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :

M. Guillaume LE LOC'H

M. Nicolas GAIDE

Maître de Conférences à l'École Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

Maître de Conférences à l'École Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation
ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE**

Liste des directeurs/assesseurs de thèse de doctorat vétérinaire

Directeur : Professeur Pierre SANS

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Pharmacologie, thérapeutique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et industrie des aliments d'origine animale*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, statistiques, modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la reproduction, endocrinologie*
- Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SCHELCHER François**, *Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie médicale animale et comparée*

PROFESSEURS 1^{ère} CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et industrie des aliments*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, anatomie pathologique*
- Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie vétérinaire*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootecnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie pathologique, animaux d'élevage*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et thérapeutique*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des ruminants*

PROFESSEURS 2^{ème} CLASSE

- Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
- M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des équidés et des carnivores*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*
- Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation animale*
- M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, imagerie médicale*
- Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles*
- M. **RABOISSON Didier**, *Médecine de population et économie de la santé animale*
- M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et infectiologie*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la reproduction*
Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et industrie des denrées alimentaires d'origine animale*
Mme **CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et mathématiques*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*

MAITRES DE CONFERENCES CLASSE NORMALE

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BRET Lydie**, *Physique et chimie biologiques et médicales*
Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
M. **CARTIAUX Benjamin**, *Anatomie, imagerie médicale*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
Mme **DANIELS Hélène**, *Immunologie, bactériologie, pathologie infectieuse*
Mme **DAVID Laure**, *Hygiène et industrie des aliments*
M. **DIDIMO IMAZAKI Pedro**, *Hygiène et industrie des aliments*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*
Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*
Mme **GRANAT Fanny**, *Biologie médicale animale*
Mme **JOURDAN Géraldine**, *Anesthésie, analgésie*
M. **JOUSSERAND Nicolas**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des équidés*
Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **MILA Hanna**, *Elevage des carnivores domestiques*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
M. **VERGNE Timothée**, *Santé publique vétérinaire, maladies animales réglementées*
Mme **WARET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*
Mme **PALIERNE Sophie**, *Pathologie chirurgicale*
M. **GAIDE Nicolas**, *Anatomie Pathologique*

INGENIEURS DE RECHERCHE

- M. **AUMANN Marcel**, *Urgences, soins intensifs*
M. **AUVRAY Frédéric**, *Santé digestive, pathogénie et commensalisme des entérobactéries*
M. **CASSARD Hervé**, *Pathologie des ruminants*
M. **CROVILLE Guillaume**, *Virologie et génomique cliniques*
Mme **DEBREUQUE Maud**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
Mme **DIDIER Caroline**, *Anesthésie, analgésie*
Mme **DUPOUY GUIRAUTE Véronique**, *Innovations thérapeutiques et résistances*
Mme **GAILLARD Elodie**, *Urgences, soins intensifs*
Mme **GEFFRE Anne**, *Biologie médicale animale et comparée*
Mme **GRISEZ Christelle**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
Mme **JEUNESSE Elisabeth**, *Bonnes pratiques de laboratoire*
Mme **PRESSANTI Charline**, *Dermatologie vétérinaire*
M. **RAMON PORTUGAL Félipe**, *Innovations thérapeutiques et résistances*
M. **REYNOLDS Brice**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
Mme **ROUCH BUCK Pétra**, *Médecine préventive*
M. **DELPONT Mattias**, *Clinique Aviaire*
Mme **POUJADE Agnès**, *Anatomie pathologique Vétérinaire*
Mme **LAYSSOL-LAMOUR Catherine**, *Imagerie Médicale*
Mme **SAADA Chloé**, *Gestion intégrée de la santé des ruminants*

Remerciements

Je tiens à adresser mes plus profonds remerciements,

A Monsieur le Professeur Christophe Pasquier

Professeur des Universités, Praticien hospitalier à l'Université Paul Sabatier de Toulouse

Service de virologie du CHU de Toulouse

Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse,

Hommages respectueux.

A Monsieur le Docteur Guillaume Le Loc'h

Maître de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse (ENVT)

Médecine zoologique et de la faune sauvage

Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la direction de ce travail de thèse, pour m'avoir accordé votre confiance et pour toute votre aide et patience.

Veillez trouver ici l'expression de ma reconnaissance et de mon profond respect.

A Monsieur le Docteur Nicolas Gaide

Assistant d'Enseignement et de Recherche Contractuel à l'ENVT

Anatomie pathologique – Service d'Histologie

Pour m'avoir fait l'honneur d'être assesseur de cette thèse,

Hommages respectueux.

Table des matières

Table des annexes	5
Table des figures	5
Tableaux	7
INTRODUCTION	8
PARTIE I - LA MUE : PROCESSUS DE RENOUVELLEMENT DES PLUMES	9
1. Anatomie de la plume	9
1.1. Structure de la plume	9
1.2. Types de plumes	12
1.2.1. Les plumes de contour	12
1.2.2. Les autres types de plumes	13
1.3. Organisation topographique du plumage	15
1.3.1. L'aile	15
1.3.2. La queue	17
1.3.3. Le corps	17
1.4. Les propriétés du plumage	17
1.4.1. La flexibilité et le vol	18
1.4.2. L'imperméabilité à l'eau	23
1.4.3. Le plongeon et la flottabilité	27
1.4.4. La thermorégulation	29
2. La croissance de la plume	31
2.1. Pousse et développement de la plume	31
2.2. Vitesse de croissance de la plume	34
2.2.1. Variations entre les plumes : allométrie	34
2.2.2. La limite folliculaire	36
3. Mue et plumage	37
3.1. La mue dans le cycle annuel	37
3.1.1. L'usure des plumes	37
3.1.2. L'intégration de la mue dans le cycle	39
3.2. Terminologie de la mue	42
3.3. Les stratégies de mue	44
3.3.1. Petites et moyennes espèces avec conservation du vol	45
3.3.2. Stratégies des grandes espèces avec vol conservé	46
3.3.3. Mue avec vol non conservé : mue simultanée	48
4. Physiologie de la mue	49
4.1. Initiation de la mue	50

4.1.1.	Cycle circannuel	50
4.1.2.	Photopériode.....	51
4.1.3.	Hormones thyroïdiennes	53
4.1.4.	Prolactine.....	56
4.1.5.	Hormones sexuelles.....	57
4.2.	Facteurs de variations de la mue.....	59
5.	Energie et nutrition lors de la mue	62
5.1.	Coûts énergétiques de la mue	62
5.1.1.	Les produits de la mue	62
5.1.2.	Les ajustements physiologiques associés à la mue	63
5.1.3.	Modifications du comportement	65
5.1.4.	Coûts liés à la thermorégulation.....	66
5.1.5.	Performances aérodynamiques.....	68
5.1.6.	Immunité	71
5.2.	Besoins nutritionnels	72
5.2.1.	Besoins apparents et estimés en acides aminés et protéines	72
5.2.2.	Métabolisme protéique	73
5.2.3.	Apports protéiques et en acides aminés	75
5.2.4.	Autres nutriments	77
5.3.	Besoins énergétiques	78
5.3.1.	Besoins énergétiques mesurés	78
5.3.2.	Rendement de la mue	80
5.3.3.	Apports énergétiques.....	81
	PARTIE II - ANOMALIES DES PLUMES ET DE LA MUE	82
1.	Atteintes du plumage et de la structure des plumes	82
1.1.	Traumatismes.....	82
1.1.1.	Catégories de traumatismes.....	82
1.1.2.	Thérapeutique.....	84
1.2.	Ectoparasites	91
1.2.1.	Poux.....	91
1.2.2.	Acariens.....	94
1.2.3.	Hippobosques	95
1.2.4.	Myiases.....	96
1.3.	Agents infectieux des plumes: bactéries et mycoses	96
1.4.	Souillure du plumage.....	98
1.4.1.	Contaminants huileux.....	99
1.4.2.	Traitement lors de souillure avec produits huileux	100
1.4.3.	Détergents et eaux usées	105
1.4.4.	Substances collantes	105

1.4.5.	Cendre et suie	107
1.5.	Défaut d'entretien du plumage	108
1.5.1.	Entretien de la structure.....	108
1.5.2.	Glande uropygienne	110
2.	Anomalies de croissance des plumes	111
2.1.	Malnutrition	111
2.1.1.	Carences	111
2.1.2.	« Angel wing »	114
2.2.	Anomalies d'origine génétique.....	117
2.2.1.	Aberrations de couleur	117
2.2.2.	Syndrome des plumes pincées.....	121
2.2.3.	Autres conditions.....	122
2.3.	Barres de stress	123
2.4.	Maladies métaboliques	128
2.4.1.	Affections thyroïdiennes	128
2.4.2.	Intoxications environnementales.....	129
2.4.3.	Hépatopathies	130
2.4.4.	Ostéodystrophie.....	130
2.4.5.	Autres	131
2.5.	Atteinte folliculaire.....	131
2.5.1.	Traumatisme folliculaire et folliculite secondaire.....	131
2.5.2.	Folliculites et affections virales.....	133
2.5.3.	Folliculites bactériennes	137
2.5.4.	Affections fongiques	138
3.	Anomalies de la mue	138
3.1.	« Mue de stress »	138
3.2.	Anomalies de la mue en milieu naturel	139
3.2.1.	Altérations du déroulement de la mue.....	139
3.2.2.	Asymétrie de la mue.....	141
3.3.	Anomalies de la mue en captivité.....	142
PARTIE III - APPLICATIONS EN CENTRE DE SOINS POUR LA FAUNE SAUVAGE EN FRANCE		144
1.	Examen et évaluation du plumage	144
1.1.	Reconnaître la présence d'une mue	144
1.2.	Evaluer et relever les anomalies cliniques.....	148
2.	Limitier les dommages aux plumes lors de l'hospitalisation	150
2.1.	Précautions lors de la capture et contention	150
2.2.	Transport.....	152
2.3.	Logement en hospitalisation	154

2.4.	Alimentation et complémentation	156
2.5.	Considérations lors d'actes	159
2.5.1.	Considérations pré- et post-opératoires	159
2.5.2.	Soins divers	160
3.	Réhabilitation et plumage.....	161
3.1.	Considérations en volière pour maintenir et entretenir les plumes	161
3.1.1.	Eviter les dégâts traumatiques et le stress	161
3.1.2.	Eviter les contaminations	163
3.2.	Enture.....	165
3.2.1.	Conditions	165
3.2.2.	Matériel	166
3.2.3.	Préparation pré-intervention.....	167
3.2.4.	Intervention	168
3.2.5.	Post-enture.....	173
3.3.	Redressement des plumes	173
3.4.	Evaluation en réhabilitation.....	175
3.4.1.	Evaluation pour le vol	175
3.4.2.	Evaluation pour l'imperméabilité et l'isolation	177
4.	Muer en centre de soins.....	180
4.1.	Mue naturelle	180
4.2.	Induction de la mue	181
4.2.1.	Arrachage	182
4.2.2.	Manipulation de la photopériode.....	182
4.2.3.	Manipulation de la température.....	185
4.2.4.	Hormones thyroïdiennes	185
4.2.5.	Autres molécules inductrices	188
	CONCLUSION.....	189
	BIBLIOGRAPHIE	191
	Annexes	219

Table des annexes

Annexe 1 : Stratégies de mue d'espèces communément rencontrées en centres de soins en France métropolitaine.....	219
Annexe 2 : Système de relevé des anomalies des plumes de vol, inspiré de Scott 2016.	222
Annexe 3 : Durée de mue postnuptiale complète chez des espèces présentes en France métropolitaine.....	223
Annexe 4 : Grille de critères non exhaustifs d'orientation du choix de renouvellement des plumes ou du plumage.....	224

Table des figures

Figure 1 : Anatomie d'une plume de contour de poule (traduit de Lucas 1972).	10
Figure 2 : Coupe transversale de deux barbes pennacées d'une plume de contour de poule (traduit de Lucas 1972).	11
Figure 3 : Topographie du plumage d'une aile(dessin de Jenni et al. 1994).	16
Figure 4 : Structure des filaments de β -kératine (Wang et al. 2016)	18
Figure 5 : Représentation de l'organisation des fibrilles pour former les rachis, barbes et barbules (Lingham-Soliar 2017).	19
Figure 6 : Verrouillage des barbules, vue en microscopie électronique (Sullivan et al. 2017).	20
Figure 7 : Systèmes de réduction du son sur une rémige primaire de Hibou Moyen-duc (<i>Asio otus</i> , source personnelle).	22
Figure 8 : Formation d'une goutte par la barrière imperméable du vexille (source personnelle).	23
Figure 9 : Formation de l'angle de contact d'une goutte sur une surface pleine (a) et poreuse (b) couverte d'un film hydrophobe (Rijke et al. 2011).	23
Figure 10 : Effet des paramètres de la microstructure des plumes sur leurs propriétés d'imperméabilité	27
Figure 11 : Microphotographies de barbules plumulacées d'un canard de surface (Dove et al. 2007).....	28
Figure 12 : Facteurs influençant le piégeage de l'air dans le plumage des oiseaux favorisant l'immersion ou la flottabilité.....	28
Figure 13 : Structure du follicule plumeux (Yu et al. 2002).	31
Figure 14 : Modèle de croissance hélicoïdale d'une plume de contour montrant l'arrangement des barbes de la plume et de l'hypoptyle (Lucas 1972).	32
Figure 15 : Amorce d'une barbe et de barbules (Yu et al. 2002).	32
Figure 16 : Décoloration et usure des rectrices d'une mésange charbonnière au printemps (source personnelle)	38
Figure 17 : Exemple de cycles annuels communs chez les passereaux et de l'intégration de la mue postnuptiale dans ce cycle (Newton 2009).	41

Figure 18 : Séquences classiques de de mue postnuptiale (dessin de Jenni et al. 1994).....	43
Figure 19 : Rémiges d'un accipitridé de taille moyenne nécessitant deux cycles de mue ou plus pour un renouvellement complet des rémiges lors de sa 3 ^e mue postnuptiale (Zuberogoitia et al. 2018).....	47
Figure 20 : Fuligule milouin femelle en mue simultanée des rémiges (photographie de Jean-Luc Fronval).....	48
Figure 21 : Synthèse des mécanismes hypothétiques influençant la mue postnuptiale des espèces sauvages en milieu tempéré.	56
Figure 22 : Variation de la durée de mue sur les sites de reproduction selon le poids chez 48 espèces de passereaux (De La Hera et al. 2009).	59
Figure 23 : Variation de la durée de mue postnuptiale chez 90 espèces de passereaux présentant différentes stratégies de migration et site de mue (Kiat et al. 2019).	60
Figure 24 : Vautour fauve (<i>Gyps fulvus</i>) immature en mue (photographie de Djamel Makhloufi).....	68
Figure 25 : Plume de sang cassée au niveau de son fourreau vascularisé (Muller 2009).	84
Figure 26 : Repousses dysplasiques de rémiges secondaires d'un Crécerelle d'Amérique après arrachage (Delnatte et al. 2014)	87
Figure 27 : Plume de contour dont les barbules de la partie duveteuse ont été attaquée par des poux, ne laissant que les barbes (illustration de Atkinson et al. 2008).	91
Figure 28 : Dégâts attribués à une infection par <i>Candida</i> sp (Muller 2009).	97
Figure 29 : Nettoyage du plumage en bain d'eau savonnée (Dauteloup 2010).....	103
Figure 30 : Hirondelle rustique collée à un piège à mouche (Bowers 2020).	106
Figure 31 : Surplomb du bec chez A. un goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>) et B. un pigeon biset (<i>Columba livia</i>) (Bush et al. 2018).	109
Figure 32 : Rémiges juvéniles d'une Corneille noire ayant subi un déséquilibre alimentaire lors de leur croissance (van Grouw 2018).....	112
Figure 33 : Valgus distal des ailes chez un jeune Cygne tuberculé (<i>Cygnus olor</i>) (Meredith 2011).....	115
Figure 34 : Corbeau freux (<i>Corvus frugilegus</i>) avec leucisme (van Grouw 2013, photographie par Igor Fadeev)	118
Figure 35 : Merle noir (<i>Turdus merula</i>) mâle avec grisonnement progressif photographié en septembre 2012 puis 2013 (van Grouw 2018, photographie par Bill Barnett).	119
Figure 36 : Choucas des tours (<i>Corvus monedula</i>) présentant une dilution du plumage (van Grouw 2021)	119
Figure 37 : Grèbes huppés (<i>Podiceps cristatus</i>) avec A-une mutation brune (la phaeomélanine est présente) et B-une mutation ino claire (atteinte des deux mélanines) (van Grouw 2021).	120
Figure 38 : Rémiges secondaires pincées, tordues et courtes d'un Pygargue à queue blanche (Müller et al. 2007).....	121
Figure 39 : Deux générations de barres de stress sur les rémiges secondaires et grandes couvertures d'une Buse de Harris (<i>Parabuteo unicinctus</i>) juvénile,	123
Figure 40 : Kystes plumeux (Muller 2009).	132

Figure 41 : Mésange bleue (<i>Cyanistes caeruleus</i>) avec excroissance et croisement du bec (Garden Wildlife Health 2018, photographie par Allan Roffey).	136
Figure 42 : Mue postnuptiale active chez une Fauvette babillarde (<i>Sylvia curruca</i>) (photographie de Jenni et al. 1994).	145
Figure 43 : Geais des chênes (<i>Garrulus glandarius</i>) présentant une mue simultanée des plumes de la tête (photographie de Serge Filliung).....	146
Figure 44 : Barres de croissances bien visibles sur des rectrices d'une Hironnelle de fenêtre (<i>Delichon urbica</i>) (Erritzøe 2018).....	147
Figure 45 : Prise de contention de baguage (Hernandez et al. 2020).....	151
Figure 46 : Torsions et sections des extrémités des rémiges primaires d'un Faucon émerillon (<i>Falco columbarius</i>) en sortie d'une caisse de transport (source personnelle).	152
Figure 47 : Protection de queue (Lacasse 2015)	154
Figure 48 : Exemple d'installation d'hospitalisation avec un filet laissant passer les déjections (Hernandez et al. 2020)	156
Figure 49 : Dégâts généralisés du plumage obtenu suite à une alimentation à base de viande hachée (Haupt 2007).	157
Figure 50 : Exemple d'installation en réhabilitation pour des grèbes pour maintenir ou retrouver l'imperméabilité des plumes (Duerr et al. 2020).	164
Figure 51 : Plume montée sur implant (source personnelle).	168
Figure 52 : Installation de l'aile en décubitus dorsal, et protection des plumes adjacentes (source personnelle).	169
Figure 53 : Marquage des traits de coupe pour obtenir la longueur voulue de plume (source personnelle).	170
Figure 54 : Vérification avant collage de l'ajustement de l'implant dans les deux parties et de la longueur de la plume vis-à-vis des autres une fois en place (source personnelle).	171
Figure 55 : Plume greffée avec bonne apposition de la greffe, et parallèle aux plumes adjacentes (source personnelle).	171
Figure 56 : Exemple de torsion avec lignes de fractures prononcées sur des rémiges primaires de Faucon sacre (<i>Falco cherrug</i>) nécessitant la réalisation d'attelle (Samour 2016).	174
Figure 57 : Images thermiques d'un oiseau contrôle (à gauche) et d'un oiseau mazouté expérimentalement puis réhabilité (Horak 2020).....	178
Figure 58 : Photos de microscopie x60 de plumes d'un guillemot de Troïl exposées à a) de l'eau de mer, ou une couche d'huile de sardine dans de l'eau de mer de b) 0,04 µm, c) 0,1 µm et d) 3µm (Morandin et al. 2014).	179

Tableaux

Tableau 1 : Vitesse de croissance des rémiges primaires et longueur des plus grandes rémiges primaires de certaines espèces d'oiseaux de France métropolitaine

Tableau 2 : Protocoles de traitement aux hormones thyroïdiennes réalisés chez les rapaces.187

INTRODUCTION

L'apparition des plumes remonte probablement à avant l'origine des dinosaures, leur fonction originelle serait l'isolation thermique à l'époque de l'évolution vers l'endothermie. Aujourd'hui, le plumage est un élément indissociable des oiseaux tels que nous les connaissons ; il les définit. Bien que les plumes soient des structures en apparence simples à caractère dichotomique, elles sont pourtant extrêmement complexes et diversifiées. Elles servent au vol, à la thermorégulation, à la nage, au camouflage mais aussi à la reproduction et procurent des capacités sensorielles. Cette diversification et spécialisation des plumes a permis aux oiseaux de s'étendre partout sur la planète en s'adaptant à presque toutes les niches écologiques.

Les plumes étant des structures inertes, elles s'abîment sans être réparables. Leur renouvellement régulier est donc nécessaire pour la conservation de leurs propriétés et la survie de l'oiseau. Ce renouvellement, la mue, est un processus complexe et labile qui a évolué avec les oiseaux et est adapté à chaque espèce (son mode de vie, sa reproduction, sa migration, le manque de plume qu'il peut tolérer).

Un plumage en bon état est indispensable à la survie de l'oiseau. Il est donc primordial que lors de la réception d'un oiseau en centre de soins pour la faune sauvage les plumes soient intégrées dans les raisonnements diagnostic et thérapeutique. Leur état peut donner des indications sur les causes d'admission, et à plus long terme elles doivent être intégrées dans l'évaluation de la réhabilitation. Juger de la suffisance de qualité du plumage est difficile, et il est donc toujours préférable de chercher à relâcher l'oiseau avec le meilleur plumage possible. En effet, alors que certaines espèces telles que les vautours ont pu être observées en milieu naturel se comportant normalement avec des plumes extrêmement usées, d'autres nécessitent un plumage impeccable.

La mue étant le mécanisme naturel de régénération des plumes, il serait intéressant de pouvoir l'intégrer dans les options menant à une bonne réhabilitation. Nous allons donc tout d'abord nous pencher sur les connaissances actuelles de ce processus ainsi que sur les rôles principaux joués par les plumes. Nous allons ensuite voir les différentes affections des plumes pouvant être rencontrées en centre de soins ainsi que les altérations de la mue recensées. Enfin nous verrons comment interpréter les signes repérables sur les plumes pour connaître l'oiseau en soins, et quelles modalités peuvent être mises en œuvre pour conserver et restaurer le plumage.

PARTIE I - LA MUE : PROCESSUS DE RENOUVELLEMENT DES PLUMES

Afin de pouvoir appréhender l'état du plumage d'un oiseau et son intégrité à son arrivée en centre de soins pour la faune sauvage et de préciser ainsi le pronostic fonctionnel de l'oiseau pour le prendre en charge de manière adéquate, il est d'abord nécessaire de comprendre à quoi servent les plumes, et l'intérêt de la mue et de son mécanisme. Ainsi dans ce chapitre nous allons aborder de manière synthétique l'anatomie et la physiologie des plumes et leur lien avec leurs fonctions et la nécessité pour les oiseaux de renouveler leur plumage sur une base régulière et adaptée à leur mode de vie. Puis nous allons aborder les mécanismes connus à l'heure actuelle de ce phénomène primordial dans la vie de l'oiseau qu'est la mue.

1. Anatomie de la plume

Les plumes sont des structures mortes, qui sont constituées de cellules kératinisées différenciées et organisées. Les parties qui suivent se veulent descriptives mais non exhaustives. En effet la plume a été étudiée en détail jusqu'au niveau microscopique. Ici nous nous intéresserons aux structures des plumes et à leur variabilité, conférant son importance au plumage et la nécessité pour l'oiseau d'avoir toutes ses plumes en bon état pour survivre.

1.1. Structure de la plume

La plume est constituée d'un axe longitudinal rigide, bordé latéralement par les vexilles de structure très variable (Figure 1, Lucas 1972; Stettenheim 1972).

- Axe longitudinal

L'axe central rigide de la plume est composé de deux parties :

- Le calamus, qui est court, creux et de forme cylindrique. Il ne porte pas de barbes. Il s'insère dans le follicule avec à son extrémité l'*umbilicus inferior*, un trou par lequel passe la vascularisation lorsque la plume est en croissance. A son autre extrémité se trouve l'*umbilicus superior*, une ouverture au niveau de la jonction avec le rachis.
- Le rachis, qui est la partie la plus longue. Il est anguleux et plein d'un tissu spongieux médullaire dont les cellules sont remplies d'air, entouré d'un cortex. Il s'amincit sur la partie distale des plumes, et présente une courbure spécifique à chaque plume voire une torsion. Il porte les barbes.

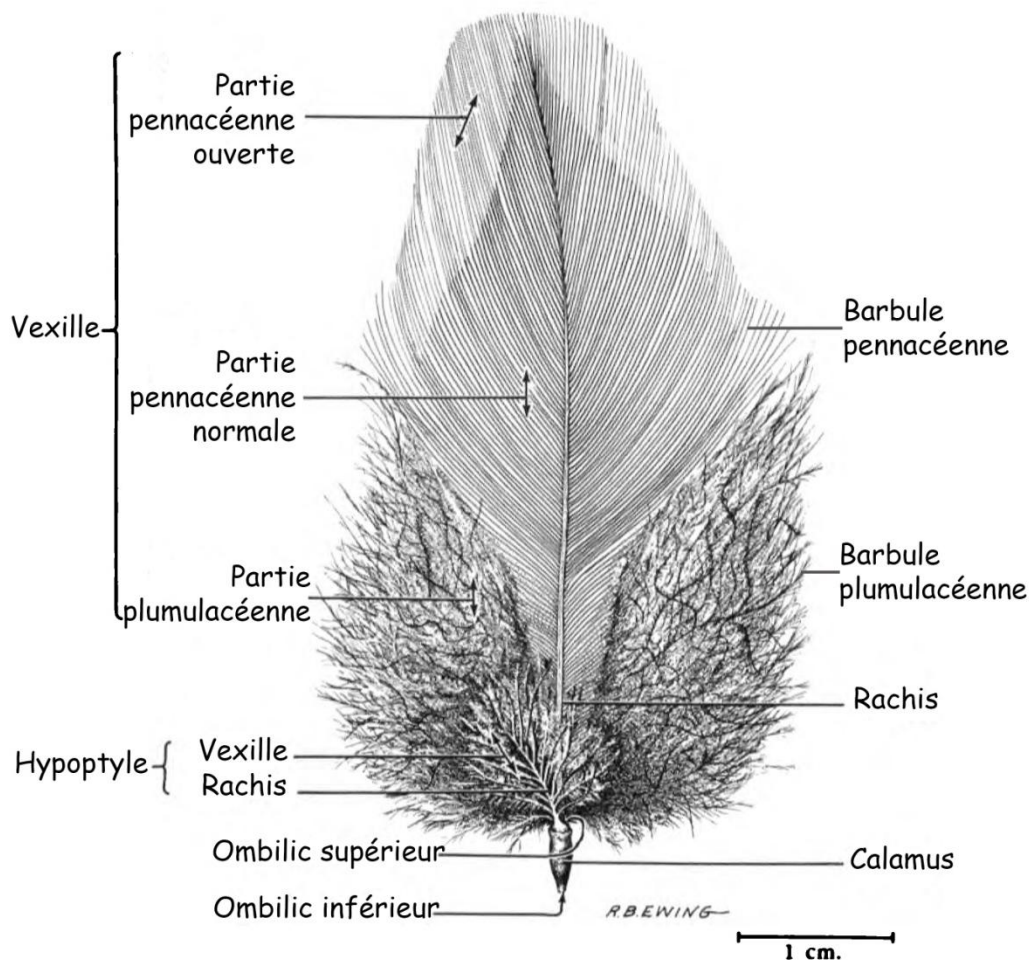


Figure 1 : Anatomie d'une plume de contour de poule (traduit de Lucas 1972).

- Vexilles ou étendards

Les vexilles sont les structures de part et d'autre du rachis formées par les barbes et les barbules. Ils peuvent être compacts et sont alors qualifiés de pennacés, ou duveteux, on les nomme dans ce cas de plumulacés. Au sein d'une même plume (principalement des plumes de contour) on peut retrouver ces deux aspects : la partie plumulacéenne se retrouve à la base du rachis, sa taille est variable selon le type de plume. Les vexilles pennacés peuvent être de tailles, de formes, et de courbures différentes.

- Les barbes

De chaque côté du rachis se trouvent les barbes, organisées de façon parallèle entre elles, avec des insertions qui ne sont pas forcément symétriques. Elles sont rattachées obliquement avec un angle qui varie selon leur position sur le rachis, les plumes et l'espèce. Cet angle a tendance à devenir plus aigu distalement sur la plume. Leur espacement et leur longueur sont aussi variables selon les plumes, la localisation sur le rachis et l'espèce. L'asymétrie des vexilles des plumes alaires vient des longueurs des barbes.

L'axe d'une barbe est le *ramus*, il est composé d'un cortex et d'une médulla, et porte les barbules. Il présente une grande variabilité de forme et est aplati latéralement ; il peut présenter une encoche à sa base. Il possède une crête dorsale et ventrale et des saillies latérales, le rendant asymétrique.

- Les barbules et barbicelles

Les barbules et barbicelles sont observables à l'échelle cellulaire. Les barbules s'insèrent sur le *ramus* des barbes, et sont formées d'une base courte et large suivie d'une tige plus longue, le pennulum (Figure 2). Deux types principaux de barbules sont présents :

- Les barbules plumulacéennes, qui ne possèdent pas de barbicelles et sont des structures assez simples, bien qu'elles soient variables. La barbule et le pennulum long sont composés de compartiments filiformes séparés par des nœuds (zones avec deux à quatre petites excroissances) et internœuds, qui varient de forme et de taille. Ces barbules confèrent aux barbes une structure duveteuse.
- Les barbules pennacéennes : elles possèdent sur leur pennulum plus court des barbicelles composées d'écailles organisées en crochets formant ainsi un treillis solide verrouillé, qui assure la cohésion des barbes formant ainsi un vexille compact pennacéen. Elles sont subdivisées en 2 groupes :
 - o Les barbules proximales, plutôt longues, qui s'insèrent sur le *ramus* et le rachis. Les barbicelles forment des dents et épines sur les faces ventrale et dorsale des barbules, et parfois des cils sur le pennulum ;
 - o Les barbules distales, plus courtes, s'insèrent sur le *ramus* uniquement. Leurs barbicelles sont plus développées en partie ventrale mais absentes en partie dorsale, et forment une ciliature très présente sur le pennulum. Elles s'accrochent à un ou plusieurs sillons des barbules adjacents.

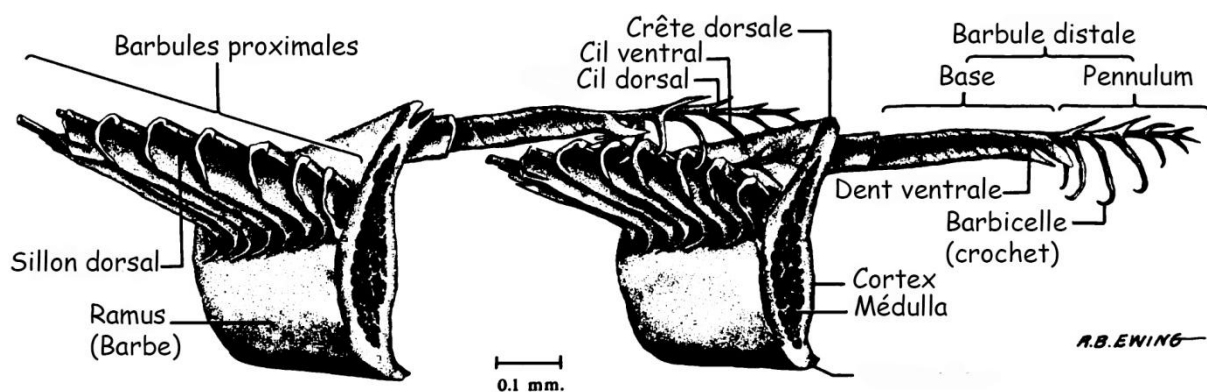


Figure 2 : Coupe transversale de deux barbes pennacéennes d'une plume de contour de poule (traduit de Lucas 1972).

- L'hypoptyle

A la base du rachis peut se trouver un hypoptyle aussi appelé hyporachis, qui est une plume secondaire duveteuse plus ou moins développée, et qu'on retrouve de manière variable selon les types de plumes et les espèces. Le rôle de l'hypoptyle n'est pas clairement déterminé, mais il est supposé, à partir de sa structure duveteuse, que son rôle principal est de participer à l'isolation du plumage. Ces différents aspects obtenus confèrent à chaque plume selon sa localisation la structure nécessaire à sa fonction.

1.2. Types de plumes

Les plumes sont organisées en ptérylies, qui sont des lignées de plumes (séparées par des zones sans plumes, des aptéries) et s'imbriquent pour recouvrir l'oiseau. Ces groupes de plumes ont des structures, des caractéristiques et des fonctions différentes, et sont décrits extensivement dans la littérature (Stettenheim 1972; Lucas et al. 1972). Plusieurs types de plumes peuvent être distingués les uns des autres, cependant ils ne sont pas absolus : il existe des plumes intermédiaires entre les principaux types.

1.2.1. Les plumes de contour

Les plumes de contour sont les plumes principales, ce sont celles que l'on voit lorsqu'on regarde un oiseau à distance. Elles présentent deux vexilles, avec des barbes de longueurs différentes formant un aspect lancéolé. Elles sont mobiles grâce à des muscles reliés aux follicules plumeux. Elles sont composées :

- Des tectrices :

Les tectrices sont les plumes de contour au sens strict. On les retrouve sur le corps de l'oiseau, où les vexilles sont symétriques. Sur les ailes, elles sont appelées plumes de couverture et sont asymétriques. Les plumes de couverture, en plus d'être aérodynamiquement importantes, ont comme rôle de protéger les plumes de vol en recouvrant leur base dépourvue de barbules.

Les plumes du corps ont de nombreuses fonctions : elles permettent l'isolation thermique de l'oiseau et elles sont imperméables, rendant les oiseaux résistants aux intempéries. Elles permettent aussi la locomotion, par les différents types de vol adaptés aux espèces, mais aussi par l'aérodynamisme qu'elles confèrent à l'oiseau. Elles donnent sa forme au corps de l'oiseau. Elles jouent sur la flottabilité de l'oiseau, caractère très important chez les espèces aquatiques. Elles ont aussi des rôles, plus ou moins importants selon les espèces, dans le camouflage ou dans la parade.

- Des plumes de vol :

Ce sont les plumes les plus longues et larges de l'oiseau, qui permettent le vol à proprement parler. Leurs vexilles sont presque entièrement pennacés, ce qui leur vaut leur nom de « pennes », et elles ne possèdent pas d'hypoptyle. Ce sont des plumes courbées et asymétriques, dont l'asymétrie est plus marquée distalement. Les plumes alaires ont des ligaments qui relient le follicule au périoste et possèdent des muscles supplémentaires pour ajuster leur position. Ces plumes sont catégorisées en :

- Rémiges primaires : elles s'insèrent sur les métacarpes et les phalanges. Elles sont particulièrement asymétriques, pointues et rigides, avec le vexille externe plus étroit que le vexille interne, et peuvent présenter une émargination. La rémige primaire la plus distale est souvent beaucoup plus petite que les autres. Leur principal rôle aérodynamique est la propulsion.
- Rémiges secondaires : elles s'insèrent sur l'ulna pour les plus distales et sur l'humérus pour les plus proximales. Les rémiges secondaires s'insérant sur l'humérus sont souvent appelées rémiges tertiaires, elles ont une morphologie légèrement différente et ne sont pas muées en séquence avec les autres rémiges secondaires. Leur rôle principal est la portance.
- Rectrices : ce sont les plumes de la queue. Elles ont un rôle dans la manœuvrabilité et l'équilibre du vol, et les rectrices centrales s'insèrent sur le pygostyle. Elles ont des formes très variables et peuvent avoir des aspects et rôles spécifiques dans la locomotion, comme chez les pics où elles servent de soutien. Elles ont aussi tendance à être plus longues chez les espèces effectuant un vol particulièrement rapide et acrobatique.

1.2.2. Les autres types de plumes

- Les semiplumes

Elles sont situées sur des zones spécifiques et sur la périphérie des zones portant les plumes de contour. Elles peuvent être de tailles différentes selon la localisation.

Elles sont entièrement plumulacéennes avec un long rachis. Elles ont un aspect intermédiaire entre les plumes de contour à forte proportion duveteuse et les plumes de duvet. Elles ont un rôle d'isolation thermique et de protection des calamus des plumes de contour.

- Les plumes de duvet

Ce sont des plumes à court rachis et entièrement plumulacéennes, dont le rôle principal est de former une couche isolante. On différencie les duvets néonatal et définitif de par leurs structures.

Le duvet néonatal est selon les espèces, présent à l'éclosion ou se développe lors des premiers jours de vie, voire est totalement absent. Les barbules sont plumulacéennes, mais sont plus courtes que celles du duvet adulte et l'extrémité des barbes terminales ne possède pas de barbules. Les plumes de duvet néonatal sont identiques partout sur le même individu, mais il existe de fortes différences de structure interspécifique. Certaines espèces peuvent présenter deux duvets successifs avant la mise en place du plumage juvénile, comme les strigiformes et les canards. Il existe une corrélation entre l'apparence du duvet néonatal et la plume de duvet définitif qu'il précède.

Le duvet définitif est composé de plumes appelées plumules. Il est présent ou non selon les espèces, il est par exemple absent chez de nombreux passereaux, et au contraire très présent et fourni chez les espèces aquatiques. Les plumes possèdent un calamus et le rachis est très court, moins long que la plus longue barbe. Les barbes sont plumulacéennes, longues, et portent des longues barbules très proches les unes des autres. Un hypoptyle peut être présent.

- Les plumes pulvérulentes

Ce sont des plumes dont le rôle est de produire la poudre blanche formée de particules de kératine qu'on retrouve dans le plumage des oiseaux. Cette poudre peut aussi être produite par d'autres plumes, à partir des cellules entourant les barbules pendant la croissance de la plume. Parmi les espèces sauvages en France, elles sont particulièrement présentes dans le plumage des hérons, butors, colombidés et limicoles, mais se retrouvent plus ou moins chez toutes les espèces. Cette poudre est importante dans l'entretien du plumage et pourrait conférer un caractère d'étanchéité aux autres plumes.

- Les filoplumes

Les filoplumes sont des plumes ressemblant à des poils, avec un rachis très long et fin, notamment le calamus est particulièrement effilé par rapport aux autres types de plumes. Elles possèdent des barbes plumulacéennes courtes en touffe à l'extrémité du rachis.

Elles se retrouvent sur le corps, et chez certaines espèces comme les cormorans par-dessus les plumes de contour. Ce sont les seules à ne pas posséder de muscle associé au follicule. Elles ont comme rôle la transmission des vibrations et mouvements des plumes de contour aux récepteurs cutanés, permettant à l'oiseau d'ajuster la position de ces dernières selon le besoin.

- Les soies

Les soies possèdent un rachis long, épais et conique, et pigmenté par de la mélanine à leur extrémité, ce qui augmente leur rigidité et résistance. Leurs barbes sont peu nombreuses, et se trouvent uniquement sur la partie proximale du rachis voire sont absentes. Elles se trouvent principalement sur la tête : autour de la base du bec et des narines, autour des yeux, en tant que cils, et possiblement sur d'autres localisations. Il existe des plumes qui sont des intermédiaires entre des plumes de contour et des soies, appelées semi-soies. Elles possèdent des barbes terminales mais avec des barbules très courtes voire absentes. Les soies et semi-soies fournissent une protection aux structures qu'elles encadrent et ont un rôle sensoriel tactile.

1.3. Organisation topographique du plumage

Les oiseaux sont recouverts de plumes sauf sur le bec et la cire, les yeux, et les pieds ; le plumage compte pour environ 6% du poids de la plupart des oiseaux (Stettenheim 2000; 1972). Ces plumes sont organisées en ptérylies (selon les régions du corps de l'oiseau), séparées par des aptéries : des zones sans plumes, protégées par les plumes adjacentes. Cette distribution des plumes varie selon les espèces, et est liée à l'adaptation de l'oiseau à sa niche écologique. Les plumes sont organisées selon un ordre très précis qui se met en place pendant le développement embryonnaire (Ho et al. 2019).

1.3.1. L'aile

La partie la plus proximale de l'aile est constituée des ptérylies humérales qui comprennent la scapula et l'humérus, et forment une ptérylie subhumérale (plumes de contour ventrales) et posthumérale (plumes de contour dorsales). Les plus longues plumes de la ptérylie posthumérale sont dans la continuité des plumes de vol et sont dites rémiges tertiaires, bien qu'elles ne soient pas réellement des rémiges en termes de structure, ne s'insèrent pas sur un périoste, et ne sont pas forcément muées en séquence avec les autres rémiges. Elles peuvent n'être que peu nombreuses jusqu'au coude, ou bien former la moitié de la longueur de l'aile selon l'espèce (Stettenheim 1972).

Sur le reste de l'aile on trouve les rémiges, grandes plumes de vol, et les couvertures ou tectrices (Figure 3). Les couvertures couvrent le propatagium et forment le bord d'attaque sur la face dorsale de l'aile, et sur la face ventrale couvrent les follicules des rémiges.

Au niveau de l'avant-bras, se trouvent les rémiges secondaires et plusieurs rangées de tectrices. Les tectrices dorsales sont nommées, du bord de fuite au bord d'attaque : les grandes couvertures, moyennes couvertures, petites couvertures et plusieurs rangées de couvertures marginales. Ces dernières permettent de donner sa forme arrondie au bord d'attaque de l'aile. Les rémiges secondaires s'insèrent sur l'ulna, et sont numérotées de la plus distale à la plus proximale. Elles sont en nombre très variable selon les espèces (de 6 chez les colibris à 40 chez les albatros), mais sont au nombre en général de 9 à 11 chez les passereaux, 11 à 15 chez les pigeons, 13 chez les petits et moyens rapaces, et 25 chez les grands vautours. Il existe aussi des variations intraspécifiques chez les grandes espèces (Zuberogoitia 2013). Chez de nombreux oiseaux, il n'y a pas de rémige secondaire en dessous de la 5^e grande couverture secondaire, ce qui crée un espace entre la 4^e rémige secondaire et la suivante proximale, appelé diastème. Les oiseaux possédant un diastème, par exemple les falconiformes, sont dits diastaxique, en opposition à ceux qui n'en ont pas, qui sont dits eutaxiques.

La main correspond aux métacarpes et phalanges, qui portent les rémiges primaires, numérotées de la plus proximale à la plus distale et classiquement au nombre de dix. La rémige primaire la plus distale appelée rémicle est souvent de petite taille et peut être présente ou absente selon les espèces. Au-dessus des rémiges primaires s'insèrent les couvertures primaires, qui comportent plusieurs rangées (majeure et mineure). Sur le doigt II se trouve l'alula, formée de 2 à 6 rémiges alulaires (généralement 4) et numérotées de la plus interne à la plus externe, qui possède un important rôle fonctionnel.

Enfin entre l'avant-bras et la main se trouve la zone carpale, sur laquelle peut s'insérer chez certaines espèces une rémige carpale (qui n'est pas réellement une rémige) entre les rémiges primaires et secondaires, et/ou une tectrice carpale.

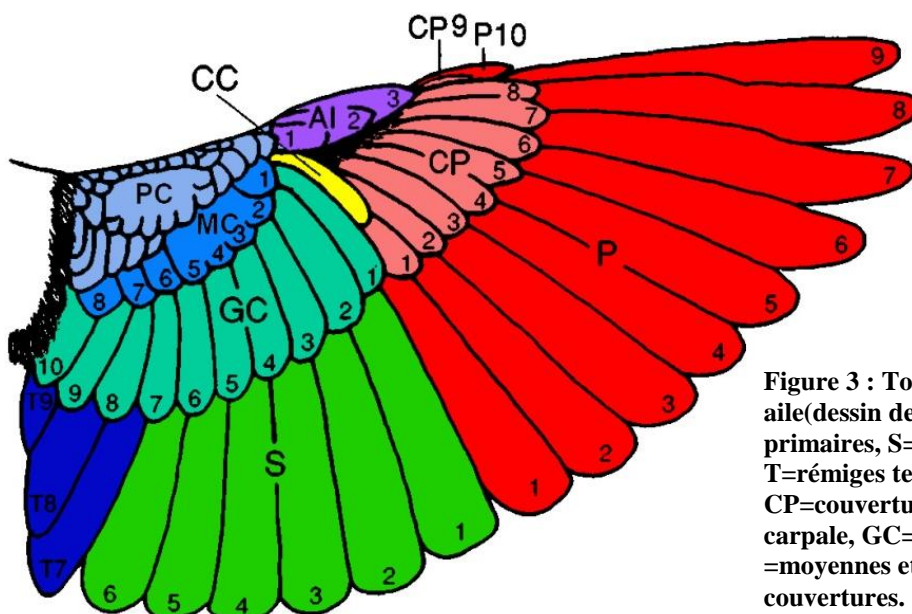


Figure 3 : Topographie du plumage d'une aile(dessin de Jenni et al. 1994). P=rémiges primaires, S=rémiges secondaires, T=rémiges tertiaires, Al=alula, CP=couvertures primaires, CC=couverture carpale, GC=grandes couvertures, MC et PC =moyennes et petites (ou marginales) couvertures.

1.3.2. La queue

La queue est composée des ptérylies caudales, dont les rectrices, leurs tectrices ou couvertures supérieures et inférieures, les plumes de la glande uropygienne et les plumes de duvet associées. Les rectrices sont numérotées symétriquement par paires, des plumes centrales aux plumes externes. Elles sont généralement au nombre de 12, soit 6 paires, mais peuvent varier de 4 à 30. Elles sont vestigiales chez les grèbes. Les deux rectrices centrales sont les seules directement attachées au pygostyle, les autres sont ancrées dans les deux bulbes rectriciels (tissus mous fibro-adipeux) de chaque côté du pygostyle et reliés à ce dernier et au squelette par des muscles.

1.3.3. Le corps

Les plumes du corps sont distribuées selon 5 zones distinctes avec entre elles des aptéries, régions sans plumes ou seulement quelques-unes, plus ou moins présentes. Les aptéries ne sont généralement pas évidentes à voir de l'extérieur grâce au chevauchement des plumes, et chez certaines espèces comme les manchots, elles sont presque inexistantes.

Les principales ptérylies (zones de plumes de contour) du corps sont :

- Les ptérylies capitales : ptérylies de la tête au nombre de 13, de la base du bec jusqu'à la base du crâne : frontale, auriculaire, occipitale... ;
- Les ptérylies spinales ou dorsales : un groupe de plumes en zone dorsale le long de la colonne vertébrale de la base de la tête jusqu'à l'extrémité postérieure du pelvis, au niveau de la glande uropygienne ;
- Les ptérylies ventrales : un groupe de plumes du bec jusqu'à la base de la queue, subdivisées en cervicale, pectorale, sternale et abdominale. Elles sont symétriques, globalement continues et divisées par une aptérie ventrale centrale ;
- Les ptérylies latérales : formées par un groupe de plumes sous la région axillaire. Elles sont peu développées chez les passereaux ;
- Les ptérylies des membres postérieurs : fémorale, crurale, métatarsale et digitale chez certaines espèces.

1.4. Les propriétés du plumage

Les propriétés du plumage et des plumes abordées ici ne seront que celles en lien avec les fonctions vitales de l'oiseau *in fine*. Notamment, les implications pour la reproduction ne seront pas étudiées dans cette partie. Plusieurs groupes de plumes possèdent des propriétés particulières par une structure spécialisée, telles que les plumes aidant à la perception du son autour des oreilles voire couvrant une grande partie de la face comme chez l'Effraie des

clochers (*Tyto alba*), les rectrices très rigides des picidés pour grimper à la verticale sur les arbres.

1.4.1. La flexibilité et le vol

En vol, les plumes subissent des déformations de différents types (torsion, courbure, étirement) en même temps, de façon momentanée ou continue. La flexibilité est donc indispensable : c'est la capacité à se déformer sous contraintes puis à retrouver sa forme d'origine ; elle prévient les cassures et ruptures. Elles doivent résister aux forces aérodynamiques, et être étanches à l'air tout en restant légères (Videler 2006; Beaufrère 2009). La morphologie, microstructure et la géométrie moléculaire complexes des plumes leur permet de combiner les propriétés mécaniques nécessaires pour le vol avec la légèreté. Elles sont constituées de structures tubulaires (rachis, barbes, barbules...) comparables à des cylindres à parois minces, ce qui leur permet d'être légères mais solides et flexibles.

a) β -kératine

Les plumes sont constituées de β -kératine (Figure 4) dont les filaments sont intégrés dans une matrice de ponts intermoléculaires (McKittrick et al. 2012). La conformation complexe de la β -kératine lui confère des propriétés mécaniques particulières de rigidité à la torsion et la flexion, de viscoélasticité, et de résistance aux fractures, notamment dans des structures cylindriques telles que le rachis ou les barbes. La β -kératine de la plume a une masse moléculaire de 10 kDa, contre 15 pour les autres structures de kératine (bec, griffes), ce qui la rend plus légère mais moins solide (Bonser 1996). Le matériau de kératine est

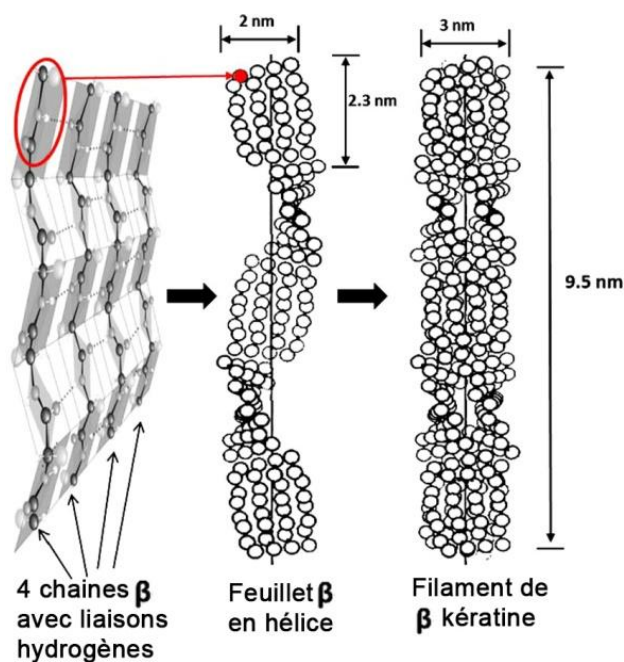


Figure 4 : Structure des filaments de β -kératine (Wang et al. 2016): des chaînes polypeptidiques s'organisent en une structure hélicoïdale de 4 unités répétées formant un feuillet plissé. Deux feuillets bêta torsadés complémentaires forment ensuite un filament de β -kératine.

constant entre les espèces, bien que la composition en acides aminées des différentes parties de la plume soit fonction des contraintes subies. Les différences de flexibilité interspécifiques entre les plumes d'un même oiseau et entre les différentes régions d'une plume sont dues à la morphologie et à la géométrie des plumes (Bonser 1996; Bachmann et al. 2012).

b) Rachis

Le rachis étant l'axe de la plume, il va être soumis aux forces de flexion et doit permettre à la plume de résister à la torsion. Il doit donc être flexible et élastique pour éviter les fractures tout en restant rigide. Il est situé environ sur le quart distal de celle-ci, près du bord d'attaque où les forces aérodynamiques sont plus importantes. (Corning et al. 1998; Ennos et al. 1995). Ces propriétés sont possibles par la microstructure du cortex et de la médulla.

Dans le cortex, les macrofibrilles sont formées de longs filaments continus de β -kératine assemblés longitudinalement à l'axe du rachis en deux et trois dimensions. Elles comportent des nœuds et crochets assimilables à ceux retrouvés sur les barbules, permettant un verrouillage des macrofibrilles et contribuant à la rigidité du cortex. L'alignement longitudinal majoritaire de ces macrofibrilles confère au rachis une meilleure capacité du matériau à supporter des tensions et compressions dans le sens de la longueur : elles fonctionnent comme des structures élastiques, résistantes et continues, pouvant ainsi éviter l'apparition de nombreuses fissures et altérations dans le rachis. En parallèle, les forces de torsion sont prises en charge par l'épicortex latéral plus ductile, organisé par des fibres de β -kératine orientées de façon opposée en de multiples couches (Lingham-Soliar 2017). Les charges subies par les barbes sont distribuées vers le rachis par la déviation des macrofibrilles du cortex du rachis vers ceux des barbes, formant ainsi ces derniers (Figure 5).

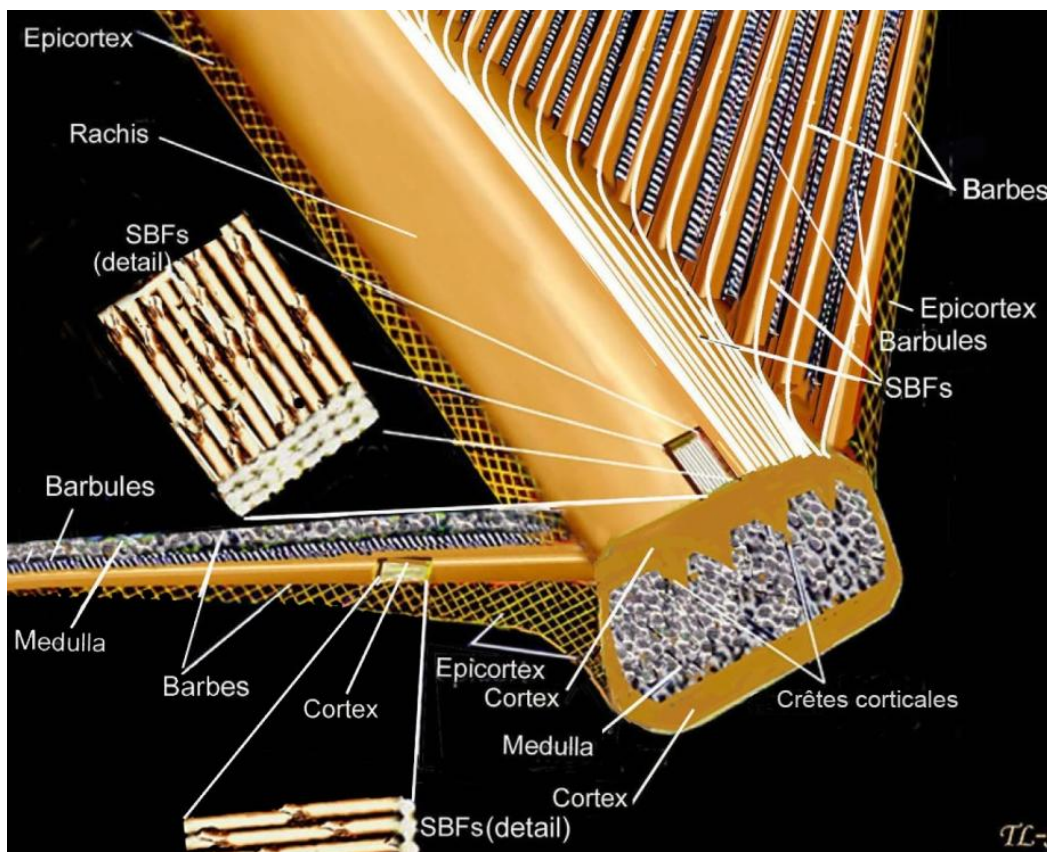


Figure 5 : Représentation de l'organisation des fibrilles pour former les rachis, barbes et barbules (Lingham-Soliar 2017). SBFs= macrofibrilles de kératine

Enfin, par ses deux niveaux de porosité le centre médullaire est capable d'absorber l'énergie (96% du stockage d'énergie élastique), ce qui augmente l'élasticité et la résistance à la fracture du rachis et des barbes tout en gagnant en légèreté mais sans perdre en solidité (Lingham-Soliar 2014).

Il n'y a que peu de variations interspécifiques dans la constitution du rachis. Les différences se retrouvent selon la position sur le rachis et de la fonction de la plume, dont la morphologie change (longueur, géométrie de la section transversale, épaisseur) de par les forces exercées (taille de l'oiseau, type de vol, morphologie de l'aile), permettant une augmentation de la rigidité ou une diminution de la résistance à la rupture (McKittrick et al. 2012; Videler 2006 ; Pap et al. 2015).

c) Vexille et cohésion de la plume

Les propriétés des vexilles viennent de la conformation et des capacités des barbes et barbules. Les barbes sont formées du cortex et de l'épicortex qu'on retrouve dans le rachis, et d'une médulla, et possèdent donc des propriétés similaires au rachis. Les barbes courtes et épaisses rendent les vexilles plus rigides, alors que les barbes longues et fines

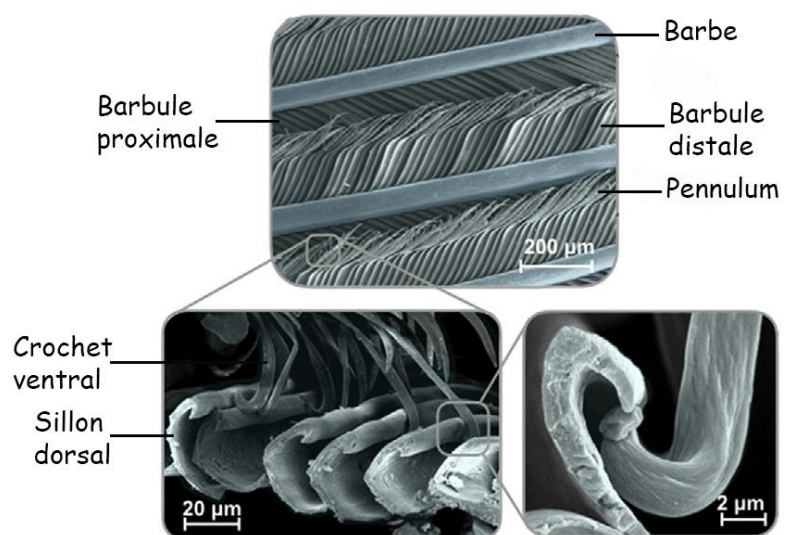


Figure 6 : Verrouillage des barbules, vue en microscopie électronique (Sullivan et al. 2017).

favorisent la flexibilité et donc la torsion. Les barbes et barbules permettent d'assurer une cohésion dynamique, avec les crochets des barbules proximales qui se fixent dans les sillons des barbules distales (Figure 6). Il est alors possible d'avoir des mouvements de déplacement latéraux et perpendiculaires dans les franges formées par les barbules distales, selon leurs angles d'insertion sur les *rami*. Ainsi le vexille est flexible aux mouvements dans le plan de la plume sans risque de détachement des barbules, jusqu'à un point de séparation. Les angles d'insertion varient selon les plumes et la position dans la plume : par exemple, pour les barbes et barbules distales les angles sont relativement petits, ce qui permet moins de résistance mais plus de maintien des barbes. Au contraire la résistance proximale des vexilles est plus grande (Ennos et al. 1995).

Les propriétés collectives des microstructures gardent les vexilles intègres sous la pression des forces extérieures, tout en ayant la capacité de se séparer plutôt que de se briser sous des forces trop grandes, protégeant ainsi la plume contre des dommages non réparables des microstructures. L'oiseau peut ensuite par lissage rattacher les mécanismes de verrous sans que les microstructures ne s'abîment (Kovalev et al. 2014).

La morphologie des vexilles diffère selon les fonctions des parties des plumes, en adaptant chaque plume à sa fonction aérodynamique et la rendant unique : largeur, longueur, émarginations, élongations, etc... permettent d'obtenir la forme de l'aile et de la queue, adaptées aux stratégies de vol et à l'écologie de l'espèce. Les rémiges primaires plus externes ont par exemple des angles d'insertion aigus et des diamètres de barbes importants, ce qui leur permet d'avoir un fonctionnement proche d'une structure individuelle (Beaufrère 2006; Ennos et al. 1995).

d) Cohésion du plumage

La forme des plumes et leurs courbures s'organisent et recouvrent entièrement l'oiseau de façon cohésive, lui donnant une silhouette aérodynamique et une surface alaire. Plusieurs mécanismes assurent la cohésion des plumes entre elles grâce à leurs structures et morphologies. Les flux d'air et une transmissivité d'air différente entre les vexilles internes et externes des plumes adjacentes permettent à un gradient de pression de se mettre en place, compressant les plumes entre elles. De plus, les courbures des vexilles sont complémentaires ce qui permet un chevauchement fin des vexilles adjacents (Beaufrère 2006). Il existe aussi un mécanisme de friction et de verrouillage entre les vexilles des plumes adjacentes : des barbules distales particulières sur les vexilles internes en forme de crochets peuvent s'attacher aux crêtes des barbes et barbules de la face ventrale du vexille supérieur. Ces zones de frictions évitent le décollement des plumes lors du vol et des manœuvres tout en gardant les mouvements latéraux et longitudinaux entre les plumes possibles. Chez certaines espèces telles que les faucons et les aigles, il est possible que les cils dorsaux lobés des vexilles servent de lubrifiants secs, facilitant l'extension et la rétractation des ailes (Videler 2006).

La cohésion du plumage se réalise aussi par les muscles et ligaments, que l'on retrouve au niveau de chaque plume et particulièrement les plumes alaires. Les mécanorécepteurs présents au niveau des follicules des plumes de contour et des filoplumes permettent de ressentir le flux d'air autour des ailes et de détecter le décrochage, par élévation des plumes de couverture, et la vitesse de l'air par les vibrations des plumes. Cela leur permet d'adapter le vol via les fibres musculaires et ligamentaires (Beaufrère 2009).

e) Le vol silencieux

Les rapaces nocturnes et quelques autres espèces (Caprimulgiformes) nécessitent pour leur chasse un vol silencieux. Ils suppriment le bruit produit lors de leur vol dans le spectre audible de leurs proies grâce à une ou plusieurs caractéristiques de leurs plumes (Figure 7). Ils présentent une forme d'aile plus large comparativement à leurs homologues de même poids, ce qui résulte en une charge alaire moindre et permet un vol plus lent et émettant moins de bruit. Ils peuvent aussi posséder un bord d'attaque dentelé de l'aile appelé peigne, notamment au niveau des rémiges primaires externes, créant des flux micro-turbulents d'air, générant moins de bruit à la pointe de l'aile lors de forts angles d'attaque (Geyer et al. 2016). La dentelure du peigne augmente généralement avec la taille de l'espèce, jusqu'à 7 mm de long chez le Grand-duc d'Europe (*Bubo bubo*, Jaworski et al. 2020). Une autre particularité est un bord de fuite souple et duveteux avec une frange sur le vexille interne des rémiges, formée par les extrémités des barbes séparées les unes des autres (Wagner et al. 2017). Ces espèces ont aussi au niveau des zones de chevauchement de la face supérieure des rémiges un duvet formé par une élongation du *pennulum* des barbules distales, les rendant assez longs pour s'étendre jusqu'à 4 *rami* adjacents du vexille chez l'Effraie des clochers (*Tyto alba*). Ce duvet inhibe les sons des frottements des plumes lors de l'extension et de la flexion de l'aile. Enfin, une densité plus basse de ces pennula sur les parties non couvertes des vexilles externes donne une couche de matériel plumeux plus fin, et permet d'atténuer la séparation des flux d'air (Weger et al. 2017).

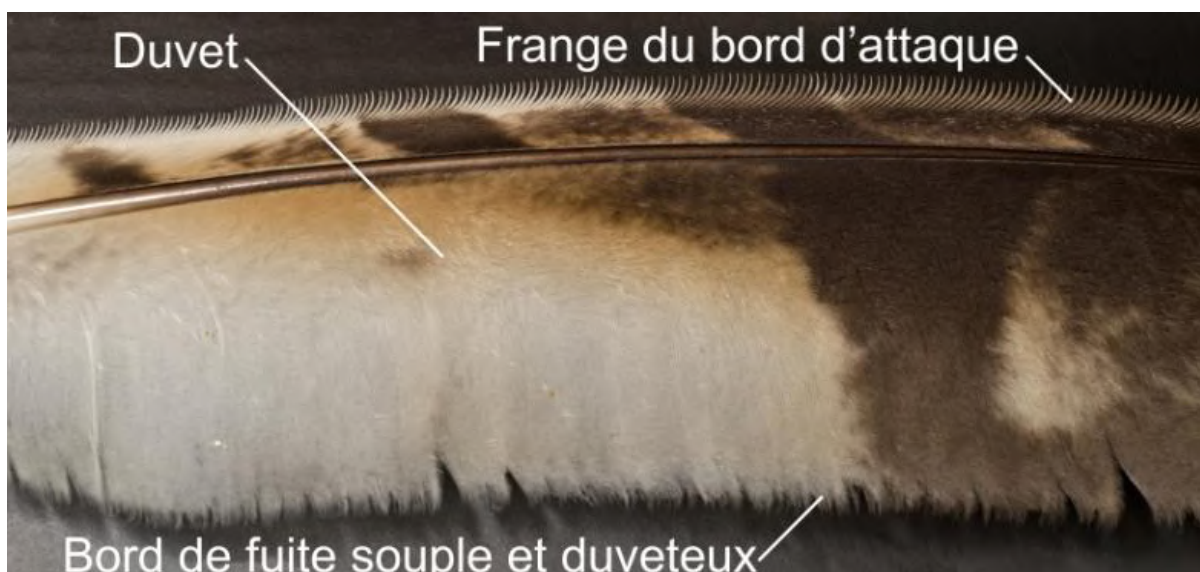


Figure 7 : Systèmes de réduction du son sur une rémige primaire de Hibou Moyen-duc (*Asio otus*, source personnelle).

1.4.2. L'imperméabilité à l'eau

La mouillabilité du plumage a d'importantes conséquences sur la survie de l'oiseau. Les plumes sont des structures poreuses donc par définition non étanches ; elles peuvent donc être imbibées. La conductivité de l'eau étant 25 à 30 fois supérieure à celle de l'air, la perte de chaleur corporelle lorsque l'oiseau est mouillé est beaucoup plus grande (Mahoney 1984). De plus l'eau alourdit l'oiseau rendant le vol plus difficile.

a) Microstructure et imperméabilité

La kératine est un matériau relativement hydrophobe. De plus, le recouvrement des plumes par l'huile produite par la glande uropygienne (composée d'esters et lipides) va créer un manteau cireux hydrophobe. L'association avec la microstructure en treillis à deux échelles exacerbe la propriété de l'huile, selon le modèle de Cassie-Baxter des surfaces poreuses qui permet d'expliquer le pouvoir déperlant des plumes (Srinivasan et al. 2014; Bormashenko et al. 2007).



Figure 8 : Formation d'une goutte par la barrière imperméable du vexille (source personnelle).

Le caractère hydrophobe s'exprime par la capacité des gouttes d'eau à perler et à rouler au contact de la surface de la plume (Figure 8). Cette capacité est régie par l'angle de contact et la surface sur laquelle la goutte est posée (Rijke et al. 2010). Les gouttes d'eau vont piéger de l'air dans les interstices du réseau poreux de barbes et barbules, formant ainsi un grand nombre d'interfaces air-eau en plus des interfaces air-solide ce qui augmente l'angle de contact (Figure 9), donc le pouvoir déperlant de la surface. Le pouvoir déperlant dépend alors de deux paramètres : le diamètre des barbes (r : de 20 à 70 μm selon l'espèce et la plume) et l'espace entre les barbes (d : de 100 à 400 μm) ; la relation $(r+d)/r$ permet alors de caractériser

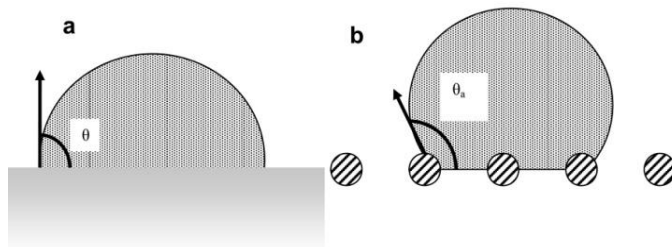


Figure 9 : Formation de l'angle de contact d'une goutte sur une surface pleine (a) et poreuse (b) couverte d'un film hydrophobe (Rijke et al. 2011). La goutte est suffisamment petite pour ne pas être soumise aux forces gravitationnelles. Sur la surface poreuse, l'angle de contact est augmenté (de 90° pour le cas a) à 115° pour le b)) par la formation d'interfaces air-eau formées.

l'hydrophobie de la plume (Rijke et al. 2011).

Le rôle des barbules ne se retrouve pas dans cette équation car l'angle de contact n'en dépend pas. Cependant, une faible valeur d'espacement des barbules est nécessaire pour ne pas avoir d'engorgement au contact de la goutte d'eau (Srinivasan et al. 2014).

Donc la densité de barbules a tout de même probablement un impact sur la propriété déperlante des plumes par la densité de points de contact. Le diamètre des barbules variant assez peu (de 5 μm environ et espacées de 15 μm), cette densité dépend plus de la longueur des barbules dorsales, qui augmente le chevauchement et donc la densité de matière en un point (Yang et al. 2006).

Bien que la structure poreuse des plumes leur confère leur pouvoir déperlant, cela les rend vulnérables à la pénétration de l'eau par porosité. La résistance à la pénétration de l'eau des plumes s'exprime par la pression nécessaire pour forcer de l'eau à travers le réseau de barbes et barbules qui dépend des mêmes paramètres que le pouvoir déperlant mais avec une relation inversement proportionnelle. Par simplification, elle augmente avec le diamètre des barbes. Ainsi les caractéristiques structurelles compatibles avec une répulsion de l'eau sont en partie en conflit avec celles conférant une résistance à la pénétration de l'eau. Ces deux propriétés sont donc en équilibre en fonction de l'habitat et des comportements de l'espèce (Rijke 2018; Pap et al. 2017, Figure 10). Comme pour l'hydrophobicité, les différences minimales de barbules entre les espèces suggèrent que leur contribution ne repose pas sur les mêmes mécanismes que ceux des barbes. Notamment, la rigidité du verrouillage des barbules permet de prévenir l'agglomération des barbes, donc la perte de structure lors d'immersion (Rijke 2018). Cependant il semble que le ratio d'espacement des barbules puisse déterminer la valeur de pression nécessaire pour détruire l'interface air-eau qu'elles forment, ainsi que leur longueur (Srinivasan et al. 2014).

b) Élasticité et dynamisme

Le potentiel élastique des plumes peut être transféré en torsion réversible par le mouvement du bec sur la plume, et ainsi créer un mouvement d'accélération au long de la plume. Cette élasticité permet à l'oiseau de se débarrasser des gouttes d'eau plus efficacement. De plus, lors de l'impact d'une goutte la déformation élastique permet un rebond. Ainsi il est compliqué pour l'eau de pénétrer la microstructure, cette dernière réduisant la zone de contact même si l'eau parvenait à pénétrer la plume. Enfin, l'élasticité de la plume (non homogène sur sa surface) permet aussi un écoulement directionnel des gouttes vers le bas et l'extrémité de la plume (Zhang 2019).

c) Tension de surface de l'eau

La tension de surface (ou tension superficielle) caractérise le contact entre deux fluides, ici l'eau et l'air. Une molécule dans un liquide est soumise aux forces d'attraction de ses proches

voisines. Si cette molécule est située en surface du liquide, la résultante est une force dirigée vers l'intérieur du liquide. Ainsi, la tension de surface de l'eau fait partie des énergies diminuant le risque de pénétration de l'eau dans les vexilles (Stephenson et al. 1997). Si cette tension est abaissée par des contaminations par des polluants organiques ou chimiques (déchets industriels, agricoles, domestiques), il y a alors plus de risques que les plumes s'engorgent d'eau (Stephenson 1997). En entrant en contact avec des liquides à tension de surface trop faible, elles peuvent s'engorger immédiatement avec pénétration jusqu'à la peau. La présence d'huile uropygienne sur les plumes pourrait conférer une résistance aux fluides à faible tension de surface (Srinivasan et al. 2014).

d) Plumes du corps

Il existe des stratégies différentes d'adaptation du plumage selon les espèces, leur mode de vie, leur environnement et leur phylogénie (Pap et al. 2017; Davenport et al. 2009). Les oiseaux terrestres moins confrontés à l'eau ont un plumage qui a tendance à faire déperler l'eau plutôt qu'à supporter l'infiltration (Osváth et al. 2018; Pap et al. 2017) ; le compromis est plus compliqué pour les espèces aquatiques et plongeurs. Les valeurs du ratio $(r+d)/r$ suggèrent que les familles d'oiseaux aquatiques ont évolué vers un équilibre entre l'hydrophobicité des plumes et la résistance à la pénétration adapté à leur habitat et leurs stratégies d'alimentation (Rijke 2018). Ainsi de grands plongeurs comme les manchots vont présenter une forte résistance à la pénétration de l'eau et un faible pouvoir déperlant des plumes, ce qui donne l'aspect mouillé de leur plumage à la sortie de l'eau.

Les structures permettant l'imperméabilité sont surtout présentes sur le tiers distal des plumes de contour. L'imperméabilité à l'eau est aussi le résultat de l'entièreté du plumage : l'efficacité du chevauchement n'est pas réellement caractérisée, cependant lorsque trois plumes se chevauchent cela augmente la résistance à la pénétration de 50% par rapport à une plume seule (Rijke et al. 2011). C'est le cas par exemple des grèbes (Podicipédidés) qui ont d'assez faibles densités de barbes et barbules mais dont le chevauchement extrême des plumes permet une imperméabilité lors de la compression hydrostatique. Les plumes sont de plus plaquées ensemble par les muscles plumaires lors de l'immersion (Yang et al. 2006). Chez les espèces aquatiques, les plumes de contour reflètent la bonne résistance à la pénétration de l'eau du plumage (Pap et al. 2017; Osváth et al. 2018) :

- elles sont plus petites avec un fort chevauchement et recouvrement ;
- les vexilles pennacés ont des barbes plus courtes, épaisses et denses ;
- elles présentent une forte densité de barbules rendant la structure plus résistante.

Certaines espèces bien qu'inféodées à l'eau échappent aux observations classiques d'adaptation, tel que les cincles (Cinclidés), dont la microstructure des plumes de contour ne diffère pas de celle du Merle noir (*Turdus merula*, Turdidés). Les cormorans (Phalacrocoracidés) présentent des morphologies de plumes particulières : elles ont une partie interne très résistante à l'eau, et une partie plus externe mouillable. Cette perméabilité partielle peut avoir comme fonction une adaptation de la flottabilité (par réduction du volume d'air dans le plumage), nécessitant alors un séchage des plumes en partie engorgées par extension des ailes hors de l'eau, comportement particulièrement observé chez ces espèces (Grémillet et al. 2005).

La densité de tous les types de plumes, notamment celle des plumes de contour et de duvet est en règle générale plus importante chez les espèces aquatiques que chez les espèces terrestres (Yang et al. 2006). Cette adaptation se retrouve par exemple chez le Cincle plongeur (*Cinclus cinclus*) qui présente un plumage globalement plus dense que les autres passériformes, un plus fort ratio de plumes de contour, et des aptéries pourvues de plumes. Il est cependant intéressant de noter qu'il n'y a pas de différence de densité de plumes entre les oiseaux aquatiques plongeurs et de surface.

e) Plumes de vol

Même chez les espèces terrestres, les plumes de vol présentent des paramètres conférant plutôt une bonne résistance à la pénétration de l'eau (Rijke 2018). En effet, les plumes alaires sont moins protégées et il est primordial qu'elles ne s'engorgent pas pour maintenir le vol, ce qui explique leur caractère plus résistant à la pénétration qu'hydrophobe même chez les espèces non-aquatiques.

Cependant, les espèces aquatiques présentent toujours une densité de barbes et barbules des rémiges supérieure aux espèces terrestres. La densité des barbes des rémiges primaires des espèces plongeuses étudiées est significativement plus grande que chez les espèces ne plongeant pas. Il existe ainsi une adaptation de structure des rémiges avec une résistance à la pénétration de l'eau augmentée chez les espèces aquatiques. Il existe probablement d'autres facteurs ou relations dans leur structure conférant aux plumes leur imperméabilité. Enfin, les rachis des rémiges primaires 1 et 8 d'espèces aquatiques sont plus fins, ce qui suggère que leurs plumes de vol sont plus flexibles. Le rachis de la première rémige primaire étant encore plus fin chez les plongeurs (Pap et al. 2015), Cette flexibilité pourrait être une adaptation au milieu aquatique en favorisant une meilleure interaction avec l'eau.

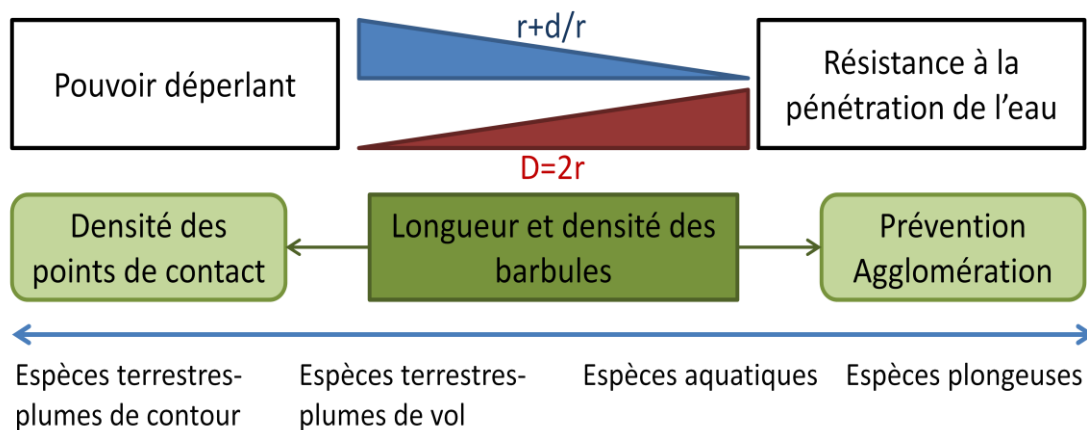


Figure 10 : Effet des paramètres de la microstructure des plumes sur leurs propriétés d'imperméabilité= rayon des barbes ; D= diamètre des barbes ; d= distance entre les barbes (inspiré de Rijke 2011).

1.4.3. Le plongeon et la flottabilité

Le plumage forme un coussin d'air sur plusieurs échelles à l'interface eau-plumes, empêchant les plumes de s'imbiber. Mais il permet aussi la formation d'une couche d'air fine entre les plumes de duvet et tout autour du corps de l'oiseau, protégée par la partie pennacée des plumes de contour. Les plumes peuvent résister à de fortes pressions de contact avec l'eau, et avec des marges de résistance assez grandes (deux à trois fois celles appliquées lors des comportements usuels pour les canards, Stephenson et al. 1997) pour subir des comportements d'immersion plus ponctuels et exceptionnels (comme l'immersion totale des canards de surface femelles lors de l'accouplement). Lorsqu'un oiseau plonge, la pression hydrostatique exercée est transmise à la couche d'air qui se retrouve comprimée jusqu'à un point d'équilibre.

La couche d'air piégée par les plumes duveteuses joue un rôle dans la protection thermique de l'oiseau, mais elle est soumise à un compromis chez les espèces plongeuses : elle ne doit pas interférer avec la plongée ou la nage sous-marine en augmentant la flottabilité. Leur manteau d'air doit être plus fin alors que les transferts thermiques avec l'eau froide sont plus importants qu'avec l'air (Jenssen et al. 1989). Différentes adaptations du plumage semblent être impliquées dans ce compromis. Tout d'abord la densité du plumage et notamment de la partie duveteuse avec les semi-plumes, améliore la résistance à la compression de l'air en l'emprisonnant plus solidement dans des couches plus nombreuses et moins épaisses, tout en réduisant le volume d'air piégé. Cependant, bien que cette densité soit plus élevée chez les espèces aquatiques, il n'y a pas de différence entre les espèces plongeuses et de surface (Osváth et al. 2018 ; Pap et al. 2017).

La réduction de la flottabilité chez les espèces plongeuses passe aussi par la nature des barbules des plumes de duvet : il existe des nœuds, amas de cellules triangulaires et élargies, pouvant se trouver sur les barbules proximales des barbes duveteuses. Chez les espèces de canards de surface étudiées, ces nœuds sont plus larges et présents en plus grande densité que chez les espèces qui plongent (Figure 11). De plus, le nombre et la densité de nœuds décroissent avec l'augmentation de la profondeur de plongeon. Cela suggère que cette particularité anatomique a une fonction dans la flottabilité par la capture d'air : chez les espèces de surface leur présence est favorable, alors que chez les plongeurs leur absence permet à l'air de s'échapper du duvet, réduisant la flottabilité grâce à l'association entre la pression de l'eau et la contraction des muscles des plumes. Seule une petite couche d'air est maintenue contre la surface de la peau, piégée par une couche étroitement fermée de plumes (Pap et al. 2020; Dove, Agreda 2007). Ce fin volume d'air semble optimisé ainsi pour minimiser les coûts mécaniques et de thermorégulation de la nage dans l'eau froide (Grémillet et al. 1998, Figure 12).

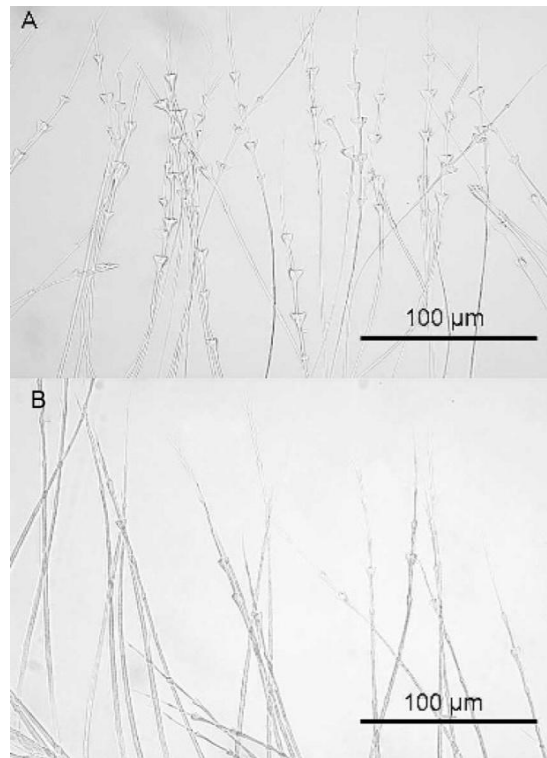


Figure 11 : Microphotographies de barbules plumulacéennes d'un canard de surface (Dove et al. 2007). A = Canard colvert (*Anas platyrhynchos*) : nœuds larges et nombreux ; et d'un canard plongeur B= Fuligule à tête noire (*Aythya affinis*) : nœuds moins proéminents et moindre densité.

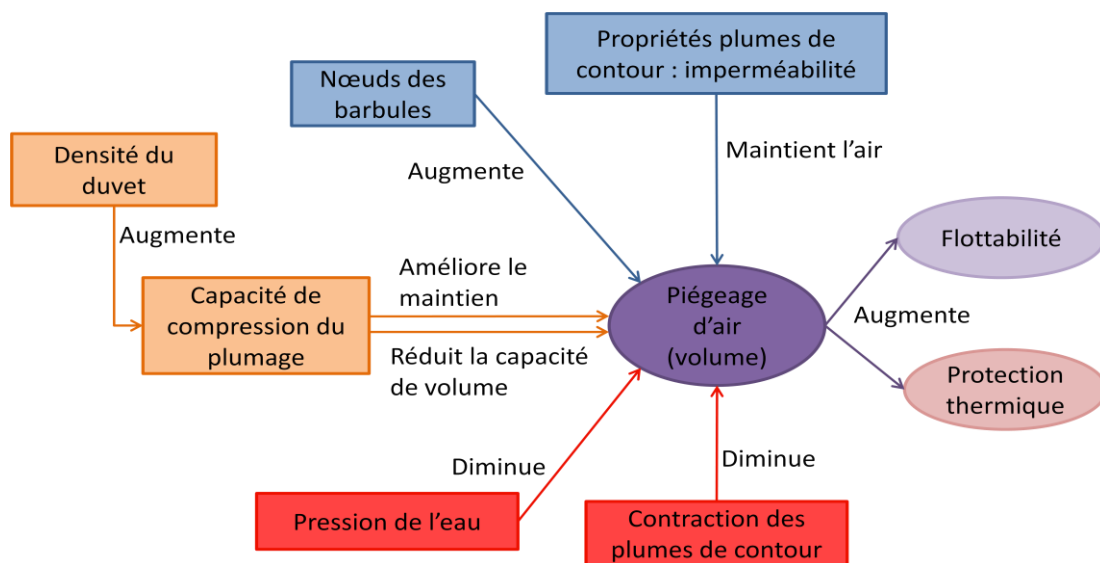


Figure 12 : Facteurs influençant le piégeage de l'air dans le plumage des oiseaux favorisant l'immersion ou la flottabilité.

1.4.4. La thermorégulation

Les oiseaux étant endothermes, leurs dépenses d'énergie quotidiennes dépendent en partie de l'interaction thermique avec l'environnement. Le plumage est responsable de la majorité de l'isolation chez les oiseaux, et joue donc sur la thermorégulation. Les transferts de chaleur à travers le plumage vers l'extérieur en conditions non venteuses se font par plusieurs processus : la conduction par les éléments solides des plumes, la conduction et la convection par l'air piégé dans le plumage et par les radiations émises par l'oiseau. Ces dernières sont assez faibles en proportion grâce à l'efficacité de l'interception des radiations par dispersion par le duvet puis réflexion par les plumes de contour (Dove, Rijke, et al. 2007). Les couches de plumes et l'air qu'elles piègent ont pour but de diminuer ces flux de chaleur (McCafferty et al. 1997; 2017; Wolf et al. 2000). Le dernier flux est la convection forcée due au vent qui s'engouffre dans le plumage et libère l'air chaud maintenu contre la peau.

La microstructure du duvet donne au plumage des propriétés de résistance thermique en lui permettant de rester lâche mais maintenu, et en créant une matrice qui piège l'air et la chaleur produite par le corps. La partie pennacée des plumes de contour fournit elle une protection mécanique contre les éléments extérieurs (vent et eau) pour cette couche isolante (Pap et al. 2020). La couverture externe formée limite l'entrée d'air dans le plumage et la perte de chaleur par convection forcée. La résistance au vent varie selon les espèces, en fonction notamment de la rigidité et du chevauchement des plumes de contour. Le duvet possède un fort pouvoir de rétention d'eau et subit une augmentation de conductance thermique lorsqu'il est détrempé (Bonser et al. 1999; McCafferty et al. 2017). Exposé à l'eau froide, la résistance thermique du plumage peut être réduite de moitié même chez les espèces adaptées à la nage sous-marine (Jenssen et al. 1989). Il existe des adaptations de l'extension du duvet comme chez le Cincle plongeur, chez qui il couvre tout l'oiseau y compris sur la tête, les ailes et les aptéries contrairement aux autres passereaux (Davenport et al. 2009). Les huiles de lissage donnent aussi probablement au duvet une légère protection supplémentaire contre l'humidité (Bonser et al. 1999).

Les propriétés de résistance thermique viennent d'une addition de caractéristiques dont la profondeur, la densité et la morphologie du plumage qui font varier le nombre et la taille des poches d'air piégées par les plumes. Notamment, un plumage dense améliore l'isolation (McCafferty et al. 1997 ; Osváth et al. 2018). Cette densité de plume tend à décroître avec l'augmentation de la masse de l'oiseau : les petites espèces ont proportionnellement plus de plumes qui sont plus courtes et légères (McCafferty et al. 2017; Møller 2015). En effet, plus un oiseau est petit et plus son métabolisme est rapide (ratio surface-masse plus important) nécessitant une isolation plus importante. Il semble qu'un changement de densité et de masse

du plumage a très probablement plus d'impact sur l'isolation qu'un changement dans sa structure (Pap et al. 2020). Sur le long terme, il est possible de trouver chez certaines espèces des adaptations de la résistance thermique du plumage selon la saison par une augmentation ou une diminution du nombre de plumes lors de la mue (Novoa et al. 1994; Doucette et al. 2008; Graveley et al. 2021), comme chez le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*) qui présente une masse de plume 37% inférieure en été par rapport à l'hiver (Piersma et al. 1995).

Quelques différences de morphologie et structure des plumes ont été observées en environnement froid : il semble y avoir une sélection des plumes de contour plus longues avec une section duveteuse plus étendue, et une densité de barbes et de barbules plus faible, ce qui augmente le volume d'air piégé par la couche duveteuse par l'augmentation de la profondeur et de l'espace vide dans cette couche. Les espèces aquatiques présentent des paramètres inverses par compromis avec la résistance à la pression de l'eau. Il y a aussi chez les espèces hivernant dans des conditions froides une densité de nœuds augmentée dans les plumes de duvet dorsales, ce qui permet une meilleure cohésion du plumage et piégeage de l'air notamment en conditions venteuses (Pap et al. 2017; 2020).

En plus de sa résistance thermique vis-à-vis de l'extérieur, le plumage permet l'absorption des radiations UV ; il fournit ainsi une protection à la peau des oiseaux et une absorption de chaleur significatifs (Sandoval et al. 2019). Les radiations doivent pénétrer le plumage pour y être absorbées et leur chaleur résultante piégée. Cette pénétration dépend de la microstructure et des propriétés micro-optiques des plumes : densité, nombre et placement des plumes, porosité, angle des plumes, et enfin couleur et réflectivité, qui déterminent la fraction des rayons solaires absorbée par le plumage générant de la chaleur (Wolf et al. 2000). Bien que les plumages foncés absorbent plus de chaleur par rayonnement, les plumages clairs permettent aux rayons de pénétrer plus profondément dans le plumage ce qui emprisonne plus efficacement la chaleur. Les différentes teintes de plumage pouvant se retrouver à différentes latitudes et altitudes, il existe sans aucun doute un compromis entre la thermorégulation et les autres fonctions du plumage dépendantes de couleur des plumes (telles le camouflage) (Ward et al. 2007; Wolf et al. 2000; Galván et al. 2018; Sandoval et al. 2019; Rogalla et al. 2019). Enfin, des adaptations comportementales permettent aux oiseaux de moduler l'isolation thermique de leur plumage : en dressant ou en rabattant les plumes de contour et de duvet, ils peuvent augmenter l'épaisseur du plumage et l'isolation de 50% voire plus, ou bien laisser la chaleur s'échapper (Marsh et al. 1989; Wolf et al. 2000).

2. La croissance de la plume

2.1. Pousse et développement de la plume

La plume est ancrée dans le follicule plumeux, formé par une invagination de la peau. Elle est maintenue en place par des muscles exerçant une tension sur le follicule, ainsi que par des ponts de kératine, des cellules du calamus et du follicule apposées de façon complémentaires. C'est une structure complètement kératinisée, qui une fois

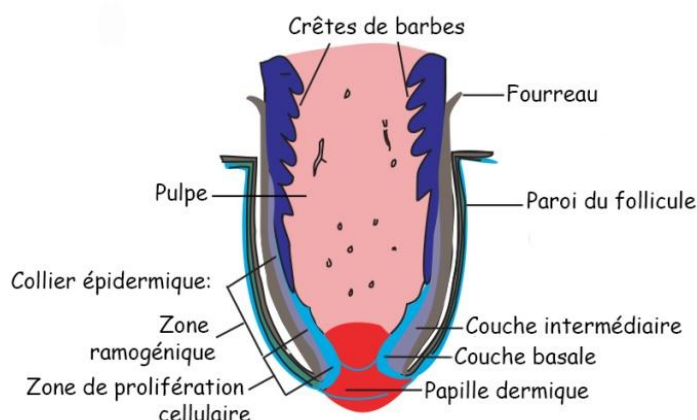


Figure 13 : Structure du follicule plumeux (Yu et al. 2002).

formée et abîmée ne peut pas être réparée. Il y a donc un besoin vital pour l'oiseau de renouveler ses plumes.

Un follicule produit une série de plumes tout au long de la vie de l'oiseau. C'est une structure circulaire contenant une papille dermique avec autour un collier épidermique dans lequel se trouvent des cellules souches pour la régénération des plumes suivantes, il augmente de taille lors de l'activation du follicule (Figure 13). Suite à des interactions épithélio-mésenchymateuses, les cellules souches prolifèrent. Les cellules obtenues migrent distalement et se divisent pour former les kératinocytes et cellules de support organisées en cylindre rempli par la pulpe fournissant nutriments, pigments, hormones et protéines de signalisation nécessaires à la synthèse de la plume et à sa structure définitive unique. Elle est innervée et riche en vaisseaux sanguins, et va s'étendre dans l'amorce de plume au-delà de la peau. La longueur de son extension au-delà de la peau augmente avec l'augmentation de la taille de l'oiseau.

La différenciation des cellules commence à la sortie de la zone de prolifération, formant sur la couche intérieure du collier épidermique des amorces de barbes en cercle. Le collier épidermique produit aussi une fine couche extérieure de cellules, formant le fourreau qui protège la plume contre les agressions et le dessèchement lors de sa croissance. A partir d'un locus de génération des barbes, les cellules plus anciennes sont poussées par les nouvelles, donnant une orientation ascendante aux barbes. L'axe du collier permet aussi l'apparition d'un angle dans les crêtes de barbes, et pourrait faciliter leur croissance hélicoïdale. Les amorces fusionnent sur un point du collier épidermique en position dorsale, formant ainsi le rachis. La croissance axiale du rachis va finir par rendre les vexilles plats (Figure 14). Plus les amorces s'éloignent du collier, plus les cellules obtiennent leurs formes et se différencient

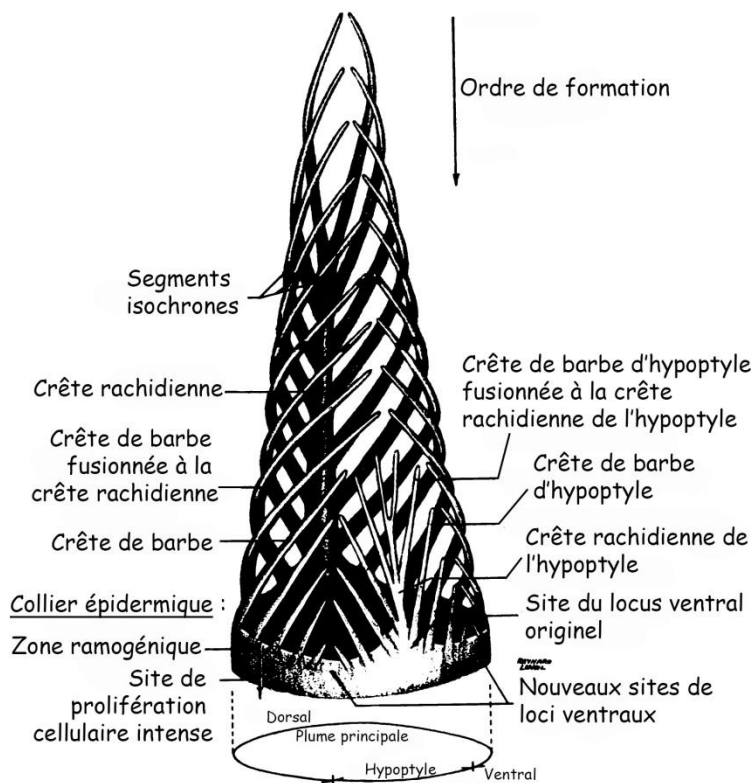


Figure 14 : Modèle de croissance hélicoïdale d'une plume de contour montrant l'arrangement des barbes de la plume et de l'hypoptyle (Lucas 1972).

(Figure 15). Les cellules de support évitent l'adhésion des kératinocytes entre eux et donnent leur forme aux kératinocytes. Une fois les cellules de support disparues, les kératinocytes meurent à leur tour, ne laissant que la β -kératine à leur emplacement.

Un nombre élevé de crêtes de barbes donne des plumes pennacées. L'asymétrie des barbes pourrait venir soit d'un mécanisme cellulaire : le nombre de cellules incorporées dans une amorce de barbes ou l'élongation des cellules dans chaque *ramus*

détermine la longueur finale de celui-ci ; soit d'un mécanisme topographique selon lequel le locus ventral de génération des barbes change de position sur le collier épidermique (en se décalant vers la gauche, les barbes de droite vont avoir une croissance hélicoïdale sur une longueur plus grande avant d'atteindre le point de fusion du rachis). Les mécanismes moléculaires qui seraient impliqués ne sont pas connus (Alibardi 2017; Chen et al. 2015; Yu et al. 2002).

Dans le processus de mue, c'est la nouvelle plume en croissance qui pousse l'ancienne plume hors du follicule. Dans le cas de la perte d'une plume en dehors de la mue, le développement de la nouvelle plume peut s'initier rapidement après la perte, ou à la prochaine mue. Lors de la mue juvénile, il est possible de retrouver la plume de duvet néo-natal accrochée à l'extrémité de la nouvelle plume.

Lors de sa croissance, la plume reste enfermée dans le fourreau au fur et à mesure de l'émergence hors du follicule épidermique. Les cellules se kératinisent et la pulpe se

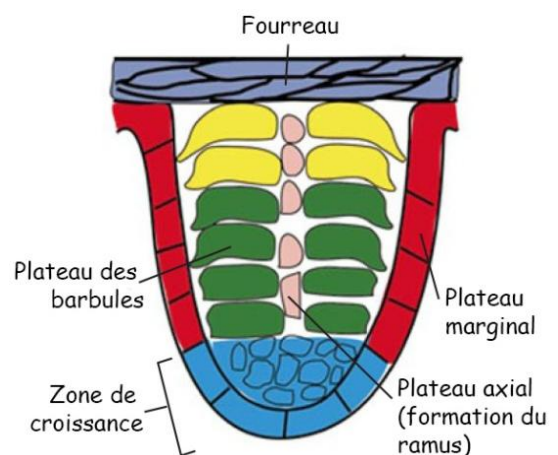


Figure 15 : Amorce d'une barbe et de barbules (Yu et al. 2002).

dévascularise et régresse à mesure que la plume émerge, le fourreau se craquelle alors distalement une fois le développement kératinisé de site terminé, pour libérer la plume. Le calamus finit de se kératiniser lorsque toute la croissance en longueur est achevée, et se retrouve creux par la désintégration de la pulpe. Lorsque la plume a fini son développement, l'activité germinale s'arrête à la base du follicule, qui entre en phase de repos. Il reste ainsi dans le follicule le calamus nouvellement formé, la papille dermique et les cellules souches au repos, protégées par une capsule de cellules épithéliales protectrices.

Le développement de la plume est une succession de divisions cellulaires précises, des facteurs causant une mort cellulaire et perturbant la mitose ou la migration cellulaire vont altérer les nouvelles plumes au niveau structurel. Les mécanismes moléculaires impliqués dans la morphogénèse des plumes, leur séquence de régénération et la succession de générations de plumes structurellement différentes est très complexe, et toujours en cours d'étude (Yu et al. 2004; Lin et al. 2006; Ng et al. 2018; Prum et al. 2002). Les follicules plumeux se forment au stade embryonnaire et persistent toute la vie de l'oiseau. Il est impossible pour l'animal de former un nouveau follicule au cours de sa vie si celui-ci est arraché ou trop endommagé, le renouvellement de la plume devient donc impossible.

Pour finir, lors de la croissance de la nouvelle plume se met en place son motif de couleur. La couleur d'une plume ou d'un groupe de barbes et barbules peut être formée soit par des pigments, soit par une microstructure possédant des propriétés physiques, soit par une combinaison de ces deux éléments. Trois pigments sont majoritaires : les mélanines, les caroténoïdes et les porphyrines. Les caroténoïdes et les porphyrines sont obtenus par le régime alimentaire, et produisent du jaune, du rouge et du magenta. Ils sont apportés jusqu'à la pulpe par voie sanguine, et sont déposés ou absorbés dans les kératinocytes. Les mélanines comprennent l'eumélanine, pigmentation foncée, et la phaeomélanine, pigmentation claire. Lors de la croissance d'une plume, de nouveaux mélanocytes sont dérivés d'un réservoir de mélanocytes souches à la base du collier épidermique. Ils se retrouvent dans la pulpe et transfèrent les granules de mélanine aux kératinocytes grâce à des dendrites. Enfin, les couleurs structurales sont le résultat de l'interférence et de la dispersion de la lumière sur la plume qui dépend de l'arrangement des filaments de kératine, de la mélanine, et des vacuoles aériennes dans les vexilles obtenus par la mort cellulaire. Les mécanismes contrôlant la formation des motifs de dépôt des mélanines, autres pigments et des couleurs structurales sont peu connus.

Les pigments possèdent un rôle d'identification visuelle, de camouflage, de communication et de reproduction. Les mélanines ont aussi un rôle dans la résistance à l'abrasion et à la

dégradation des plumes par les agents photochimiques, notamment la résistance aux radiations UV. La kératine mélanique du rachis serait 40% plus solide, et donc moins sensible à l'usure : les barbules ne possédant pas de pigments mélaniques ont plus de risque d'être brisées par abrasion mécanique (Bonser 1996). Cependant certaines études ne trouvent pas plus de fractures des barbes entre les zones blanches et mélaniques des plumes (Videler 2006).

2.2. Vitesse de croissance de la plume

2.2.1. Variations entre les plumes : allométrie

Les valeurs de vitesse de croissance des plumes ont principalement été obtenues pour la croissance en longueur de la plume, or les plumes ont une densité différente selon l'endroit considéré. Mais observer le taux de quantité de matériel déposé sur la plume est complexe. Certains auteurs se sont donc intéressés à la croissance de la plume en termes de masse. Le taux de croissance en longueur de la plume est constant dans le temps, jour et nuit (Murphy et al. 1986), avec une diminution en fin de pousse qui correspond à la synthèse du matériel le plus dense et lourd de la plume. Ainsi le taux de croissance en masse de la plume est lui assez constant tout au long de la croissance (Dawson 2003; Seel 1976).

Le taux de croissance en masse augmente avec la proximité de la plume la plus longue, soit pour les plumes les plus distales. Ces plumes étant plus lourdes par une plus forte densité de structure, leur taux de croissance en termes de poids est plus grand : il y a plus de matière déposée sur une même durée. Cette augmentation concorde avec la vitesse de croissance en longueur constante et similaire retrouvées entre les plumes d'un même individu (hormis pour la plume la plus longue et massive dont la croissance en longueur est plus lente ; Dawson 2003; Zuberoigota et al 2018; Newton 1967). Ainsi, la vitesse de croissance en longueur dépend du rapport entre la masse (soit la densité) et la longueur, et du type de plume (Rohwer et al. 2013; 2009; de la Hera et al. 2012; Jenni et al. 2020). De ce fait les rémiges secondaires atteignent leur taille finale plus vite que les rémiges primaires, bien que le taux de croissance des rémiges primaires soit plus important. Ces observations ont été identiques dans toutes les espèces étudiées sauf trois corvidés (Dawson 2005).

Il existe une corrélation entre la longueur des rémiges, la masse corporelle de l'oiseau et la vitesse de croissance de la plume (Rohwer et al. 2009) : plus un oiseau est lourd et possède de grandes plumes, plus elles mettent de temps à pousser. Mais les différences interspécifiques ne sont pas directement proportionnelles : bien que les rémiges d'espèces massives soient un

peu moins longues et lourdes par rapport à celles des petites espèces, elles sont bien plus grandes. Mais leur vitesse de croissance en longueur n'augmente que peu par rapport aux rémiges des espèces plus petites, ainsi la pousse des plumes de vol chez les petites espèces prend comparativement moins de temps que pour les grandes (de la Hera et al. 2012; Rohwer et al. 2009; 2013). Il semblerait que par exemple, pour une longueur de rémige doublée, la vitesse de croissance elle ne double pas : la production de matériel augmente, mais moins que la masse de plume à produire ; ainsi doubler la longueur d'une rémige primaire multiplie sa durée de pousse par 1,5 (Jenni et al. 2020).

Si ces observations de variations interspécifiques sont acceptées, il n'est cependant pas certain que la différence de masse corporelle intraspécifique entraîne une variation significative de la croissance des plumes (Terrill 2017).

Tableau 1 : Vitesse de croissance des rémiges primaires et longueur des plus grandes rémiges primaires de certaines espèces d'oiseaux de France métropolitaine et possédant des tailles et poids représentatifs pour extrapolation à d'autres espèces. Les valeurs de vitesse de croissance ont été mesurées lors de la mue des oiseaux, impliquant donc d'autres processus physiologiques et la croissance de plusieurs plumes simultanément. Les valeurs venant d'un faible nombre de spécimens ne sont qu'indicatives d'un ordre de grandeur. Références : 1= Rohwer et al. 2009 ; 2= Rohwer et al. 2013 ; 3= Wijnandts 1984 ; 4= Ontiveros 1995 ; 5= Prevost 1982 ; 6= Featherbase ; 7= Mallet-Rodrigues 2012.

Nom vernaculaire	Nom latin	Masse indicative (g)	Vitesse de croissance moyenne des rémiges (mm/jour)	Longueur rapportée des plus longues rémiges (mm)	Mue simultanée	Durée de croissance estimée d'une rémige primaire (jours)
Pouillot fitis ¹	<i>Phylloscopus trochilus</i>	10	3,01	54	non	17,9
Fauvette à tête noire ²	<i>Sylvia atricapilla</i>	15	4,03	63 ⁶	non	15,6
Bergeronnette grise ¹	<i>Motacilla alba</i>	22	4,5	61	non	13,6
Moineau domestique ¹	<i>Passer domesticus</i>	34	2,7	57	non	21,1
Etourneau sansonnet ²	<i>Sturnus vulgaris</i>	85	4,85	109	non	22,5
Pigeon biset ⁷	<i>Columbia livia</i>	270	4,5	187 ⁶	non	41,6
Pie bavarde ¹	<i>Pica pica</i>	190	2,6	172	non	66,2
Corbeau freux ¹	<i>Corvus frugilegus</i>	450	3,8	252	non	66,3
Grèbe huppé ²	<i>Podiceps cristatus</i>	800	3,5	131 ⁶	oui	37,4
Canard colvert ¹	<i>Anas platyrhynchos</i>	1080	4,5	198	oui	44,0
Oie cendrée ¹	<i>Anser anser</i>	3000	5,5	308	oui	56,0
Cygne tuberculé ²	<i>Cygnus olor</i>	11000	6,9	434 ⁶	oui	58,8
Grue cendrée ¹	<i>Grus grus</i>	5500	9	438	oui	48,7
Goéland marin ¹	<i>Larus marinus</i>	1600	9,5	343	non	36,1
Faisan de Colchide ¹	<i>Phasianus colchicus</i>	900	6,1	210 ⁶	non	34,4
Faucon crécerelle ¹	<i>Falco tinnunculus</i>	200	4,2	194	non	46,2
Hibou Moyen-duc ³	<i>Asio otus</i>	280	6,4	251	non	39,2
Milan noir ⁴	<i>Milvus migrans</i>	750	4,6	373 ⁶	non	81,1
Balbuzard pêcheur ⁵	<i>Pandion haliaetus</i>	1500	5,7	308 ⁶	non	54,0
Gypaète barbu ¹	<i>Gypaetus barbatus</i>	6000	6,6	600	non	90,9

La vitesse de croissance d'une plume est très stable dans des conditions normales de mue (Rohwer et al. 2009) ; les étapes de développement et de différenciation des kératinocytes formant la plume suivent un ordre précis et nécessitent un certain temps de réalisation. Une croissance accélérée aurait donc pour conséquence une atteinte de la qualité de la plume au niveau structurel. Par modélisation, une augmentation du taux de croissance rend les plumes plus courtes et avec une forme plus allongée (Prum et al. 2001). Particulièrement, les oiseaux en mauvaise condition corporelle et en mue accélérée produisent des plumes plus courtes et avec un rachis moins épais (Vágási et al. 2010). Une durée de croissance plus grande permettrait aux oiseaux en mauvaise condition corporelle de produire des plumes de qualité normale.

2.2.2. La limite folliculaire

La taille du follicule est positivement corrélée avec la longueur de la plume et sa masse, il y a donc une adaptation du follicule à la plume qui sera synthétisée (Rohwer et al. 2013). Cependant, la croissance des plumes n'est pas optimale, comme nous avons pu le voir dans le cas des grandes espèces dont les plumes sont disproportionnellement plus lentes à croître que pour les plus petites espèces. Le follicule, bien qu'adapté à la taille de la plume (notamment à la largeur de son rachis), pose une contrainte sur la vitesse de croissance des plumes.

Il est possible qu'un facteur limitant soit l'apport de nutriments aux cellules souches par la vascularisation de la pulpe, qui pourraient être spécifiques et adaptés au stade de développement de la plume. A ce jour, aucune étude à notre connaissance n'a été réalisée permettant de déterminer les mécanismes précis de nutrition des cellules folliculaires de la plume. Cependant, la vitesse de croissance des plumes des espèces à mue simultanée est similaire aux autres stratégies de mue, il n'y aurait donc pas de compromis entre la vitesse de croissance d'une plume la disponibilité d'énergie ou de nutriments pour la croissance de plusieurs plumes simultanément (Rohwer et al. 2013). Le facteur limitant de la croissance des plumes ne serait donc pas le flux sanguin et l'apport de matériel pour la production de kératine.

Un autre facteur limitant serait la conformation des cellules du collier épidermique du follicule qui forment une limite de division : le taux auquel les cellules folliculaires sont capables de proliférer et de se différencier pourrait être contraint. La croissance axiale n'est pas constante, mais le taux de différenciation est constant (Rohwer et al. 2009 ; Rohwer et al. 2013). De plus, le nombre d'amorces de barbes est proportionnel à la circonférence du collier épidermique, et les plus grandes plumes étant composées de plus de barbes, cette circonférence serait ainsi limitante du nombre d'amorces produites (Jenni et al. 2020).

Enfin, bien que la taille des follicules soit corrélée à la longueur et la densité structurelle des plumes correspondantes, l'augmentation de taille des follicules est moindre par rapport aux plumes. La quantité de matériel produit ne permet donc pas une croissance plus rapide, proportionnelle à la taille de la plume. Il est possible que le diamètre folliculaire soit un facteur principal dans la détermination de la structure et microstructure de la plume ; cette structure serait un facteur limitant de vitesse de croissance des plumes. Cela est corroboré par la modélisation de la synthèse des éléments structurels (Prum et al. 2001).

3. Mue et plumage

Les plumes sont un reflet des perturbations et de la condition corporelle des oiseaux lors de leur mue précédente (Fairhurst et al. 2013). Une corrélation négative a été mise en évidence entre les taux de corticostérol mesurés dans les plumes issues de la mue précédente et les succès de survie et de reproduction à la saison suivante (Harms et al. 2015). Le déroulement du processus de la mue a une importance sur la survie de l'oiseau au cours de l'année.

3.1. La mue dans le cycle annuel

3.1.1. L'usure des plumes

La kératine de la plume possède une masse moléculaire de 10 kDa, contrairement à 15 kDa pour les autres structures kératinisées telles que le bec ou les griffes (Bonser 1996). Cette légèreté signifie que bien que les plumes soient optimisées pour être légères et solides (possible grâce à l'abondance des ponts disulfiques formés par des résidus de cystéine adjacents), elles sont dans l'absolu sensibles à l'abrasion. De plus, ce sont des structures inertes, qui ne sont pas renouvelées continuellement à partir de leur base. Lorsque la plume est soumise à des forces et des chocs, de micro-fractures se forment sur le rachis au niveau des lignes de faiblesse entre les fibres de kératine. La plume ne se réparant pas, ces microtraumatismes se cumulent et fragilisent la plume au fur et à mesure. De même, l'abrasion par les objets de l'environnement, les particules dans l'air (...) entraînent des dommages à l'échelle microscopique sur les barbicelles ainsi que les barbules et les barbes, pouvant aller jusqu'à la cassure. Les étendards perdent alors de leur cohésion, et des difformités sur les extrémités des bords d'attaque et de fuite des plumes peuvent apparaître macroscopiquement par des pertes de substance.

L'abrasion mécanique dépend donc de l'habitat : les espèces vivant dans des milieux denses avec beaucoup de végétation, ou dans des milieux ouverts, venteux et exposés au sable, ont

leurs plumes plus rapidement abîmées que ceux vivant dans un habitat intermédiaire. Le climat joue aussi un rôle dans l'intensité de l'usure annuelle des plumes de l'oiseau. Elles subissent également une usure par les rayons ultraviolets du soleil, en s'éclaircissant. L'abrasion mécanique est aussi responsable d'une perte de coloration (Surmacki, Siefferman, et al. 2011). La dernière composante de l'usure des plumes vient des ectoparasites, agents fongiques et bactéries, qui peuvent les abîmer au point de former des trous dans les vexilles (partie II-1.2 et -1.3).

Ainsi, malgré l'entretien du plumage par les comportements de maintenance des oiseaux (lissage, application d'huile uropygienne, grattage, bains d'eau, de sable et de soleil...), qui ont pour but de nettoyer les plumes et maintenir l'arrangement des barbes et barbules pour garder la cohésion des vexilles, l'usure finit par avoir un impact visible sur le plumage (Zhao et al. 2020). Un lissage trop intense peut d'ailleurs aussi résulter en une abrasion supplémentaire des plumes.

L'usure affecte différemment les plumes selon leur position, fonction, structure, pigmentation, et le comportement de l'oiseau, donc selon l'espèce. Les plumes les plus exposées présentent en général plus d'usure. La perte de coloration a donc surtout lieu sur les plumes de la tête, du dos, et sur les zones exposées lorsque



Figure 16 : Décoloration et usure des rectrices d'une mésange charbonnière au printemps (source personnelle), surtout localisées aux extrémités et aux rectrices centrales.

l'oiseau est perché, dont l'extrémité des rémiges et les rectrices (Surmacki, Liu, et al. 2011, Figure 16). Chez les passereaux, l'abrasion des plumes est plus forte au niveau des rémiges tertiaires, et plus faible au niveau des secondaires internes. Les études du plumage d'un certain nombre d'espèces ont montré qu'il est courant que les oiseaux subissent une réduction de leur longueur d'aile de 0,2 à 0,5% par mois à cause de l'usure des rémiges primaires les plus longues. La longueur de la queue est aussi affectée (Flinks et al. 2012).

Cette réduction de la longueur de l'aile induit une perte de l'aire alaire, mais aussi une possible asymétrie dans l'aile et un défaut de portance. De plus les plumes usées perdent probablement aussi de leur rigidité par l'usure des rachis. Les structures spéciales portées par les plumes chez certaines espèces, comme les peignes chez les strigiformes, peuvent aussi être perdues par l'usure normale (Piedrahita et al. 2021). Les oiseaux avec des plumes usées ont donc probablement un vol moins efficace, et une capacité d'échapper à un prédateur moins bonne (Hedenström 2003). L'usure peut également affecter la communication, l'isolation

thermique, et l'imperméabilité (Graveley et al. 2021). Elle peut aussi être partie prenante de la stratégie de signalisation dans l'espèce, avec l'abrasion des parties blanches donnant son plumage nuptial à l'oiseau, ou en perdant les extrémités claires.

Enfin, il y a une augmentation du taux d'abrasion subi par les plumes lorsque l'âge de l'individu augmente, ce qui peut aussi être lié à l'augmentation des ectoparasites causant des dommages plus rapides. Le maximum de taux d'usure a lieu lors de la reproduction, ce qui est aussi probablement une conséquence de l'activité augmentée à cette période de l'année avec des contacts répétés avec le nid notamment.

3.1.2. L'intégration de la mue dans le cycle

Lors de la mue, les oiseaux doivent allouer de l'énergie à la synthèse des plumes. Elle doit se produire entre les autres demandes énergétiques et contraintes de la vie de l'oiseau : la reproduction et la migration. Le temps disponible contraint à une certaine intensité et la vitesse de croissance des plumes est limitée par la capacité du follicule plumeux, de plus une augmentation de l'intensité ou de la vitesse de croissance risque de former des plumes de qualité moindre. Cela a donné lieu à de nombreuses stratégies de mues. Ici, nous considérerons comment les étapes du cycle contraignent la mue.

Le statut migrateur de l'espèce est tout d'abord à considérer. Chez les non migrateurs, on rencontre des mues lentes sur plusieurs mois, même chez les petites espèces, ce qui permet à l'oiseau d'étaler ses besoins énergétiques et de faire des réserves pour l'hiver en parallèle. Ils subissent tout de même des contraintes de disponibilité alimentaire temporelle contrairement aux migrateurs, qui suivent les sources de nourriture disponibles.

Les oiseaux qui migrent doivent, pour la grande majorité, ne pas muer en même temps que la migration ; un plumage incomplet serait un désavantage pour le vol et l'isolation thermique. Ils doivent également avoir le temps de faire des réserves énergétiques pour cette migration. Il n'y a donc en général pas de chevauchement entre la mue et la migration, sauf chez quelques espèces comme le Busard cendré (*Circus pygargus*). La mue postnuptiale doit donc soit avoir lieu avant la migration, soit après, soit sur des sites de repos entre les étapes de migration, soit en deux parties avant et après celle-ci. Lorsqu'elle a lieu avant, elle se fait sur les sites de reproduction estivaux et se déroule en général avec une forte intensité pour être finie à temps, particulièrement si elle ne se chevauche pas avec la reproduction. Au contraire, si elle a lieu sur les sites d'hivernage, les oiseaux peuvent avoir une mue plus lente qui inflige un stress moins important à l'individu. Certaines espèces réalisent une mue suspendue, avec une interruption lors de la migration, ou deux mues, une partielle avant la migration et une

complète sur les sites d'hivernage (Dawson 2008; Kiat et al. 2016; Hera et al. 2009, Figure 17).

Le chevauchement avec la reproduction est ainsi lié au besoin de migrer ou non. Si l'espèce ne fait pas face au besoin de partir en migration, elle a plus de temps disponible et peut séparer la reproduction et l'élevage des jeunes de la mue. Chez les espèces migratrices, le chevauchement avec la reproduction survient de façon plus ou moins prononcée. Cela entraîne un compromis entre l'investissement dans l'élevage des jeunes et l'investissement dans la survie de l'individu, mais aussi avec le futur succès de reproduction de l'oiseau : un plumage de mauvaise qualité entraîne un état du plumage plus dégradé pour la reproduction suivante, ce qui diminue le succès de reproduction : des plumes cassées, pigmentation altérée, mauvaise parade nuptiale, vol pas assez efficace pour nourrir la progéniture (Morales et al. 2007; Echeverry-Galvis et al. 2013). L'étendue du chevauchement avec la reproduction est aussi influencée par la disponibilité des ressources alimentaires sur le site de reproduction pour la mue. Ainsi, chez les procellariiformes par exemple, la mue et la reproduction se chevauchent beaucoup bien que les oiseaux soient sédentaires (Bridge 2006), tandis que chez la plupart des oiseaux de rivage, bien que migrateurs et avec des étapes du cycle à temporalité très contraintes, la mue postnuptiale des rémiges ne chevauche que très rarement la reproduction et encore plus rarement la migration.

Certaines espèces ont développé une seconde mue sur le site d'hivernage, ce qui permet de développer un plumage sur une période plus longue et de meilleure qualité que celui obtenu avant la migration, telle une réparation d'un plumage de mauvaise qualité. En effet, plusieurs études ont montré que la durée de mue a un impact sur la qualité du plumage : chez le Pluvier argenté (*Pluvialis squatarola*), une mue plus longue améliore la résistance des rémiges primaires (Serra 2001). En comparant la densité de barbes et le poids des plumes chez différentes espèces, il existe une relation entre la durée de la mue et ces paramètres, qui sont supposés être des indicateurs de qualité de la plume. Ainsi, les espèces migratrices renouvelant leurs plumes en hiver avec donc la mue la plus longue, ont la plus forte densité de barbes ; les migrateurs effectuant leur mue sur les sites estivaux ont une densité de barbes intermédiaires (Vágási et al. 2012; Pap et al. 2015).

Le lien entre la qualité des plumes suite à la mue et la condition corporelle persiste après la fin de la mue dans le reste du cycle de l'oiseau. Il peut s'insérer dans un cycle annuel vertueux ou vicieux : un plumage de mauvaise qualité entraîne une condition corporelle moindre, des performances de reproduction altérées et souvent retardées qui impactent la condition

corporelle, et ainsi la mue suivante qui sera très probablement de nouveau compromise par le temps disponible et la condition corporelle insuffisante. Chez les albatrosses par exemple, les individus peuvent sauter une saison de reproduction pour se consacrer au renouvellement du plumage (Rohwer et al. 2011), comme chez le Bécasseau maubèche, pour qui une impasse sur la reproduction annuelle lui permet d'allouer 27% de temps supplémentaire à la mue (Dietz et al. 2013). Ainsi, la mue pourrait être un important modulateur des étapes de vie de l'oiseau tout au long de son existence.

Enfin, les oiseaux peuvent aussi muer en même temps que les autres étapes de vie. La mue peut aussi être séparée des autres étapes, suspendue, ou allongé dans le temps. De plus, la vitesse, l'intensité et l'extension de mue sont des paramètres ajustables selon l'espèce et l'individu. Ceux qui accélèrent leur mue induisent des coûts supplémentaires et une baisse des capacités de vol et donc une augmentation du danger de prédation, ainsi qu'une baisse de qualité des nouvelles plumes de renouvellement, donc des conséquences négatives sur les capacités du plumage (baisse de la résistance à l'usure, de l'isolation thermique, de la pigmentation...). Les déterminants d'une telle diversification de stratégies de mue et des raisons des compromis ne sont toujours pas compris, celles-ci pouvant changer de manière inter- et intraspécifique.

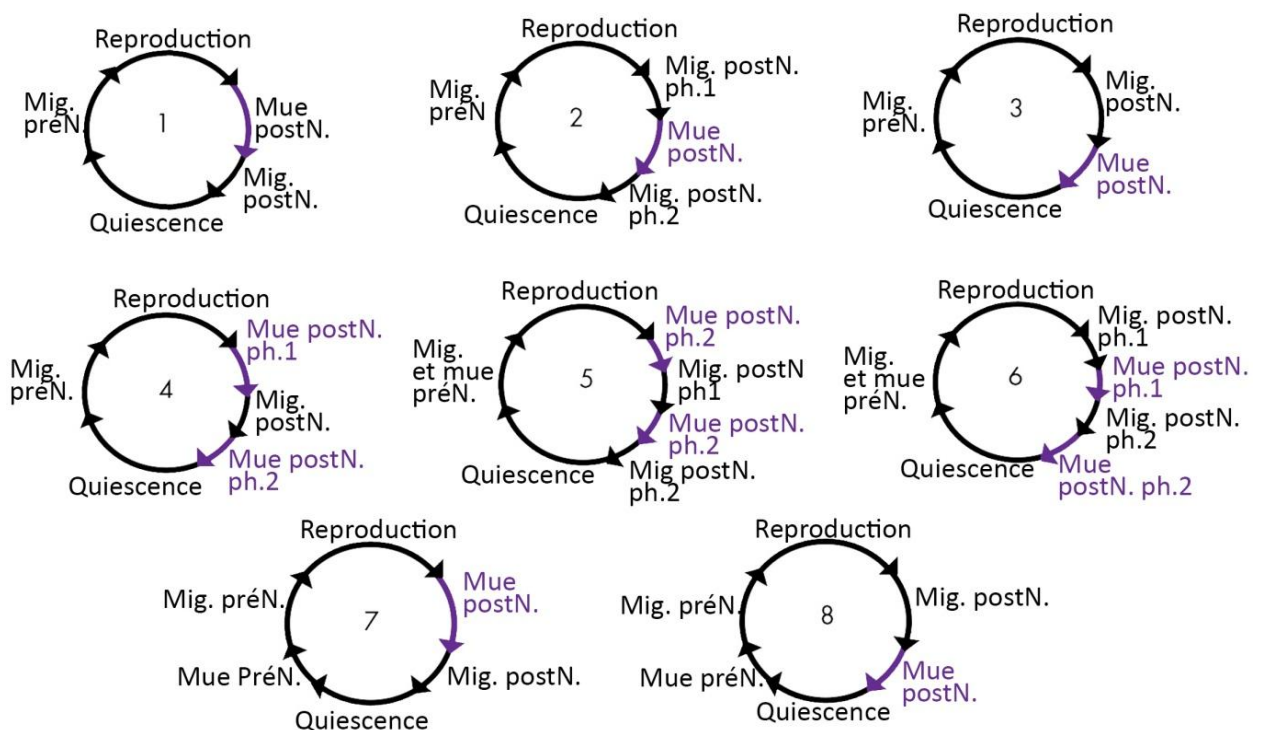


Figure 17 : Exemple de cycles annuels communs chez les passereaux et de l'intégration de la mue postnuptiale dans ce cycle (Newton 2009). Les chevauchements possibles entre la mue postnuptiale et la reproduction ou la migration ne sont pas pris en compte. Mig.= migration ; postN = postnuptiale ; préN.= pré-nuptiale ; ph.=phase

3.2. Terminologie de la mue

Il n'existe actuellement pas de nomenclature adoptée uniformément concernant les stratégies de mue chez les oiseaux. Celle employée ici est la nomenclature couramment utilisée par les bagueurs en France (Demongin 2020). Le plumage d'un oiseau correspond à toutes les plumes le couvrant pour un temps assez long. Ce plumage peut être composé de plumes issues de mues différentes, on parle alors de générations des plumes. La mue est le passage d'une génération de plumes à une autre, sur un temps court ou long, de manière symétrique. Elle peut être complète ou partielle, et avoir lieu plusieurs fois par an. Elle peut s'arrêter puis reprendre dans des conditions physiologiques là où elle s'est précédemment arrêtée. Elle peut aussi reprendre en recommençant en début de séquence. On parle de séquence pour qualifier l'ordre dans lequel les plumes sont remplacées lors d'un cycle de mue. Un *focus* de mue est un site d'initiation de la séquence de mue, il peut y en avoir plusieurs dans l'aile.

Le premier plumage d'un oiseau est le duvet de naissance. Il est intégralement présent chez les espèces nidifuges dès l'éclosion, et est moins développé chez les espèces nidicoles.

La mue juvénile met en place le plumage juvénile lors de la première phase de croissance de l'oiseau, avec notamment le développement précoce des plumes de vol. Ainsi le plumage juvénile est composé d'une seule génération de plumes. Ce plumage est en général plus fragile et léger (de 30% au total) que le plumage adulte. Les plumes juvéniles sont généralement plus longues, étroites et pointues que les plumes adultes.

Pour beaucoup d'espèces, s'ensuit lors de la fin d'été et l'automne de la première année de vie, une mue post-juvénile. Elle est en général moins étendue que les mues adultes mais elle suit les mêmes séquences, et peut être complète ou partielle selon les espèces. Les variations de cette mue post-juvénile sont liées à l'environnement dans lequel évolue l'oiseau, le besoin de renouveler un plumage de faible qualité, et aux stratégies de migration et d'hivernage (Delhey 2020). Notamment, si l'espèce subit chez les adultes une mue pré-nuptiale (cf plus bas), la mue post-juvénile peut aussi avoir lieu au printemps.

Viennent ensuite les mues adultes, qui font partie des étapes du cycle annuel, mises en place en général à partir de la seconde année de vie. La mue postnuptiale, comme son nom l'indique, a lieu après la fin de la reproduction ou en chevauchement avec la fin de cette dernière, soit de l'été à l'automne selon les espèces et les individus.

La mue pré-nuptiale se situe temporellement entre la migration automnale et la reproduction suivante. Elle peut avoir lieu selon les espèces et individus sur le lieu d'hivernage, lors de la

migration printanière, ou sur les sites de reproduction une fois ceux-ci atteints ; elle peut aussi s'étaler sur ces différents lieux (de la Hera et al. 2012). Chez certaines espèces, cette mue permet de mettre en place le plumage nuptial, qui est par la suite perdu lors de la mue postnuptiale au profit d'un plumage dit intermédiaire, d'éclipse ou hivernal.

Les mues peuvent être (Demongin 2020):

- Complète : tout le plumage est renouvelé sur la période de mue
- Partielle : seule une partie du plumage est renouvelée, en général par zones
- Suspendue : elle est stoppée avant complétion mais reprendra où elle s'est arrêtée lors de la mue suivante (pré ou postnuptiale). Il est possible que la mue reprenne en manquant le remplacement de la plume où la suspension a eu lieu, on dit alors que la plume a été retenue. Dans le jeu des rémiges, elle se reconnaît par un aspect très abîmée en comparaison de la suivante et la précédente.
- Interrompue : la mue est stoppée avant d'être complète et ne reprendra pas où elle s'est arrêtée, une nouvelle séquence démarrera à la prochaine mue. On a alors lors de la mue suivante 3 générations de plumes.

La mue des rémiges se déroule selon différentes séquences possibles. La séquence de mue est assez constante dans une espèce et entre espèces d'une même famille ; elle peut être :

- Complète ou partielle
- Conventionnelle : la mue des rémiges primaires est ascendante (de la plus interne à la plus externe), accompagnée de la mue des grandes couvertures et couvertures primaires, et celle des rémiges secondaires est descendante (de la plus externe à la plus interne) (Figure 18).
- Divergente : la mue commence par un site au milieu des rémiges (primaires ou secondaires) et progresse de façon ascendante et descendante (Figure 18).

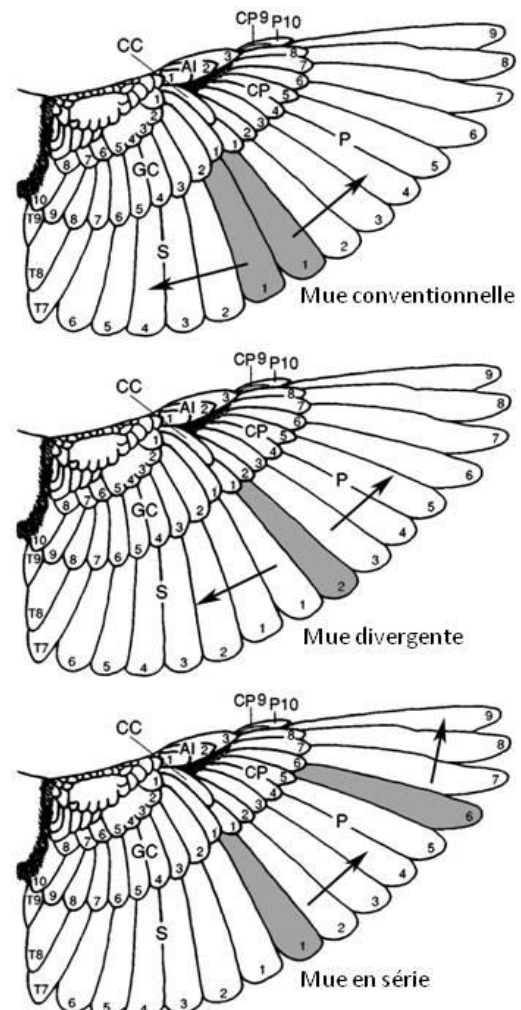


Figure 18 : Séquences classiques de de mue postnuptiale (dessin de Jenni et al. 1994).

- Excentrique : la mue commence par un site au milieu d'un groupe de plumes et progresse dans une direction uniquement.
- En séries : la mue commence simultanément en plusieurs points (deux-trois points), ou une nouvelle mue commence alors que la précédente est encore en cours, et les séries progressent dans la même direction (Figure 18).
- Convergente : la mue commence en deux points et chaque série progresse vers l'autre point.
- Simultanée : les rémiges sont perdues et repoussent toutes ou presque en même temps.
- « Mue de stress » : perte localisée brusque lors de prédation (partie II-3.1).

Pour les retrices, la mue peut être centrifuge, elle commence par les plumes centrales et s'étend vers les externes, centripète, elle commence par les externes et s'étend vers les centrales, ou simultanée. Pour le corps, les plumes sont plutôt renouvelées par zones.

3.3. Les stratégies de mue

La stratégie de mue d'un oiseau est déterminée par quelques facteurs principaux :

- La durée nécessaire pour la croissance des plumes, donc par corollaire par la longueur des plumes alaires et plus précisément de la longueur de la rémige primaire la plus longue ;
- Le degré de conservation du vol pendant la mue nécessaire pour la survie ;
- Le temps alloué à la mue dans le cycle annuel, soit les moments de l'année pendant lesquels n'a pas lieu un évènement incompatible avec la mue ;
- Les ressources alimentaires disponibles, qui déterminent le nombre de plumes pouvant pousser en même temps et le chevauchement possible avec les autres étapes de vie du cycle.

Le détail des variations de mue de chaque espèce ne sera pas étudié ici, nous n'allons observer que les stratégies principales des familles couramment rencontrées en centre de soins pour la faune sauvage en France, dans le but de reconnaître (i) un oiseau en mue et ayant des besoins augmentés, (ii) des mues anormales ou (iii) pour anticiper la mue d'un oiseau en réhabilitation.

3.3.1. Petites et moyennes espèces avec conservation du vol

La stratégie vient principalement de la temporalité et du lieu de déroulement de la mue, et elle peut varier au sein d'une espèce. La grande majorité des petites et moyennes espèces vivant en région tempérée, résidentes ou avec des migrations courtes, effectuent au moins une mue postnuptiale sur la période été-hiver, avec un chevauchement possible sur la fin de la période de reproduction et la migration. Plus les populations sont nordiques pour leur reproduction ou migrent loin, plus il y a un chevauchement avec la reproduction et la migration par un manque de temps disponible pour muer. La stratégie la plus fréquente chez les migrateurs longue distance est une mue postnuptiale partielle, suspendue ou interrompue sur les lieux de reproduction ou en début de migration automnale puis une mue complète ou une reprise de mue sur les lieux de repos ou d'hivernage, où la mue peut être plus lente et profiter de ressources plus riches, comme chez l'Hirondelle de fenêtre (*Delichon urbica*) (Barta et al. 2008). On observe aussi chez certaines espèces le transfert de toute la mue postnuptiale après la migration (Kiat et al. 2019; Tonra et al. 2018). Cela entraîne une diversité de stratégies de mue très importante et impossible à énumérer en totalité. La mue complète ou presque complète des rémiges lors de la migration est une stratégie rare, que l'on retrouve chez certaines espèces dépendant fortement du vol telles que les martinets. Elle est alors aussi lente, avec une ou deux rémiges en croissance simultanément. Chez les passereaux, les granivores sédentaires comme le Moineau domestique (*Passer domesticus*) ont tendance à avoir une mue plus lente que les insectivores ; et les insectivores migrateurs ont une mue postnuptiale plus courte et intense que les sédentaires.

La séquence de mue majoritaire est la mue conventionnelle chez les espèces présentes en France métropolitaine : passeriformes, galliformes, columbiformes, piciformes, caprimulgiformes, charadriiformes (sauf certaines familles comme les sternidés et alcidés). Les petites espèces conservent une capacité de vol, et celles pouvant se contenter de vols courts pour leur mode de vie remplacent plus de plumes simultanément. Des séquences originales existent aussi, comme la mue en série avec deux *foci* des rémiges primaires du Martin-pêcheur d'Europe (*Alcedo atthis*). Les ciconiiformes effectuent une mue postnuptiale annuelle complète longue (printemps-hiver), y compris la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) avec cependant une mue des rémiges plus ou moins irrégulière.

Chez les petits strigiformes (jusqu'au Hibou moyen-duc), les falconidés et les petits à moyens accipitridés (jusqu'aux milans et à l'Autour des palombes, *Accipiter gentilis*), toute la mue des rémiges peut se compléter en un cycle de mue et la migration peut engendrer une suspension. La mue étant très longue, elle peut commencer dès la nidification, notamment

chez les femelles. Les falconidés ont une mue divergente des rémiges primaires à partir de P4, et deux *foci* dans les secondaires (S5 et S13). Les accipitridés ont une mue ascendante des rémiges primaires et deux *foci* dans les secondaires.

3.3.2. Stratégies des grandes espèces avec vol conservé

a) Séquence de mue

La croissance lente chez les grandes espèces est une contrainte telle vis-à-vis du temps disponible pour muer, qu'il est impossible pour eux de réaliser une mue entière annuelle. L'élevage des juvéniles est long, le chevauchement de la mue et de la reproduction est donc inévitable et ils doivent concilier la mue, l'usure des plumes et une capacité de vol presque normale. Chez ces espèces, la mue ne peut pas être accélérée par une forte augmentation de l'intensité à cause de la force de la portance nécessaire vis-à-vis de leur poids et de la force musculaire de propulsion pour conserver un vol suffisant. On observe dans une mue normale qu'il n'y a qu'une ou deux rémiges primaires dans l'aile en croissance simultanément. La vitesse de mue peut être ralentie ou la mue interrompue selon les besoins de vol et les conditions environnementales (Clark 2004; Zuberogitia et al. 2016).

La plupart de ces grandes espèces présentent une mue en série ascendante des rémiges primaires (Clark 2004; Pyle 2006; Bridge 2006). Les plumes sont remplacées pas à pas, et une nouvelle série est commencée tous les un, deux voire trois ans selon les espèces. Il est aussi possible d'avoir jusqu'à quatre séries de mue simultanément (Zuberogitia et al. 2018). Une autre adaptation est d'augmenter les fronts de mue en insérant un site d'initiation de mue supplémentaire, il y a alors un remplacement des plumes convergent ou divergent selon les différents *foci*. Ces adaptations ont pour but de minimiser l'impact des espaces vides dans l'aile, permettant ainsi un fort chevauchement de la mue et de la reproduction. Le chevauchement avec la migration est beaucoup plus rare. Les patterns de générations de plumes obtenus sont très complexes, d'autant que le temps nécessaire pour remplacer un jeu entier de rémiges primaires augmente avec l'âge, et les irrégularités dans la mue comme les asymétries augmentent (Edelstam 1984).

Chez les rapaces, le remplacement des rémiges primaires est priorisé lors de la première mue post-juvénile, celui des secondaires ne commence que lorsque celui des primaires est déjà bien avancé, amenant à peu de secondaires muées lors des deux premiers cycles de mue. Une fois adultes, la mue des secondaires ne commence que lorsque celle des primaires est bien avancée. Ainsi la plupart des grands rapaces nécessitent plus d'un an pour remplacer toutes

les plumes de vol (Figure 19). Il peut falloir jusqu'à 5 ans pour remplacer toutes les plumes de vol chez certaines espèces, notamment les grands Strigiformes.

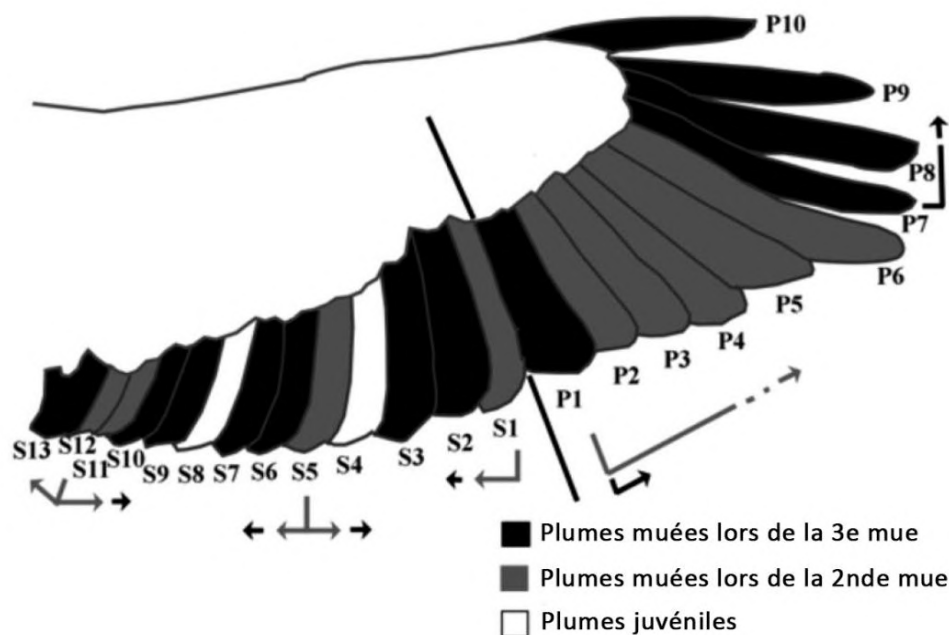


Figure 19 : Rémiges d'un accipitridé de taille moyenne nécessitant deux cycles de mue ou plus pour un renouvellement complet des rémiges lors de sa 3^e mue postnuptiale (Zuberogoitia et al. 2018). Les flèches indiquent les sites de départ de mue (*foci*) et sa progression. P= rémige primaire ; S= rémige secondaire

b) Renouvellement préférentiel

Pour les grands et lourds oiseaux qui chassent, les stratégies de mue sont complexes et se déroulent sur plusieurs années, et pourraient favoriser l'asymétrie du remplacement des plumes. La symétrie de la mue est théoriquement très importante par les défauts de vol qu'engendrerait une asymétrie, et l'étude de cette symétrie chez ces espèces a permis d'observer des phénomènes de remplacement préférentiels. Chez des chouettes de l'Oural (*Strix uralensis*), les rémiges primaires externes, qui s'usent le plus, sont plus souvent remplacées que les autres rémiges tout en conservant une symétrie de la mue. La même chose a pu être observée chez des albatros et des vautours fauves (*Gyps fulvus*) (Brommer et al. 2003; Zuberogoitia et al. 2018; Rohwer et al. 2011). Il y a ainsi une allocation d'énergie spécifique à des positions dans l'aile suivant l'importance de ces plumes pour le vol, permettant un bénéfice énergétique final malgré les besoins lors de la mue de ces plumes grandes et denses.

En plus de ce renouvellement préférentiel à certains follicules dans l'aile, il a été observé chez des vautours, y compris des juvéniles, la capacité de sélectionner et de provoquer le

remplacement de plumes endommagées en dehors du déroulement de la mue : ils forcent la plume à tomber en donnant des coups de bec répétés à sa base. Il semble que le degré d'usure et la position dans l'aile soient pris en compte dans la décision de l'oiseau de provoquer la perte et la repousse de ces plumes. Cela a aussi été observé chez l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*), chez qui la coupe de rémiges primaires et de rectrices a entraîné une avancée du remplacement de ces dernières. Notamment, une expérience avec la coupe de rectrices a permis leur remplacement plus d'un an plus tôt en moyenne que les rectrices non coupées. Enfin chez des grues en captivité, la coupe de rémiges primaires sur une aile a provoqué la mue symétrique et précoce de celles-ci ; l'auteur ne précise pas si le comportement observé chez les vautours était présent (Ellis et al. 2017). La forte asymétrie de mue des plumes de vol de gypaètes barbus (*Gypaetus barbatus*) ainsi que le renouvellement plus fréquent de certaines de leurs rémiges suggèrent que cette espèce pourrait aussi réaliser une mue préférentielle (Zuberogitia 2013).

Ce renouvellement de plumes qui semblent être une composante volontaire de l'oiseau, au moins chez certaines espèces, pourrait être possible grâce aux informations transmises par les mécanorécepteurs des plumes, permettant à l'oiseau de déterminer le degré d'usure des plumes de vol (Ellis et al. 2017).

3.3.3. Mue avec vol non conservé : mue simultanée

La mue simultanée des rémiges (Figure 20) est une mue postnuptiale qui a lieu principalement chez des groupes d'oiseaux aquatiques. La principale hypothèse pour l'apparition de cette stratégie chez ces groupes est qu'ils ont une telle charge alaire que même de petites réductions dans la surface de l'aile dues à la mue les rendent inaptes au vol ou presque. En parallèle, ce sont des espèces qui sont capables de se nourrir et d'échapper aux prédateurs sans avoir besoin de voler. De nombreuses espèces à mue simultanée se déplacent sur des sites à l'abri des prédateurs pour leur période d'incapacité de vol, et certaines migrent vers des sites avec des ressources alimentaires facilement disponibles. Il semble de plus que les taux de survie lors de cette incapacité de voler à cause de la mue postnuptiale sont équivalents à ceux observés lors des autres étapes du cycle annuel de ces espèces (Fox et al. 2014). Cette stratégie a donc une

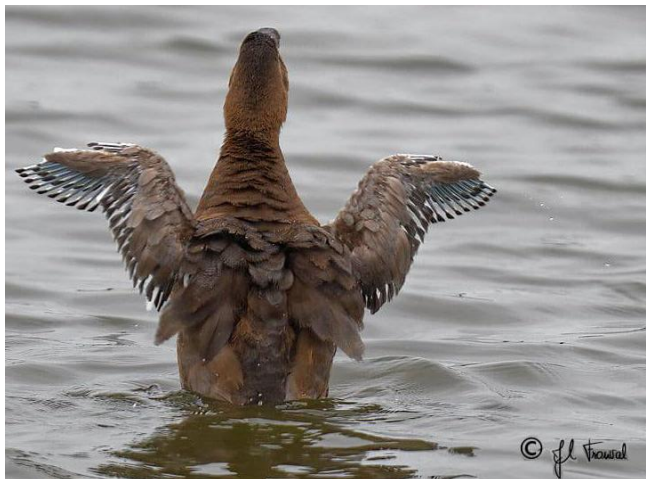


Figure 20 : Fuligule milouin femelle en mue simultanée des rémiges (photographie de Jean-Luc Fronval).

forte valeur adaptative en permettant une mue plus courte et en évitant une longue incapacité au vol : en effet, grâce à la mue simultanée les oiseaux peuvent normalement recouvrer leur capacité à voler en trois à sept semaines (selon la taille de l'espèce) (Bridge 2006; Terrill 2017).

Parmi les espèces rencontrées en France, cette stratégie de mue concerne toutes les espèces de grèbes (*Podicipedidae*), tous les Ansériformes, le Blongios nain (*Ixobrychus minutus*), la plupart des *Rallidae*, la Grue cendrée (*Grus grus*), le Flamant rose (*Phoenicopterus roseus*), et les *Alcidae*. Les plumes de vol sont toutes perdues très vite en quelques jours, et la durée d'incapacité de vol varie selon le temps nécessaire aux rémiges pour repousser, donc selon la taille de l'oiseau. Le vol est de nouveau possible lorsque les rémiges primaires atteignent 70-90% de leur longueur finale (Viain et al. 2014; Guillemette et al. 2007), il est ainsi possible d'estimer grossièrement les durées d'incapacité de vol à partir des vitesses de croissance des rémiges les plus longues. La perte de poids de ces oiseaux lors de la mue pourrait aussi leur permettre de re-voler plus précocément (Fox et al. 2014) Par exemple (valeurs issues du Tableau 1) :

- Pour le Canard colvert : la mue simultanée dure plus de 40 jours, mais une reprise du vol est possible dès le 40^e jour (des observations ont eu lieu avec des individus pouvant voler dès 25 jours après la perte des plumes, Palmer 1972).
- Pour le Cygne tuberculé : la mue simultanée dure une soixantaine de jours, mais la reprise du vol est possible une semaine avant la fin de pousse des plumes.

Parmi ces espèces, celles ne présentant pas de plumage nuptial réalisent une mue complète du corps en même temps ou après la mue des rémiges, une fois par an. Les espèces présentant un plumage nuptial ou d'éclipse ont en plus une mue pré-nuptiale (du corps uniquement), voire une troisième mue dans l'année rendant les cycles de mue complexes.

4. Physiologie de la mue

Toutes les espèces d'oiseaux muent. Cependant, pour chacune de ces espèces cette mue s'exprime différemment. On retrouve aussi des différences intra-spécifiques lors de cette étape. La mue est ainsi très variable et en même temps similaire, grâce à une plasticité physiologique très complexe, ce qui permet aux oiseaux de s'adapter au mieux à leur environnement. Chaque étape a évolué pour se dérouler au meilleur moment et sur toute la durée disponible (Dawson 2008).

4.1. Initiation de la mue

4.1.1. Cycle circannuel

Les rythmes circannuels sont des oscillations biologiques auto-entretenues endogènes qui persistent avec une périodicité régulière d'environ 12 mois en l'absence de cycles environnementaux. Chez les oiseaux, le cycle circannuel est constitué d'une séquence d'étapes : la reproduction, la mue et la migration. La mue est normalement séparée des deux autres étapes car elles demandent toutes de l'énergie, et sinon le chevauchement est au moins minimisé (Dawson 2008).

On ne connaît pas encore le mécanisme interne de mise en place du rythme circannuel. Il semble dans tous les cas que des facteurs endogènes existent. En effet les oiseaux possédant ce cycle l'expriment même en l'absence d'informations environnementales (Gwinner 2003). Par exemple, des conditions environnementales constantes neutres de lumière et température n'empêchent pas (au moins chez certaines espèces) des cycles annuels répétés comprenant le développement puis la régression du système reproducteur suivi d'une mue (Gwinner 1968; Piersma et al. 2008; Helm et al. 1999; Chandola-Saklani et al. 2015). Il semble exister ainsi un déterminisme non environnemental qui passerait par des facteurs endogènes programmant le cycle. De plus, il a été observé que dans ces conditions neutres, les cycles se réalisent sur plusieurs années consécutives bien qu'un décalage apparaisse (Gwinner 1968). Le fait que les mêmes observations ayant pu être réalisées avec des espèces de différentes familles, avec des événements clés conservés chez les oiseaux captifs, suggère donc que ces facteurs endogènes existent chez tous les oiseaux, mais s'expriment différemment.

Certains résultats suggèrent fortement l'implication de facteurs génétiques dans la mue circannuelle. Par exemple, trois espèces de tairiens soumises, en captivité, à des photopériodes constantes identiques, maintiennent à peu près les périodes de mues qui leurs sont particulières. De plus, des hybrides montrent des patterns de mue intermédiaires (Helm 1999). Chez l'Hirondelle rustique (*Hirundo rustica*), un génotype rare est associé à un délai de mue de huit-neuf jours lors de sa mue hivernale. Ce gène influencerait sur le processus de la mue via l'intégration de la photopériode (Saino et al. 2013).

De plus les oiseaux utilisent des informations environnementales pour anticiper les changements prédictibles. A ce titre, la photopériode est une information fondamentale pour les besoins physiologiques, car elle est prédictible à toutes les latitudes, au cours de l'année et d'une année sur l'autre (Wikelski et al. 2008; Dawson 2008).

4.1.2. Photopériode

La photopériode est le principal contrôle direct de la saisonnalité chez les oiseaux : elle permet une expression fine du cycle circannuel endogène, voire elle pourrait être entièrement responsable des changements physiologiques saisonniers (Gwinner 2003; Dawson 2008). Cela a été montré par des expériences de manipulation de la photopériode lors desquelles les étapes du cycle annuel ont été altérées (Chilgren 1978; Dawson et al. 2001; Helm et al. 1999). L'intégration du signal photopériodique est complexe, et son mécanisme n'est pas encore entièrement élucidé. Nous allons ici observer l'effet de la photopériode sur la mue postnuptiale des espèces à cycle de mue annuel ; très peu voire aucune information n'est disponible pour les autres stratégies de mue. Les études ont pour la grande majorité été réalisées chez des petites espèces, notamment les passereaux.

Les manipulations de la photopériode ont montré que l'exposition à la lumière influe sur l'initiation de la mue postnuptiale ainsi que sur son déroulement. Il a aussi été mis en évidence que la mue est initiée lorsque l'oiseau devient photoréfractaire, il doit donc avoir été auparavant photosensible. Le cycle des oiseaux est composé de deux périodes de réponse à la lumière définies selon le cycle reproducteur :

- Un état photosensible, acquis par l'exposition à des photopériodes courtes (par simplification, inférieur à 12h de lumière). Une fois cet état présent, l'exposition à une photopériode longue (printemps) induit une maturation des gonades et la mise en place de la reproduction.
- Un état photoréfractaire, acquis par l'exposition à de longues photopériodes (on peut parler de photo-inhibition par les jours longs). La mise en place de cet état entraîne une régression des gonades et l'initiation de la mue postnuptiale. Bien que l'on parle de photoréfraction, les oiseaux sont toujours sensibles à l'information lumineuse. Trois formes de photoréfraction ont été mises en évidence (Scanes et al. 2015; Dawson 2008) :
 - o Une photoréfraction absolue : une fois l'état de photoréfraction acquis, les gonades régressent et la mue se déroule même si la photopériode augmente.
 - o Une photoréfraction relative : la régression des gonades et la mue nécessitent une certaine diminution de la photopériode pour se mettre en place. Une ré-augmentation de la photopériode peut entraîner une nouvelle maturation des gonades.

- Un statut intermédiaire : certaines espèces peuvent voir leur mue initiée en subissant toujours de longues photopériodes, mais une diminution de photopériode précipite l'initiation de leur mue postnuptiale.

Ces transitions de jours courts à jours longs sont nécessaires à la mise en place de la mue ; une exposition uniquement à une photopériode courte empêche cette initiation (Hahn et al. 2004; Chilgren 1978). Une exposition à un seuil de photopériode minimal est donc nécessaire pour obtenir un état de photoréfraction et initier une mue. La photoréfraction, les seuils de transition et leur rapidité de mise en place dépendent de l'écologie naturelle de l'espèce. Par exemple l'Étourneau sansonnet peut faire la transition entre photosensibilité et photoréfraction et inversement, et ainsi muer sur une photopériode constante de douze heures (Dawson et al. 2001). Cependant, des photopériodes trop extrêmes bloquent les transitions (Gwinner 2003). On ne sait pas exactement si c'est la photopériode absolue ou le changement dans la photopériode qui agit pour contrôler la physiologie de l'oiseau. Lorsqu'on simule des photopériodes de latitudes différentes de la répartition naturelle de l'espèce, la mue se produit au même moment chez les individus. Un delta de photopériode plus grand entre les jours courts et longs peut précipiter le début de la mue (Chilgren 1978). Il est donc probable que les oiseaux n'utilisent pas la photopériode absolue ni le taux de changement de photopériode mais une autre intégration très fine (Dawson 2013).

Les passereaux qui ont des périodes de reproduction courtes semblent posséder plutôt une photoréfraction absolue, alors que la Caille des blés (*Coturnix coturnix*) aurait une photoréfraction relative. Les autres espèces étudiées expriment des éléments des deux types, sauf pour les colombiformes chez qui il ne semble pas y avoir de photoréfraction. Chez les espèces avec une saison de reproduction précoce et courte, la mue commence alors que la photopériode est en hausse, la photoréfraction s'installe ensuite rapidement ; chez les espèces avec une saison de reproduction tardive et/ou longue, la mue commence en jours longs mais avec une photopériode qui diminue (Scanes et al. 2015; Dawson 2008). Il serait possible que l'état de photoréfraction relative plutôt qu'absolue soit une adaptation pour faciliter la flexibilité temporelle de la reproduction, et influe sur la mue (Hahn et al. 2004).

La photopériode n'est pas le seul facteur entrant en jeu dans l'initiation de la mue. Chez l'Étourneau sansonnet, une baisse de l'intensité lumineuse modifie la perception de la photopériode au point d'avoir une influence sur les rythmes circadiens et circannuels, en modifiant les phases de photoréfraction et photosensitivité (Bentley et al. 1998). Chez une

espèce de limicole, la photopériode seule n'est pas suffisante pour obtenir la mue normale, avec par exemple une mue alaire plus longue et désynchronisée de la mue du corps (Piersma et al. 2008).

Les mécanismes liant le cycle reproducteur et la photopériode font l'objet d'hypothèses expliquant la mise en place de la photoréfraction et de la photosensibilité. Il pourrait y avoir un lien physiologique entre la mue et la reproduction, ce à quoi on pourrait s'attendre du point de vue de l'écologie, les oiseaux ayant tendance à minimiser le chevauchement de la mue et de la reproduction. Cependant, on ne sait toujours pas si la photopériode et l'état de photoréfraction ont un effet direct sur la mue, ou un effet via le cycle sexuel (Dawson 2015).

4.1.3. Hormones thyroïdiennes

L'effet des hormones thyroïdiennes sur le cycle des oiseaux et notamment sur la mue postnuptiale a été exploré chez quelques espèces sauvages. Il est connu historiquement qu'alimenter les rapaces en captivité avec des thyroïdes de proies a un effet sur la mue postnuptiale, et des doses effectives ont été trouvées chez la volaille (Kuenzel 2003).

a) Rôle de la T4

Très tôt, une corrélation entre le début de la mue postnuptiale, la photoréfraction et une augmentation (voire un pic) de thyroxine (T4) plasmatique a été faite chez différentes espèces de volailles mais aussi des espèces sauvages, dans des environnements captifs ou non (Smith 1982; Otsuka et al. 1998; Silverin et al. 1989; Rehder et al. 1985; Chandola-Saklani et al. 2015). L'injection ou la complémentation en thyroxine peut permettre une induction expérimentale de mues en dehors de la saisonnalité normale, indiquant une implication des hormones thyroïdiennes dans l'initiation du processus. De plus, une thyroïdectomie perturbe voire empêche les oiseaux de muer ; un traitement à la thyroxine inverse cette effet et permet à la mue de se mettre en place (Bentley et al. 1997).

L'implication des hormones thyroïdiennes dans la mue et plus particulièrement la mue postnuptiale paraît centrale via la photoréfraction. Un traitement à la thyroxine peut donner les mêmes résultats sur la mue qu'un traitement lumineux pour réguler le cycle. Les hormones thyroïdiennes jouent un rôle dans la cascade de transduction du signal photopériodique et semblent avoir un impact organisationnel dans la réponse endocrinienne à la photopériode (Watanabe et al. 2007; Scanes et al. 2015; Chandola-Saklani et al. 2015, Figure 21).

La thyroïdectomie des oiseaux entraîne des résultats parfois contradictoires selon les espèces. Il semble cependant que l'ablation de la thyroïde d'un oiseau photosensitif soumis à une photostimulation normale empêche la mue, et prévient la régression des gonades et la photoréfraction. Une absence chronique de glande thyroïde rend les oiseaux insensibles à la photopériode. L'administration d'hormones thyroïdiennes peut restaurer toutes les réponses au signal photopériodique. Ainsi, l'augmentation de T4 plasmatique suite à la photostimulation pourrait programmer les réponses à la forte photopériode : photoréfraction, régression des gonades et mue postnuptiale ; les hormones thyroïdiennes pourraient avoir un rôle actif (Reinert et al. 1997; Wilson et al. 2000). Cependant, des oiseaux thyroïdectomisés subissant une photostimulation et un traitement à la T4 ont vu leur mue (et photoréfraction) initiée normalement même si les niveaux de T4 fournis sont inférieurs aux taux chez les témoins. La photoréfraction et la mue mettent plus de temps à se mettre en place avec de faibles doses de T4. La thyroxine aurait donc plutôt un rôle permissif dans l'initiation de la photoréfraction et de la mue subséquente, cependant en dessous d'un certain seuil elle deviendrait le facteur limitant de l'intégration du signal photopériodique (Bentley et al. 1997; Dawson et al. 2001).

De part leur rôle vis-à-vis de la traduction du signal photopériodique et de la photoréfraction, il n'est actuellement pas possible de déterminer si les hormones thyroïdiennes ont une action plus directe sur la mue. Mais la thyroxine pourrait avoir un rôle au niveau périphérique en étant une hormone active sur les tissus. Des études ont montré une corrélation entre les niveaux plasmatiques de T4 et le taux de renouvellement des plumes (Vézina et al. 2009 ; Pati et al. 1986). La T4 stimule la synthèse protéique (Paster 1991), et son affinité tissulaire est très importante dans la peau, avec une variation d'affinité corrélée au pattern de la mue de l'espèce étudiée (Thapliyal et al. 2014). Elle semble avoir un effet direct d'activation et de stimulation au niveau des follicules plumeux (Kuenzel 2003; Chen et al. 2015). Il est aussi possible qu'il existe un phénomène de seuil de concentration plasmatique en thyroxine : plus l'oiseau est proche de la mue naturelle, plus la dose exogène de T4 nécessaire pour stimuler les papilles et induire la mue est faible (Paster 1991). La thyroxine est de plus nécessaire pour la bonne formation des plumes en dehors de l'initiation de la mue : en l'absence de T4 les nouvelles plumes présentent une structure anormale, duveteuse (Scanes et al. 2015).

b) Implication de la T3

Le rôle de la T3 dans la mue chez les oiseaux semble beaucoup moins important que celui de la T4, avec des résultats d'expérimentations différents selon les espèces. Au niveau du cycle annuel, cette hormone est liée à la phase de reproduction. Contrairement à la thyroxine il n'y a pas de pic de cette hormone avant ou pendant la mue postnuptiale (Thapliyal et al. 2014; Pati et al. 1986; Pant et al. 1995; Silverin et al. 1989; Otsuka et al. 1998; Reinert et al. 1997). Chez des oiseaux thyroïdectomisés, la T3 a permis à la mue de s'initier mais avec une stimulation de repousse moins efficace (des doses plus fortes et plus longues nécessaires qu'avec la T4) (Wilson et al. 2000; Pant et al. 1995; Paster 1991). La T3 ne semble donc pas avoir de rôle direct vis-à-vis de la mue postnuptiale et la T4 est l'hormone thyroïdienne prédominante dans cette étape du cycle. Cependant, chez le Bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*), des injections de T3 restaurent une mue pré-nuptiale normale suite à une thyroïdectomie (Pérez et al. 2018). La T3 pourrait avoir un rôle dans cette mue, en général moins extensive et liée au comportement sexuel chez de nombreuses espèces.

c) Interaction avec le système reproducteur

La fonction thyroïdienne et les gonades sont liées via le système hypothalamo-hypophysaire. La thyroxine possède un effet stimulateur sur la mue lorsque les hormones sexuelles ont des taux bas. Au contraire, des taux faibles de T4 et forts d'hormones sexuelles semblent avoir un effet inhibiteur sur la mue. La mue pourrait être induite par levée d'inhibition de la thyroïde par les gonades, ce qui expliquerait que la baisse du ratio hormones thyroïdiennes/ œstrogène semble important dans la formation des plumes (McNabb 2007; Rehder et al. 1985). Cela pourrait s'expliquer par un effet d'insensibilisation des hormones sexuelles aux récepteurs T4 au niveau de l'axe hypothalamo-hypophysaire, ou de manière périphérique au niveau de la peau et des follicules. Les hormones thyroïdiennes pourraient aussi avoir un rôle inhibiteur des gonades variable selon la sensibilité de l'appareil reproducteur, les informations environnementales et l'étape du cycle. Ainsi, les effets observés de la castration sur la mue viendraient de l'altération de la fonction thyroïdienne par l'expression anormale des hormones sexuelle (Chen et al. 2015; Chandola-Saklani et al. 2015).

D'autres facteurs tels que les changements d'apports alimentaires peuvent jouer sur le métabolisme des hormones thyroïdiennes, comme la restriction de nourriture chez les poules domestiques ou quelques espèces sauvages voire aussi l'augmentation de prise alimentaire selon la physiologie et l'écologie de l'espèce.

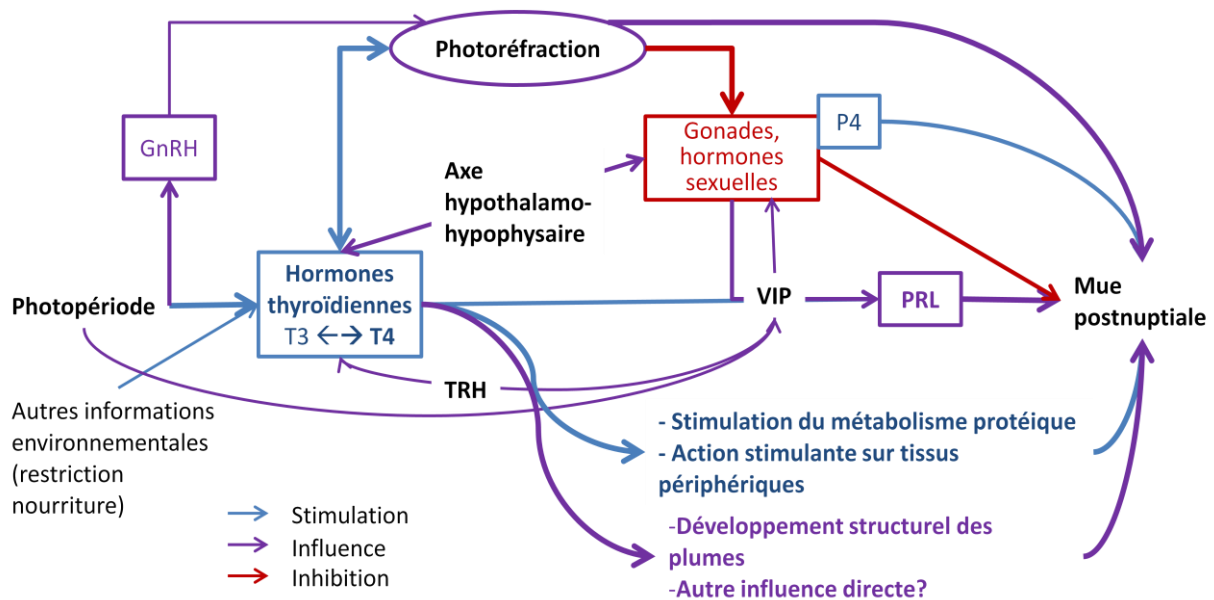


Figure 21 : Synthèse des mécanismes hypothétiques influençant la mue postnuptiale des espèces sauvages en milieu tempéré. P4= progestérone; PRL= prolactine ; VIP= peptide vasoactif intestinal ; TRH= thyroid releasing hormone.

4.1.4. Prolactine

La prolactine est une hormone de l'incubation et du comportement parental. Sa sécrétion est maximale lors de l'incubation et l'élevage des jeunes et lors du développement de la phase de photoréfraction (Sharp et al. 1998; Angelier et al. 2016). Physiologiquement, il y a un pic de prolactine en fin d'élevage des jeunes, et ce pic est corrélé avec l'initiation de la mue quelques jours après chez des espèces avec des cycles et stratégies de mue différents (Dawson 2008; Kuenzel 2003; Schwabl et al. 1988 ; Hall et al. 1987). Contrairement aux résultats précédents, une décorrélacion a été observée chez des Pétrels géants (*Macronectes giganteus*) sauf pour les individus dont la reproduction a échoué (Crossin et al. 2012).

Il est donc possible que la sécrétion de prolactine soit liée à la photopériode et sa variation à la mue. Le taux d'augmentation de la prolactine est inversement proportionnel à la photopériode (Dawson 2006); elle est maximale lors de l'incubation et l'élevage des jeunes et lors du développement de la phase de photoréfraction, sa saturation entrainerait la régression des gonades (Sharp et al. 1998). De plus, l'injection de prolactine induit une mue (Kuenzel 2003), alors que l'altération de son cycle inhibe ou perturbe la mue (Dawson 2008; Angelier et al. 2016). Dans des conditions expérimentales de manipulation de la photopériode, toutes les mues induites ont été précédées d'un pic de prolactine. La mue peut se réaliser malgré une absence de régression des gonades, mais elle ne se décorrèle pas de la prolactine. La magnitude du pic de prolactine n'a pas eu d'incidence sur la mue, il ne semble donc pas y

avoir de seuil de déclenchement. Ce serait plutôt la baisse de prolactine qui joue un rôle, soit d'induction (signal d'initiation) soit d'inhibition (si la prolactine a un effet inhibiteur sur la mue), à moins qu'il existe un déclencheur commun à la mue et à l'inhibition de la prolactine (Dawson 2006; Dawson et al. 2009).

Le besoin d'une baisse de la prolactine plutôt que d'un pic pour l'induction de la mue permettrait, chez les espèces avec une mue assez courte, de prévenir le chevauchement avec la reproduction et d'entraîner si besoin des mues plus tardives. Des éléments de stress environnementaux pourraient affecter le début de la mue en modifiant cette baisse de prolactine, comme le maintien d'une température basse (Angelier et al. 2016).

La prolactine pourrait aussi avoir un effet sur la mue en tant qu'intermédiaire des hormones thyroïdiennes ; en effet, l'injection de thyroxine induit la sécrétion de prolactine et la thyroïdectomie prévient la sécrétion de prolactine. Les gonades et hormones sexuelles pourraient aussi influencer la sécrétion de prolactine, et inversement. Une hypothèse de contrôle de ces mécanismes passe par le peptide vasoactif intestinal (VIP) dont l'absence empêche la mue. En effet le relargage de prolactine se fait via le VIP, qui est sensible à l'information photopériodique : l'inhibition par la photostimulation des neurones du VIP entraîne une baisse de la prolactine plasmatique. Il est aussi impliqué dans la sécrétion des hormones thyroïdiennes par son lien avec la TRH (thyroid releasing hormone) et la sécrétion des hormones sexuelles (Sharp 2005; Kuenzel 2003).

4.1.5. Hormones sexuelles

a) Hormones stéroïdiennes

Plusieurs études se sont penchées sur le rôle des hormones sexuelles dans la mue. En effet, chez de nombreuses espèces la fin de la reproduction coïncide avec la mue postnuptiale. Les différentes stratégies développées par les oiseaux sauvages (mue lors de la couvaison, mues suspendues) montrent que les hormones sexuelles n'ont pas un rôle direct d'initiation de la mue généralisable aux oiseaux (Dawson 2006).

Tout d'abord, chez différentes familles d'oiseaux sauvages, il a été constaté que les hormones stéroïdiennes se retrouvent en quantité faible lors de la mue (Otsuka et al. 1998; Rehder et al. 1985; Payne 1972). Ensuite, les expérimentations de stérilisation ont montré que les oiseaux étaient capables de muer, et possiblement de façon normale (Scanes et al. 2015). Lors de stimulation expérimentale de la mue par la photopériode, il peut y avoir une mue identique à la mue postnuptiale malgré une absence de régression des organes sexuels comme observé en conditions normales (Dawson 2006; Mewaldt 1958). Il peut donc y avoir une décorrélation

entre l'induction de la mue et le taux d'hormones sexuelles sans influence sur la mue. Cependant, l'administration d'hormones stéroïdiennes à des espèces sauvages retarde la mue voire en empêche l'initiation, et la ralentissent voire la stoppent si celle-ci était en cours (Payne 1972; Dawson 1994).

Il semble donc y avoir un rôle mineur de ces hormones, et particulièrement la testostérone, par un effet d'inhibition sur la mue lorsque la photopériode est inadéquate pour l'initiation de celle-ci. Les stéroïdes sexuels ne sont donc pas un stimulus induisant la mue mais leur diminution, en lien avec la fin de la reproduction, n'a plus cette action inhibitrice (Dawson 2004). Il est possible que ce phénomène d'inhibition par les hormones sexuelles soit plus ou moins présent selon les espèces, ce qui expliquerait en partie la diversité de chevauchement de la mue sur la période de reproduction chez les oiseaux sauvages.

b) Progestérone

La progestérone est sécrétée par les follicules ovariens, et est donc liée au cycle ovarien et au comportement de nidification. Les éléments montrant des preuves d'une activation directe des follicules plumeux par la P4 sont controversés. Notamment, les oiseaux stérilisés peuvent muer malgré la perte de la source de progestérone (Payne 1972). Chez les oiseaux domestiques, l'injection de progestérone permet d'induire une repousse des plumes (Shaffner et al. 1954). Le rôle de la progestérone pourrait être lié à l'inhibition de la sécrétion des hormones sexuelles. Elle pourrait aussi agir sur la réactivation des papilles des plumes, qui induit la perte des plumes usées, avec la mise en évidence d'une augmentation des récepteurs aux hormones progestatives (Payne 1972; Péczely et al. 2011).

Cependant chez les espèces sauvages étudiées les traitements à la progestérone n'ont pas induit de mue, sauf chez des espèces n'ayant pas de saison de reproduction définie (Kobayash 1958). Un long traitement de composés progestatifs a permis d'induire une mue chez des manchots à jugulaire (*Pygoscelis antarcticus*, Reidarson et al. 1999)). La progestérone pourrait avoir un effet en synergie avec la thyroxine. Il a été montré chez certaines espèces qu'un traitement de thyroxine augmente le nombre de récepteurs à la progestérone dans les follicules plumeux, et pourrait donc aider à la réactivation des follicules (Péczely et al. 2011).

c) GnRH

Pour finir, la photopériode, par les phases de sensibilité et réfraction, stimule ou inhibe la synthèse et sécrétion de GnRH. L'administration d'un agoniste de la GnRH a chez la poule induit une mue, mais le mécanisme est inconnu. Il est à noter lors de cette mue forcée qu'il se

produit une élévation significative du taux de T4 plasmatique (Kuenzel 2003). La GnRH pourrait affecter la mue par l'intermédiaire de la mise en place de l'état de photoréfraction (Dawson 2015).

4.2. Facteurs de variations de la mue

La durée de la mue postnuptiale peut dépendre de la vitesse de croissance des plumes ou de l'intensité de mue, c'est-à-dire le nombre de plumes en pousse simultanément. Une étude sur 43 espèces maintenant le vol en mue a montré que le nombre moyen de plume en pousse simultanée explique 60% de la variation de la durée de mue, contre 4,4% pour la vitesse de croissance individuelle des plumes. Ce ratio est encore plus élevé lorsque les mues simultanées sont prises en compte (Rohwer et al. 2013). C'est donc surtout la séquence de mue et l'intervalle de temps entre la perte de plumes qui déterminent la durée de la mue postnuptiale. Le poids de l'espèce influe sur la durée de mue via la vitesse de croissance des plumes mais aussi via l'intensité : les oiseaux plus lourds muent moins intensément (Figure 22).

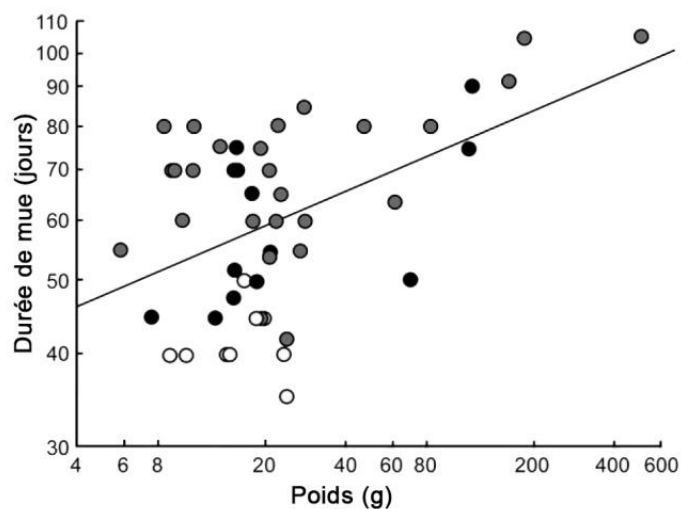


Figure 22 : Variation de la durée de mue sur les sites de reproduction selon le poids chez 48 espèces de passereaux (De La Hera et al. 2009).

La durée de la mue postnuptiale est très flexible en inter- et intraspécifique, et son contrôle semble dépendre de nombreuses informations externes et internes. Une bonne condition corporelle est associée à une mue plus rapide et précoce, sans impact sur la qualité de la mue (Balmford et al. 1993; van de Wetering et al. 2000). Selon les espèces, la durée de la mue postnuptiale peut dépendre du sexe (Viain et al. 2014; Dietz et al. 2013), aussi en lien avec le succès de reproduction et la migration. En effet, en milieu sauvage la durée de la mue est avant tout corrélée à l'initiation de la mue, influencée par le statut reproducteur et les contraintes temporelles liées à la migration (Figure 23). Une initiation de mue tardive par concurrence avec la reproduction induit une mue postnuptiale plus rapide par une augmentation de l'intensité de la mue, particulièrement chez les migrateurs (Dawson 2004). Mais la diminution de la durée de la mue a un impact sur la qualité du plumage : l'accélération expérimentale de la mue chez plusieurs espèces a produit des rémiges primaires

plus courtes et légères (Dawson et al. 2000; Dawson 2004; Hall et al. 2000; Hera et al. 2009), avec plus de barres de stress (Vagasi 2012), moins résistantes et présentant plus de marques d'usure (Serra 2001). Au contraire, il y a une corrélation entre une meilleure qualité des plumes et une plus longue durée de mue (Vágási et al. 2012; de la Hera et al. 2012).

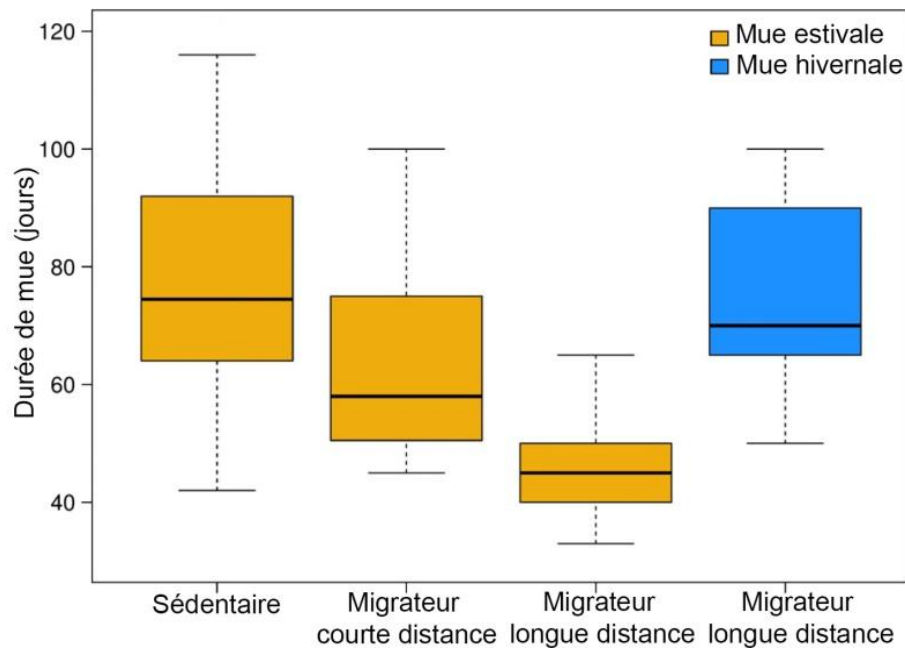


Figure 23 : Variation de la durée de mue postnuptiale chez 90 espèces de passereaux présentant différentes stratégies de migration et site de mue (Kiat et al. 2019).

Des observations chez différentes espèces supportent l'hypothèse de la réponse adaptative de la mue à des stimuli environnementaux. Une photopériode simulant une saison de mue tardive réduit la durée de la mue par une augmentation de son intensité (Vágási et al. 2012; Dawson 2004). Comme lors de l'initiation de la mue postnuptiale, les oiseaux répondent finement à la photopériode en modulant l'intensité de perte de plumes. Une photopériode trop courte pourrait être un élément d'interruption de la mue (Hall et al. 2000), particulièrement chez les espèces migratrices. Les expériences avec photopériode constante résultant en une initiation précoce mais mue lente indiquent que sans réduction de la photopériode, la mue pourrait décélérer (Dawson 2004). A hautes latitudes l'initiation de la mue est identique, mais la mue postnuptiale est plus courte que chez les populations à basses latitudes, ce qui peut du à des informations photopériodiques et génétiques.

D'autres facteurs environnementaux ont été explorés. Chez le Bruant à couronne blanche et le Moineau domestique une baisse de température ambiante (considéré comme un signal hivernal) a augmenté l'intensité de mue, raccourcissant sa durée totale (Chilgren 1978; Blackmore 1969). Des intempéries ou l'arrivée du froid peuvent provoquer une suspension de

mue (Serra et al. 2006). On note une plasticité physiologique dépendant d'éléments environnementaux, ce qui permet aux oiseaux de bénéficier des changements ponctuels d'environnement et d'ajuster la mue rapidement. Mais ces changements peuvent peut-être opérer aussi à plus long terme. Par exemple des facteurs environnementaux expérimentés lors de la phase juvénile précoce ont influencé de façon permanente le calendrier de mue post juvénile des oiseaux désormais en captivité (Helm et al. 1999).

Enfin, la restriction alimentaire module la vitesse de mue. La disponibilité de nourriture et sa qualité nutritionnelle et énergétique ont retardé, suspendu voire empêché la mue (Richardson et al. 1992; Pap et al. 2008). En dessous d'un seuil d'apports protéiques dans l'alimentation de bruants à couronne blanche, la durée de mue postnuptiale a doublé suite à un ralentissement du taux de croissance des plumes et l'intensité a diminué. Un retour de disponibilité de nourriture adéquate peut permettre un retour à une vitesse de mue normale, voire la rendre plus rapide par effet de compensation (Murphy et al. 1987; 1991).

La mue est certes très résistante aux fluctuations des apports nutritionnels à l'état sauvage, mais les oiseaux peuvent s'adapter aux conditions de faible disponibilité alimentaire, en attendant l'amélioration de ces conditions. Bien que les plumes obtenues après une restriction alimentaire soient en moyenne plus courtes, la plasticité de l'intensité de mue semble permettre, dans une certaine mesure, de conserver une qualité de plumage adéquate.

Les mécanismes de contrôle fin de l'intensité de la mue sont inconnus à ce jour. Les indicateurs environnementaux pourraient influencer l'expression hormonale mais le rôle des hormones dans la régulation et la suspension de la mue n'est pas élucidé. L'hypothèse de la présence d'un réservoir protéique régulant la perte séquentielle des plumes selon la disponibilité des nutriments a été proposée (DesRochers et al. 2009). Les glucocorticoïdes et plus précisément la corticostérone, dont la concentration semble diminuer lors de la mue particulièrement chez les espèces à mue rapide, pourrait avoir un rôle de médiateur vis-à-vis des éléments de stress. Les espèces à mue postnuptiale rapide faisant face à de forts compromis énergétiques auraient besoin d'une diminution de la réponse hormonale aux stress pour l'allocation des ressources nécessaire à la mue. Cependant, si des paramètres environnementaux imposent un maintien de la réponse hormonale au stress lors de la mue, une mue plus lente permettrait de préserver la qualité des plumes par la diminution de quantité de matériel synthétisé total à un moment donné (Kostelanetz et al. 2009; Cornelius et al. 2011).

5. Energie et nutrition lors de la mue

5.1. Coûts énergétiques de la mue

5.1.1. Les produits de la mue

a) Les plumes

Le principal produit de la mue est le plumage, dont la qualité détermine les capacités de survie de l'individu. Lors de la mue postnuptiale, les oiseaux changent la totalité ou une grande partie de leur plumage. Cette masse de plumes est proportionnelle à la taille de l'oiseau chez les petites espèces, et compose environ 7% (jusqu'à 12%) de la masse totale de l'oiseau. Un tiers à un quart environ de la masse de plume correspond aux plumes de vol. Les plumes contiennent plus de 90% de protéines, formant la kératine, et contiennent 25% des protéines totales du corps de l'oiseau (Murphy 1996).

b) Les autres produits épidermiques

D'autres éléments de l'épiderme liés aux plumes sont produits lors de la mue : ce sont les structures qui supportent la synthèse et la croissance de la plume et qui sont perdues lors ou après la croissance, comme la papille épidermique et les réseaux vasculaires, le fourreau et la pulpe. Pour un oiseau de 27g tel que le Bruant à couronne blanche, lors d'une mue postnuptiale totale, 400 mg de fourreaux sont produits et perdus (King et al. 1990). Le ratio entre les plumes produites, les fourreaux et les autres structures épidermiques associées est de 20 : 4 : 1 respectivement, soit un total d'énergie stockée de 22 kJ/g de matière sèche (Murphy 1996). D'autres structures kératinisées peuvent être renouvelées en même temps que la mue des plumes chez certaines espèces, comme la couche externe de l'épiderme (*stratum corneum*), des griffes et du bec, les écailles des pattes, bien que pour ces dernières il est possible que cela relève plus de la coïncidence (Murphy 1996).

c) La minéralisation osseuse

Il est possible qu'il existe lors de la mue un processus de renouvellement osseux. Une ostéoporose a été observée (baisse de densité osseuse, élargissement des cavités), particulièrement lors de la première partie de la mue et avec une résorption osseuse maximale au pic de mue. S'ensuit une re-minéralisation osseuse et une restauration osseuse. Ces observations ont été réalisées chez 16 espèces d'oiseaux sauvages, appartenant à plusieurs familles différentes, au niveau des tibiotarse et tarsométatarse (Mary Murphy et al. 1992;

Meister 1951). De plus des faiblesses au niveau des pattes ont été remarquées chez des paridés alors qu'ils se tenaient perchés (Meister 1951).

Cependant ce processus n'a pas été prouvé comme étant systématique. Chez la Bernache nonette (*Branta leucopsis*), le fémur et le tarsométatarse ont perdu de leur composition minérale lors du pic de mue puis l'ont recouvré à la fin, alors que le tibiotarse et la fibula ont augmenté en masse sèche et en composition minérale, et aucune modification n'a été relevée sur les os alaires. Ces modifications pourraient être causées par une demande augmentée sur ces os pour le maintien d'une capacité de locomotion, en équilibre avec un besoin de redistribution calcique (Portugal et al. 2011). D'autre part une augmentation de la concentration en calcium du foie a été mise en évidence jusqu'à la mi-mue chez le Moineau domestique (non corrélée avec l'intensité de la mue) (Mary Murphy et al. 1992).

Il est donc possible qu'un métabolisme calcique accompagne le renouvellement des plumes lors de la mue. La synthèse des plumes pourrait nécessiter un besoin accru en chondroïtine sulphate (dérivé calcique nécessaire pour la formation des plumes), ou le métabolisme protéique intensifié lors de la mue pourrait influencer les besoins calciques. Sinon, un processus de renouvellement des os ou d'adaptation aux changements de locomotion pourrait se dérouler en parallèle de la régénération des plumes (Mary Murphy et al. 1992; Portugal et al. 2011).

5.1.2. Les ajustements physiologiques associés à la mue

a) Sang et vascularisation

Pour assurer la croissance des nouvelles plumes, une vascularisation importante des follicules plumeux se met en place, avec une vasodilatation au niveau de ces derniers (Payne 1972). Cette nouvelle vascularisation est associée à une augmentation du volume sanguin (estimée à 20% chez le Bruant à couronne blanche). Une augmentation de la prise de boisson et de la composition en eau du corps a été observée, en corrélation avec l'intensité de régénération des plumes, possiblement pour ce remplissage hydrique (Dolnik et al. 1979; Chilgren 1977; DeGraw et al. 1985).

La production d'érythrocytes restant constante, une baisse de l'hématocrite peut alors être mise en évidence lors de la mue, postnuptiale et/ou post-juvénile (Minias 2015; Pap et al. 2010; Jakubas et al. 2011; DeGraw et al. 1985; Chilgren 1977) avec un retour aux niveaux usuels à la fin de la mue. Cette dilution sanguine par augmentation du volume plasmatique pourrait aussi expliquer la diminution en fraction protéique du sang observé chez des oies (Roman et al. 2009; Franson et al. 2009). Un autre processus menant à cette baisse

d'hématocrite et de taux protéiques sanguins, qui peut avoir lieu en parallèle de l'augmentation du volume sanguin, pourrait être la réallocation de protéines vers la production des plumes (Ellis et al. 2012; Roman et al. 2009).

b) Modifications des organes

Des changements des organes digestifs ont été remarqués chez les espèces à mue simultanée des rémiges, la mue la plus intense et contraignante. Le foie et la masse intestinale sont réduits de 37% et 41% chez l'Oie cendrée (*Anser anser*), à cause de la baisse d'ingestion lors de la mue (Fox et al. 2005). Le gésier de l'Eider à duvet (*Somateria mollissima*) s'adapte à un besoin d'augmentation de la digestion mécanique pour un changement de comportement et de proies préférentielle lors de la mue. Il y a aussi une modification de la masse du pancréas et de la vésicule biliaire, en relation avec leur fonction de régulation du métabolisme lipidique qui est augmenté lors de la mue (Viain et al. 2015). Le Moineau friquet (*Passer montanus*) présente lui aussi un agrandissement des organes digestifs (Lind et al. 2004).

Ces changements peuvent être des stratégies pour équilibrer les demandes énergétiques et nutritionnelles pour la pousse des plumes avec les coûts de maintenance quotidiens associés aux fonctions des organes, soit par une hypertrophie des organes permettant de valoriser l'assimilation des nutriments, soit par une atrophie pour une économie énergétique. D'autres organes peuvent aussi être modifiés : hypertrophie de la rate et du thymus, possiblement en lien avec les challenges immunitaires liés à la croissance des plumes (Buttemer et al. 2020).

c) Modifications musculaires

Les changements dans la musculature ont principalement été étudiés chez les espèces à mue simultanée. Les muscles locomoteurs associés au vol et le coeur montrent une atrophie (Viain et al. 2015; Piersma 1988a; Portugal et al. 2009), de 23% et 37% de la masse initiale, respectivement pour le muscle pectoral et le coeur chez l'Oie cendrée (*Anser anser*, Fox et al. 2005). Chez le Grèbe à cou noir (*Podiceps nigricollis*), lorsque la masse des muscles du vol diminuent, c'est la composition protéique qui est modifiée (Jehl et al. 2015). En fin de mue, la taille des muscles et du coeur retourne à la normale, voire augmente. En parallèle, les muscles des pattes s'hypertrophient en début de mue.

Ces modifications peuvent être expliquées par l'utilisation et la réduction de sollicitation de ces muscles, et la réallocation des protéines entre les muscles ou pour la croissance des plumes. Cependant, ces changements semblent arriver en anticipation des changements de locomotion de manière compensatoire, ce qui impliquerait d'autres mécanismes (Portugal et

al. 2009). Il est aussi possible que les organes et muscles soient réduits pour diminuer leurs coûts de maintien et faire des économies d'énergie.

d) Modification du poids et des réserves lipidiques

Une baisse de la masse totale des oiseaux a été observée chez différentes espèces lors de la mue. Il est possible que ce soit pour compenser le handicap au vol (Swaddle et al. 1997; Lind 2001) ou pour retrouver la capacité de voler plus vite (Fondell et al. 2013). Cette diminution de la masse est particulièrement prononcée chez les espèces à mues simultanées, avec par exemple une perte allant jusqu'à 25% du poids chez la Bernache nonnette (*Branta leucopsis*, Portugal et al. 2007; Fox et al. 2013). Ces pertes de poids varient de façon intraspécifique et selon les conditions environnementales, indiquant une forte plasticité (A. Fox et al. 1998; Hogan et al. 2013). La principale explication à cette perte de masse corporelle pour les espèces à mue simultanée des rémiges, vient de la déplétion des réserves lipidiques endogènes. Elles permettraient de contrebalancer l'apport alimentaire insuffisant lors de cette période par rapport aux besoins énergétiques journaliers (Fox et al. 2005; Heitmeyer 1988; Fox et al. 2011; Viain et al. 2015; van de Wetering et al. 2000).

Au contraire, d'autres espèces présentent une augmentation de poids lors de la mue. Il est possible que cela provienne en partie de l'augmentation du volume sanguin (Lind et al. 2004; Chilgren 1977). Il est aussi possible d'observer lors de la mue une augmentation des réserves graisseuses, notamment en vue de la migration, ou chez les espèces présentant des mues lentes.

5.1.3. Modifications du comportement

Des modifications du comportement ont été observées lors de la mue chez de nombreuses espèces avec une mue annuelle. Principalement, les oiseaux sauvages de familles différentes montrent une baisse globale de leur activité journalière et une propension à rester discrets et cachés, au repos (Newton 1967; Swaddle et al. 1997; Lind et al. 2004; Hegelbach 2014; Fox et al. 2014; Viain et al. 2015; Portugal et al. 2010; Brown et al. 1996; Masman et al. 1988). Par exemple, chez le Hibou Moyen-duc l'activité locomotrice totale est réduite de moitié au pic d'intensité de la mue (Wijnandts 1984).

La recherche alimentaire est aussi impactée, avec un temps total utilisé à se nourrir réduit chez de nombreuses espèces (Viain et al. 2015; Portugal et al. 2010; A. D. Fox et al. 1998; Heise et al. 2000; Piersma 1988a) mais des temps de recherches possiblement plus longs

(Guillemette et al. 2007; Ben-Hamo et al. 2017). La technique et le type d'alimentation est aussi adapté. Les plongeurs sont moins fréquents et moins profonds chez le Cincle plongeur et le Grèbe huppé (*Podiceps cristatus*, Piersma 1988; Brown et al. 1996; Hegelbach 2014). Le Cygne tuberculé et l'Oie cendrée restent proches des berges pour se nourrir en limitant la nage bien que cela augmente le temps passé à se nourrir ; cette dernière ainsi que d'autres espèces peuvent passer à une recherche alimentaire entièrement nocturne avec du repos en journée sur des îlots (Kahlert et al. 1996; A. D. Fox et al. 1998). Au contraire, des canards de surface restent préférentiellement à l'eau. Des canards plongeurs eux ont tendance à plonger simultanément, ce qui est un avantage pour l'efficacité de la chasse (Fox et al. 2014).

Ces comportements de recherche de zones protégées et de discrétion se retrouvent aussi chez les oiseaux avec des plumes manquantes expérimentalement (Swaddle et al. 1997). Ils leur permettent de faire des économies d'énergie vis à vis de la locomotion et de la thermorégulation, qui pourra être orientée vers la synthèse des plumes. Avec l'action limitante de la mue sur la locomotion, particulièrement chez les espèces ayant une mue simultanée des rémiges, les opportunités d'alimentation sont restreintes et diminuer le temps passé à une recherche alimentaire moins efficace qu'usuellement est plus rentable énergétiquement. De plus, rester avec une activité minimale dans des zones cachées et protégées, ou limiter l'alimentation à découvert, permet de réduire l'exposition à la prédation qui est augmentée lors de la mue par la diminution des moyens de fuite.

Enfin, cette baisse d'activité et ces modifications des stratégies d'alimentation minimisent le risque de briser les plumes, et particulièrement les rémiges en croissance, fragiles et vascularisées. Il est intéressant de noter que ces comportements dus à la mue en milieu sauvage se retrouvent chez les individus en captivité pourtant protégés des prédateurs et disposant d'une nourriture à volonté (Newton 1967; Viain et al. 2015; Portugal et al. 2010; Fox et al. 2014).

5.1.4. Coûts liés à la thermorégulation

Lors de la mue, il a été observé des augmentations des dépenses énergétiques liées à la thermorégulation, à cause des pertes thermiques par augmentation des flux à travers le plumage, dans des conditions de thermoneutralité (intervalle de température dans laquelle un animal peut maintenir sa température corporelle sans dépense d'énergie supplémentaire) comme en dessous Lustick 1970). Par exemple chez le Martin-pêcheur géant (*Dacelo novaeguineae*, Buttemer et al. 2003) et le Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*, Dietz et al. 1992), la conductance thermique du plumage a augmenté respectivement de 60% et 50% lors

de la mue par rapport aux valeurs avant l'initiation de la mue. La simulation d'une mue forte à modérée augmente aussi les dépenses énergétiques (Schielz et al. 1997). De plus, la température minimale de la thermoneutralité est augmentée lors de la mue chez le Hibou Moyen-duc (Wijnandts 1984). Chez le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*), les oiseaux avec la plus forte intensité de mue du corps présentent la plus forte perte de chaleur à travers le plumage. Il peut donc y avoir des coûts de thermogénèse corrélés avec l'intensité de la mue (Vézina et al. 2009).

Les impacts sur la conductance thermique pourraient aller jusqu'à doubler les coûts énergétiques liés à la thermorégulation et baisser la température critique environnementale supportée par l'oiseau. L'augmentation de ces pertes de chaleur provient probablement de plusieurs éléments, comme de la diminution des réserves de graisse, mais principalement de la baisse d'isolation par l'atteinte de l'intégrité du plumage à cause du manque de plumes (Lustick 1970; Payne 1972). L'augmentation de température corporelle observée chez certaines espèces peut être soit une réponse à ce manque d'isolation, soit un résultat direct du métabolisme de l'oiseau augmenté lors de la mue.

Il est possible que l'isolation du plumage ne subisse en réalité que de petites altérations mais que les plumes en croissance très vascularisées et vasodilatées augmentent la surface exposée à des pertes de chaleur (Dietz et al. 1992; Payne 1972). Cela explique des résultats montrant qu'une perte modérée à intense de plumes ait plus de conséquence sur l'augmentation des coûts de thermorégulation lors de la phase de repousse des plumes (Schielz et al. 1997).

En conclusion, la mue postnuptiale chez les espèces européennes a souvent lieu sous des températures douces et donc dans la zone de thermoneutralité ou près de ses limites. Lors de la mue postnuptiale naturelle, les températures douces de fin d'été-début d'automne peuvent n'entraîner qu'un surcoût limité lié à la thermorégulation (Brown et al. 1996; Schielz et al. 1997; Payne 1972). Néanmoins, pour les mues en dessous de la thermoneutralité et les mues intenses, la baisse d'isolation du plumage peut avoir un impact sur les coûts énergétiques de l'oiseau. Il est aussi possible que le métabolisme de la mue lui-même puisse, au moins en partie et dans des conditions douces, contrebalancer les déficits de résistance thermique par une production de chaleur corporelle supplémentaire (Newton 1968). L'impact de la mue sur l'imperméabilité et l'isolation thermique avec l'eau n'a pas été étudié, mais il est facile d'imaginer que les mêmes éléments puissent s'y appliquer, peut-être de façon plus prononcée.

5.1.5. Performances aérodynamiques

Selon les espèces, le vol est important soit pour échapper aux prédateurs (la plupart des passereaux, les canards, ...), soit pour se nourrir (oiseaux de proie), soit pour les deux. Une altération du vol induit dans un premier temps une potentielle augmentation de la dépense énergétique musculaire pour compenser, et dans un second temps elle réduit l'efficacité de recherche alimentaire, limitant par là même les apports énergétiques.

Chez les espèces présentant une mue simultanée, le vol devient impossible et les oiseaux choisissent un environnement sans prédateurs pour le déroulement de leur mue (lacs, estuaires, mer). Chez l'Eider à duvet (*Somateria mollissima*) par exemple, l'estimation des économies d'énergie dues à l'absence de vol représente 6% du métabolisme quotidien et 14% du métabolisme de repos. Il pourrait donc y avoir un bénéfice énergétique vis-à-vis de ce mode de mue (Guillemette et al. 2007).

Lors des autres stratégies de mue, il se crée des lacunes avec une perte d'aire alaire tout au long de la perte/repousse, en plus des altérations dues à l'usure des plumes (Figure 24). Ainsi, il y a une augmentation de charge alaire (ratio entre la masse de l'oiseau et l'aire des ailes), et théoriquement un moindre transfert de l'énergie métabolique utilisée vers l'énergie mécanique fournie (Buttemer et al. 2019). Chez les passereaux, les dynamiques de la queue ont peu d'effet sur la production de force aérodynamique, c'est donc la mue des rémiges qui a surtout été étudiée (Beaufrère 2009; Tomotani et al. 2019).



Figure 24 : Vautour fauve (*Gyps fulvus*) immature en mue (photographie de Djamal Makhoulfi). Plusieurs générations de plumes sont présentes, avec des rémiges secondaires de type juvénile très usées, brun clair, et des rémiges primaires externes cassées. Différents sites de mue sont visibles formant des lacunes dans les ailes, avec des secondaires neuves en pousse (flèches noires) et des primaires neuves sombres (flèches rouges). La mue semble légèrement asymétrique, courant chez l'espèce (Zuberogoitia 2013).

Des modélisations de l'impact de lacunes dans l'aile ont confirmé l'augmentation du coût énergétique du vol : plus le trou créé dans l'aile est important, plus les performances de vol sont diminuées par baisse de l'aire alaire ou de l'envergure. Les lacunes de milieu d'aile semblent avoir plus d'impact que celles aux extrémités. Les effets de l'apparition d'une seconde lacune (simulant la mue des rémiges secondaires) sont moindres. Le vol constant de croisière semble moins affecté, ce qui explique pourquoi on peut retrouver certains oiseaux migrateurs en mue lors de la migration automnale, moins rapide que la printanière (Hedenström et al. 1999).

Des expériences de mue simulée sur oiseaux ont aussi été réalisées pour observer les conséquences sur les performances de vol et donc la présence de coûts énergétiques induits. La diminution de l'aire alaire et de l'envergure affectent les capacités d'envol et donc les manœuvres de chasse et de fuite. Par exemple chez le Gobemouche noir (*Ficedula hypoleuca*) le retrait de deux rémiges primaires a comme conséquence une réduction de la distance parcourue par battement d'aile de 5% (Tomotani et al. 2018). La simulation de mue entraîne des coûts énergétiques supplémentaires (bien que possiblement modérés) chez les espèces étudiées dû à l'altération du vol sauf chez le Pigeon domestique (*Columbia livia domestica*) (Hambly et al. 2004 ; Tomotani et al. 2018 ; Bridge 2003 ; Swaddle et al. 1999).

Lors de mues naturelles chez des passereaux, la perte maximale d'aire de l'aile est d'environ 10%. Différents paramètres du vol sont affectés, notamment l'angle et la vitesse d'envol sont réduits, de façon plus marquée avec l'intensité de la mue (Hedenström et al. 1999; Echeverry-Galvis et al. 2013; Swaddle et al. 1999; 1996; 1997; Williams et al. 2003). La manœuvrabilité est aussi impactée, comme chez le Pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*) chez qui une augmentation de 12% de la charge alaire induit une augmentation de 14% de rayon de virage (Hedenström 2003). La mue des rectrices semble aussi avoir un impact sur la manœuvrabilité (Haukioja 1971).

Chez les espèces plongeuses, l'utilisation de la nage par propulsion des ailes peut aussi être impactée par la mue. Chez les alcidés de petite et moyenne taille, une perte de 40% de la surface alaire lors de la mue induit des battements plus fréquents et probablement moins efficaces. Pour maintenir leur vitesse, il y a ainsi probablement une augmentation du travail musculaire et donc une dépense d'énergie supplémentaire (Bridge 2004). Au contraire, les eiders à duvet ne semblent pas présenter de changement de l'effort de recherche de nourriture en plongée lors de la mue (Guillemette et al. 2007).

Ainsi bien que le manque de plumes ait un impact sur la locomotion, les effets de la mue naturelle sont moindres qu'en théorie, voire inexistants. Cela s'explique par des mécanismes de compensation, tels que l'ajustement de l'angle d'envol, de l'amplitude voire de la séquence ou du mouvement du battement d'aile, ou de la posture de l'aile (Swaddle et al. 1997; Lind 2001; Bridge 2004; Guillemette et al. 2007; Williams et al. 2003; Tomotani et al. 2019). Il est aussi possible que certaines espèces compensent l'augmentation de la charge alaire par une perte de poids lors de la mue (Piersma 1988a; Swaddle et al. 1999), ou par une augmentation de la masse musculaire par rapport à la masse totale (Hedenström 2003; Lind 2001).

Pour les grands oiseaux, la différence entre l'énergie nécessaire pour le vol et celle disponible par les muscles est faible ; contrairement aux petites espèces qui par un besoin énergétique moindre pour le vol peuvent proportionnellement compenser des lacunes plus importantes. En plus d'autres limites physiologiques, ils doivent donc limiter le nombre de plumes en croissance simultanément pour réduire les coûts énergétiques liés au vol et l'insuffisance probable des moyens de compensation (Tucker 1991; Lind et al. 2004), comme le Gypaète barbu qui semble ne tolérer qu'un manque d'une à deux plumes (Zuberogitia et al. 2015). Les performances de vol plané sont diminuées, particulièrement lors du renouvellement des rémiges primaires les plus longues : la modification de forme de l'aile et la perte d'envergure augmentant la traînée. La mue n'a probablement pas d'impact sur le plongeon aérien lors de la chasse, les ailes étant fermées pour cette manœuvre (Tucker 1991).

Pour conclure, il y a effectivement un impact sur la locomotion, car malgré les systèmes de compensation qui permettent de conserver des performances de vol normales ou presque, un manque de plume dans l'aile réduit la portance et la poussée produite, ce qui cause un déséquilibre dans la distribution de la poussée ; et la traînée augmente. Le battement d'aile est moins efficace, et les ajustements cinématiques du battement d'aile par l'oiseau pour compenser augmentent l'énergie nécessaire à la propulsion (Tomotani et al. 2019; Beaufrère 2009). Il est cependant possible, au moins chez certaines espèces comme le Pigeon domestique, que les mécanismes de compensation soient suffisants et n'entraînent pas de dépense énergétique supplémentaire (Bridge 2003).

5.1.6. Immunité

La mue, comme le maintien d'une immunité efficace sont énergétiquement et nutritionnellement exigeantes. Les deux systèmes reposent notamment sur un besoin protéique important. Il pourrait donc y avoir une compétition entre ces deux métabolismes, comme l'indique la mise en place de compromis comme chez la poule domestique, qui montre des signes de répression du système immunitaire lors de la mue forcée (Kuenzel 2003). Ce compromis pourrait se traduire soit par une atteinte des deux métabolismes, soit l'un qui serait favorisé au détriment de l'autre, ce qui pourrait conduire à une sensibilité vis-à-vis des agents pathogènes ou au contraire à une production de matériel plumeux altérée.

Les études de ce possible compromis donnent des résultats différents. La variation de la taille de la rate et du thymus a été proposée comme indicateur de l'état du système immunitaire par reflet de l'activité lymphocytaire, comme chez la poule chez qui cette dernière augmente (Berry 2003). Chez deux passereaux, la rate atteint sa taille maximale lors de la mue (Silverin et al. 1999; Moreno et al. 2001). Il y aurait donc une augmentation de la production de lymphocytes, qui pourrait être la conséquence de l'occurrence d'infections après que des plumes en croissance soient cassées. Cependant, chez l'Eider à duvet, la taille de la rate ne change lors de la mue (Viain et al. 2015).

Le ratio hétérophiles/lymphocytes (H/L) est considéré comme un indicateur de stress de l'oiseau et permettrait une évaluation de l'efficacité du système immunitaire. Les résultats des variations des taux de lymphocytes, hétérophiles et du ratio H/L sont contradictoires selon les espèces sauvages étudiées (Pap et al. 2010; Schultz et al. 2020; Demina et al. 2019; Kulaszewicz et al. 2015; Buehler et al. 2008; Skwarska 2019; Merrill et al. 2015; Sandström et al. 2014). Il est difficile de déterminer si les changements dans le ratio H/L viennent d'une réponse à un stress ou sont le résultat d'une inflammation ou maladie en cours. L'interprétation des résultats (nombres de leucocytes, ratio H/L) pose donc problème, par le manque de données de référence pour les espèces sauvages et par les multiples explications possibles de ces variations (Skwarska 2019; Demina et al. 2019).

D'autres indices de l'immunité semblent varier lors de la mue : les propriétés de destructions des bactéries par le plasma sanguin diminuent (Ellis et al. 2012; Buehler et al. 2008), la concentration plasmatique en immunoglobulines (Pap et al. 2008; 2010; Bourgeon et al. 2007) et le taux de monocytes (Schultz et al. 2020; Buehler et al. 2008; Sandström et al. 2014) augmentent. Ainsi, il est possible de dire que malgré la mue, il existe un maintien de l'immunité, voire qu'il y a une transition vers l'immunité acquise, probablement moins coûteuse en énergie (Buehler et al. 2008).

Plusieurs études montrent qu'il n'y a pas forcément de compromis clair entre immunité et mue chez les oiseaux en bonnes conditions, mais il est possible que la concurrence entre ces deux postes de dépenses énergétiques et protéiques existe au moins chez certaines espèces, particulièrement si un besoin de compromis énergétique ou nutritionnel est présent. Par exemple, si l'oiseau subit un chevauchement avec une autre demande énergétique comme la reproduction, ou des facteurs externes environnementaux peut-être qu'un choix se fait au détriment soit de la mue, soit du système immunitaire (Sandström et al. 2014; Martin 2011; Nwaogu et al. 2019; 2020).

5.2. Besoins nutritionnels

Pour évaluer les besoins et coûts nutritionnels de la mue d'une espèce, il faut prendre en compte sa durée, sa séquence, son extension, son intensité, ce qui rend l'étude de ces coûts complexes. Le coût nutritionnel journalier est probablement le plus intéressant pour déterminer les contraintes imposées sur l'oiseau. Le véritable challenge est de remplir ces besoins quotidiennement, selon les espèces, les variations journalières et les contraintes environnementales (Murphy 1996).

5.2.1. Besoins apparents et estimés en acides aminés et protéines

Les plumes et les produits annexes contiennent plus de 90% de protéines dans la matière sèche ; il est donc plus pertinent pour le côté nutritionnel de s'interroger sur la synthèse de kératine et sa composition. Les autres composants des plumes sont des lipides, cendres et pigments, en très faible proportion. Ainsi il semble que les besoins nutritionnels durant la mue concernent principalement les protéines.

La composition en acides aminés de la kératine et donc des plumes est très similaire entre les espèces et entre les individus d'âges différents. Sur la totalité des acides aminés composant la kératine, six, non essentiels, en constituent plus de la moitié (serine, proline, glycine, acide aspartique et alanine). Le reste est constitué d'acides aminés essentiels, dont les deux principaux sont la cystéine (8%) et la valine. La cystéine, un acide aminé soufré, permet la formation de ponts disulfures donnant de la solidité à la kératine. Bien que cet acide aminé soit l'un des acides aminés les plus présents dans les plumes, c'est l'un des plus rares dans les protéines animales et végétales (Murphy 1996).

Chez le Bruant à couronne blanche, la quantité de protéines déposées dans les plumes et structures épidermiques correspond en moyenne à 19% des besoins protéiques de

maintenance journaliers, et jusqu'à 1,4 fois ce pourcentage pour des mues plus intenses. Au pic de la mue, la quantité totale de protéines déposée dans les plumes est égale à 45% des besoins de maintenance minimaux et 200% des pertes endogènes. Pour les acides aminés essentiels, la quantité de valine déposée dans les plumes est équivalente à 45% des besoins de maintenance, et 75% pour la cystéine. Au pic de mue, la quantité totale d'acides aminés déposés pour former la kératine atteint un peu plus du tiers des besoins de maintenance. La cystéine est probablement le nutriment limitant pour la synthèse des plumes (Murphy 1996; Mary E. Murphy et al. 1992).

Cependant la synthèse de la kératine ne présente pas des coûts uniquement par ce qui est déposé dans le matériel plumeux. Pour produire de la kératine, un métabolisme associé est nécessaire, coûteux en énergie mais aussi en composés protéiques.

5.2.2. Métabolisme protéique

Une intensification du métabolisme protéique se met en place lors de la mue, reflété par les métabolites sanguins et urinaires (Franson et al. 2009; Dolnik et al. 1979). Le renouvellement (ou turn-over) protéique est un processus continu qui dépend du taux de synthèse (anabolisme) et de dégradation (catabolisme) protéiques dans le corps. Une composition protéique constante signifie qu'il y a simultanément une augmentation de la synthèse et une augmentation de la dégradation des protéines. Ces deux mécanismes requièrent de l'énergie, mais il est difficile d'en estimer les coûts.

Le renouvellement protéique chez des moineaux domestiques en mue est plus important que chez ceux avec des plumes arrachées expérimentalement en cours de repousse, mais cette différence est trois fois moins importante que celle entre les oiseaux en mue et ceux ne muant pas (Buttemer et al. 2020). Au pic de mue chez les bruants à couronne blanche, la quantité de protéines synthétisées en excès par jour par rapport aux niveaux de maintenance est de 3,5 fois la quantité déposée dans les plumes (Murphy et al. 1995). L'augmentation du turn-over protéique au pic de mue a été estimée à 72%, et 35% par jour en moyenne sur la durée totale de mue, plus que ce qui serait nécessaire pour déposer du matériel dans les plumes.

Il est possible qu'une majorité de l'augmentation des coûts métaboliques au repos proviennent de cette augmentation du turn-over protéique (Murphy 1996). Ce fort taux de renouvellement protéique lors de la mue pourrait faciliter la synthèse de kératine de façon continue dans le cycle journalier en augmentant la disponibilité en acides aminés nécessaires, particulièrement la cystéine qui est probablement l'acide aminé limitant.

La formation des plumes et le besoin de substrats comme la cystéine n'expliquent pas une telle augmentation du turn-over protéique chez des oiseaux en conditions nutritionnelles et environnementales normales. Il y a alors une seconde hypothèse expliquant ce fort métabolisme protéique : la mue concerne une rénovation plus extensive des tissus que juste les plumes.

Chez les espèces à mue simultanée, il existe une redistribution des protéines à partir des muscles pectoraux qui perdent en taille et fraction protéique, alors que les muscles des pattes et les organes digestifs augmentent en taille et fraction protéique (Fox et al. 1999; Murphy 1996). Le turn-over de la myofibrille produit un intermédiaire de dégradation protéique. Chez le Bruant à couronne blanche, la quantité de cet intermédiaire augmente le soir dans les muscles squelettiques et cardiaques par rapport au matin, et par rapport aux oiseaux ne muant pas. Cependant le taux de protéines musculaires ne réduit pas dans des conditions de nutrition normale durant la mue, ce qui indique qu'il y a un renouvellement musculaire. La synthèse protéique est aussi augmentée dans le foie, et la fraction protéique du corps est plus importante (sans compter la synthèse de plumes). Ces réorganisations protéiques ont sans doute des coûts énergétiques et en acides aminés (Buttemer et al. 2020; Murphy et al. 1995).

Il existe de plus un cycle quotidien de la composition protéique corporelle impliquant une dégradation nette lors de la phase de jeûne, qui est compensé par une synthèse nette lors de la phase d'alimentation (Murphy et al. 1990; Newton 1968).

Il a été observé que durant la journée, le Bruant à couronne blanche dépose des protéines au niveau du muscle pectoral, en préparation du jeûne nocturne. Ce stockage est supérieur à la quantité de protéine déposée dans les plumes, et augmente avec la longueur de la nuit, pouvant atteindre jusqu'à cinq fois la quantité de kératine déposée. La cystéine y est ainsi mise en réserve sous forme de glutathion en journée, puis utilisée par libération lors du jeûne nocturne, quand elle devient limitante pour la croissance des plumes. Les protéines utilisées sont ensuite restaurées pendant la phase absorptive.

L'intensité de ce cycle dépendrait de la photopériode, et donc les coûts énergétiques liés peuvent varier en conséquence. Ce métabolisme de la cystéine et du glutathion permet de faire des économies de protéines tissulaires, en relarguant efficacement l'acide aminé limitant pour la synthèse des plumes lorsque la disponibilité de celui-ci diminue.

5.2.3. Apports protéiques et en acides aminés

a) Apports exogènes

Les protéines sont une ressource avec une disponibilité dans l'environnement particulièrement restreinte pour les herbivores, frugivores et granivores. La cystéine, qui est considérée comme limitante pour la production de kératine, est également l'un des plus rares acides aminés essentiels dans les protéines animales et surtout végétales. Les graines contiennent environ 1g de cystéine pour 100g de protéines totales, avec une digestibilité faible donc des apports nécessaires encore supérieurs (Newton 1968). De plus la conversion des protéines du régime alimentaire en plumes est coûteux énergétiquement (Murphy 1996). Le besoin en acides aminés sulfurés mesurés chez le Bruant à couronne blanche est de 176 μ moles/jour au pic de mue, mais un apport quotidien de 110-135 μ moles est suffisant pour assurer une mue (Mary E. Murphy et al. 1992). Ainsi, chez des granivores, des concentrations en protéines alimentaire de moins de 10% de matière sèche peuvent supporter une mue et le maintien de la masse (Murphy et al. 1991).

Malgré les forts changements de métabolisme protéique, les besoins protéiques et en acides aminés essentiels peuvent être couverts par de nombreux groupes d'aliments, et une grande variété de régimes alimentaires semble permettre aux oiseaux de subvenir à leurs besoins pour une mue, même rapide. Un régime alimentaire uniquement constitué de fruits pourrait même supporter les besoins en acides aminés sans limitation, chez une espèce ayant une mue lente (Murphy 1996). Les protéines du régime alimentaire des carnivores sont plus facilement disponibles, et il est possible que le métabolisme protéique soit plus efficace chez ces derniers. Ainsi les granivores pourraient être plus sensibles à une modification des ressources alimentaires, et à un déséquilibre dans ces ressources (Dietz et al. 1992).

Bien qu'une large variété de nourriture puisse en théorie satisfaire aux besoins de dépôt protéique dans les plumes, les oiseaux ont tendance à modifier leur nourriture pour compléter le régime alimentaire classique. En captivité et soumis à un choix restreint en aliments ayant des propriétés nutritives différentes, les oiseaux parviennent à associer leurs intérêts nutritionnels aux aliments proposés et forment des préférences et aversions. Ces préférences et aversions peuvent être modifiées. Il semble donc que les oiseaux peuvent sélectionner les aliments consommés, soit par un appétit pour les nutriments (pour la mue, protéines et acides aminés), soit par une aversion envers des aliments nutritionnellement déficients.

Cependant cette sélection n'est pas précise ni constante et est soumise à de nombreuses contraintes (prédation, compétition...) (Murphy 1994). Par exemple, lors de régime

alimentaire basé sur des fruits, pauvres en protéines totales, il est possible que les oiseaux se dirigent plus vers ceux infestés par des insectes. Les moineaux domestiques ont été observés se nourrissant de façon sélective et active d'insectes lors de la mue (Pap et al. 2008), et les oies cendrées sélectionnent la nourriture la plus digestible et riche en protéines disponibles, et si la qualité de la nourriture baisse, le régime devient plus diversifié (Fox et al. 2014). Le profil des acides aminés disponibles dans les protéines ingérées est important dans le choix actif des aliments pour la complémentation (Murphy 1994).

b) Apports endogènes

L'apport endogène de nutriments, à travers le turn-over protéique, permet une complémentation des apports exogènes, ce qui explique la différence entre le besoin en acides aminés sulfurés et leur apport exogène normal chez le Bruant à couronne blanche, voire chez certaines espèces jeûnant lors de la mue, comme les manchots. Il pourrait fournir une substitution aux apports alimentaires. En effet l'utilisation des protéines alimentaires dans la production des plumes est une perte d'énergie potentielle pour les oiseaux subissant déjà un régime alimentaire contraint et peu énergétique. Chez le Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*), le métabolisme des muscles pectoraux et du tégument fournissent 57% et 20% des besoins protéiques lors de la mue (Cherel et al. 1994). Chez l'Oie cendrée, il y a une utilisation dans les plumes de protéines accumulées avant la mue sur d'autres lieux, probablement relarguées par des organes subissant un catabolisme, et dont la masse change lors de la mue (Fox et al. 2005).

La réduction d'activité observée chez toutes les espèces lors de la mue peut résulter en une atrophie musculaire, et les acides aminés dérivant de ces atrophies pourraient être utilisés dans la synthèse de nouvelles protéines comme la kératine.

D'un autre côté, la capacité des oiseaux à faire des réserves protéiques est généralement considérée comme étant limitée, notamment car le métabolisme requis pour stocker des acides aminés libres est inefficace (Murphy 1994). Les réserves protéiques permettent à l'animal de répondre à des priorités de synthèse, mais un déficit en apports exogènes transitoire ou sur le long terme limite la maintenance et la production.

Cependant il est possible de mettre en réserve la cystéine, sous la forme notamment du glutathion, et l'histidine en carnosine. Leur libération peut temporairement contrebalancer l'inefficacité du métabolisme protéique lors des phases de jeûne, quand la cystéine et l'histidine peuvent être limitants pour la synthèse protéique (Murphy et al. 1990; Mary E.

Murphy et al. 1992). Ainsi le glutathion tissulaire sert notamment de réservoir de cystéine, et les surplus d'acides aminés sulfurés consommés peuvent être relargués pour augmenter la réutilisation d'acides aminés endogènes ou l'utilisation d'acides aminés essentiels exogènes. Lors de la phase de jeûne nocturne chez le Bruant à couronne blanche, la quantité de glutathion du foie et du muscle pectoral stockée lors de la journée et utilisée au cours de la nuit est significativement plus importante qu'après la mue, et la libération est proportionnelle à la durée de jeûne nocturne (Murphy et al. 1990).

Ce n'est qu'en l'absence de la cystéine au point qu'elle soit limitante que la dégradation des protéines musculaires augmente chez le Bruant à couronne blanche, en réponse à l'incapacité à stocker du glutathion. Dans le cas d'une déficience courte en protéine, la dégradation des protéines musculaires diminue et des mécanismes d'économie se mettent en place, en réduisant l'oxydation des acides aminés essentiels et en augmentant leur rétention (Pearcy et al. 1997). Une rétention des protéines est aussi présente chez d'autres espèces comme l'Oie cendrée, chez qui l'excrétion d'acide urique dans les fèces est réduite de 50% lors de la mue par rapport à la période avant l'incapacité de vol (Fox et al. 1999; 2014).

5.2.4. Autres nutriments

Il ne semble pas y avoir une augmentation des besoins spécifiques pour la mue pour les autres nutriments, comme les vitamines, minéraux, oligoéléments, acides gras.... L'augmentation du volume sanguin ou de la composition corporelle en eau observée chez certaines espèces indique un besoin d'apports hydriques plus importants.

Un besoin augmenté en calcium pourrait être présent, associé au métabolisme osseux, comme des besoins en fer liés à l'érythropoïèse suite à l'augmentation du volume sanguin. Les caroténoïdes responsables de la pigmentation des plumes proviennent du régime alimentaire. Dans tous les cas, trouver les nutriments annexes nécessaires ne semble pas poser de problème aux oiseaux dans leur alimentation quotidienne. Cependant, des déficits dans les différentes catégories de nutriment peuvent entraîner des défauts dans les plumes (Murphy 1996).

5.3. Besoins énergétiques

5.3.1. Besoins énergétiques mesurés

Grâce à la composition similaire des plumes et de la kératine entre les différentes espèces d'oiseaux, il est possible de considérer une valeur énergétique moyenne par gramme de plume commune à toutes les espèces. A partir de l'énergie de combustion, l'énergie déposée dans les plumes, sans compter les composants annexes synthétisés, est estimée à 22 kJ/ gramme de plume. Bien que la mue du Bruant à couronne blanche soit rapide et intense, l'énergie déposée dans ses plumes par jour représente en moyenne moins de 6% du métabolisme basal et moins de 2% de la dépense énergétique quotidienne (Mary E. Murphy et al. 1992). Lorsque le processus s'étend sur une longue période avec une mue lente, la quantité d'énergie théoriquement déposée dans les plumes est encore plus faible par rapport à la dépense énergétique journalière.

Cependant, les dépenses énergétiques mesurées lors de la mue donnent des résultats différents de cette théorie, et la mue a toujours été considérée comme un processus coûteux. Les études à ce sujet ont été réalisées avec des contrôles qui diffèrent et dans des conditions diverses : thermoneutralité ou non, comparaison avec l'énergie dépensée avant ou après la mue, avec des oiseaux hivernant... De plus, il faut différencier le coût total sur toute la durée de mue et la dépense énergétique quotidienne, qui dépend surtout de l'intensité de la mue. Les dépenses énergétiques ont été estimées principalement via le métabolisme (mesure des gaz respiratoires, rythme cardiaque), ou l'énergie métabolisable (ingestion/excrétion).

L'utilisation de différentes méthodes chez différentes espèces (intensité de mue différente) rendent les résultats disparates. Lorsque le métabolisme au repos est mesuré lors de la mue, l'oiseau est à son point d'activité minimale, et n'utiliserait donc en théorie de l'énergie que pour le métabolisme basal, la thermorégulation (si les mesures se font en dehors de la zone de thermoneutralité), et la synthèse des plumes (constante sur la journée). Le métabolisme au repos est positivement corrélé avec l'intensité de la mue et le métabolisme basal relatif à la masse.

La plus forte augmentation a été mesurée chez le Gorgebleue à miroir (*Luscinia svecica*), avec une consommation d'oxygène au repos jusqu'à 111% plus importante au pic de mue qu'aux valeurs avant la mue (Lindström et al. 1993). Les valeurs les plus fortes se retrouvent chez les petits oiseaux muant rapidement (en général migrateurs) et les mues simultanées (augmentation de 100% du métabolisme basal chez l'Oie cendrée par rapport aux niveaux hivernaux, Portugal et al. 2018) ; ainsi qu'au début et jusqu'au pic d'intensité de la mue

(Lindström et al. 1993; Hoye et al. 2011; Buttemer et al. 2003; Buttemer et al. 2019; Schieltz et al. 1997; Vézina et al. 2009; E. Cyr et al. 2008).

Bien que ces valeurs indiquent que la mue est un processus énergétiquement coûteux, elles ne peuvent pas forcément s'extrapoler au coût énergétique de la mue sur la journée ni sur la durée totale de la mue. Par exemple chez l'Etourneau sansonnet en mue, la dépense énergétique journalière mesurée au pic d'intensité de mue est de 32% supérieure à la valeur des témoins, avec seulement 8% d'augmentation de dépense énergétique en journée, et 60% la nuit (E. Cyr et al. 2008). Le métabolisme pourrait être plus important la nuit par le métabolisme protéique permettant la production de plumes la nuit, une augmentation de la thermorégulation, etc...

Lors de l'évaluation de la dépense énergétique journalière, les mesures comprennent toutes les dépenses énergétiques que peut rencontrer l'oiseau, liées ou non à la mue, ainsi que les mécanismes compensatoires de conservation d'énergie. Par exemple, le métabolisme quotidien de l'Eider à duvet (*Somateria mollissima*) en mue postnuptiale est augmenté de 9% alors que l'économie d'énergie par l'absence de vol est estimée à 6% du métabolisme quotidien (Guillemette et al. 2007). Les dépenses énergétiques journalières (notamment par évaluation de l'énergie métabolisable) sont plus élevées qu'avant l'initiation de la mue pour la majorité des espèces étudiées, bien que dans une moindre mesure que le métabolisme au repos (Blackmore 1969 ; Murphy 1996 ; Wijnandts 1984). Les coûts énergétiques quotidiens en période de mue semblent corrélés au stade et à l'intensité de la mue, donc les dépenses journalières sont les plus importantes pour les espèces à mue rapide et intense. Il ya aussi une corrélation avec le métabolisme basal en fonction de la masse ; c'est-à-dire que les plus petites espèces auraient les plus importants coûts énergétiques par gramme de plume produit et coût total de mue.

La compensation par la réduction d'activité, et de locomotion, permet de compenser les besoins demandés par la mue, parfois très fortement. Chez le Faucon crécerelle, le métabolisme augmente de 17,8 kJ/j et 16,7 kJ/j respectivement pour les mâles et les femelles (Dietz et al. 1992) mais ce surcoût énergétique dû à la mue n'excède pas les dépenses énergétiques observées des autres évènements de l'année, voire chez les mâles, c'est la période avec le moins de dépenses énergétiques totales (Masman et al. 1988).

5.3.2. Rendement de la mue

Par comparaison entre le métabolisme minimal au repos en mue et le métabolisme basal (les oiseaux ne sont pas en mue, ni en reproduction, migration, ou croissance), on observe que l'énergie dépensée par gramme de plume produite lors de la mue naturelle est bien supérieure à l'énergie déposée dans les plumes (quantité de protéine formée). La conversion énergétique pour la synthèse de kératine serait donc peu efficace par rapport aux autres processus de synthèse de protéine, et le renouvellement des plumes serait un processus à faible rendement (perte d'énergie conséquente).

Le coût énergétique de la mue diminuant avec la taille de l'oiseau, alors que la composition des plumes est similaire et que les petites espèces ont proportionnellement plus de matériel plumeux, implique que le rendement augmente avec la taille de l'oiseau : il est ainsi de 20% chez le Faucon crécerelle (Dietz et al. 1992), 16,3% chez le Bécasseau maubèche (Vézina et al. 2009), et de 4 à 7% chez les petits passereaux étudiés (Hoye et al. 2011; Schieltz et al. 1997; Dolnik et al. 1979; Ben-Hamo et al. 2017; Klaassen 1995). La conversion de l'énergie investie par l'oiseau lors de la mue en plume est aussi corrélée avec le métabolisme ramené à la masse corporelle. De plus, les expériences de mues simulées par un arrachage de plumes en dehors de la période de mue chez des passereaux n'augmentent le métabolisme lors de la repousse des plumes que de façon minime (Hoye et al. 2011; Schieltz et al. 1997; Buttemer et al. 2020) même avec 18 plumes de vol ou 25% du plumage retirés (Ben-Hamo et al. 2017; Hoye et al. 2011), suggérant ainsi un meilleur rendement de la production des plumes. Donc lors de la repousse de plumes arrachées, par blessure ou raison médicale, les besoins énergétiques supplémentaires pour la repousse ne sont pas aussi élevés que les besoins de l'oiseau en mue.

Puisque la production de plume en elle-même n'explique pas les dépenses énergétiques observées lors de la mue postnuptiale, ce sont les conséquences indirectes (énergie supplémentaire pour le vol, coûts de thermorégulation), et les changements physiologiques et processus annexes ayant lieu en parallèle du renouvellement des plumes qui composent la majorité de l'augmentation d'énergie dépensée. Ces ajustements physiologiques (maintien des tissus de synthèse de la kératine, augmentation du volume sanguin, amélioration de la biodisponibilité en acides aminés par le turn-over protéique) permettent de produire des plumes de bonne qualité de façon continue. Un métabolisme osseux, s'il est bien associé à cette étape du cycle de l'oiseau, pourrait aussi être une dépense énergétique, comme d'autres processus non connus à ce jour.

5.3.3. Apports énergétiques

Pour la plupart des espèces, notamment les petits passereaux, la mue commence alors que les oiseaux présentent une faible masse corporelle suite à la période de reproduction, donc avec des réserves endogènes minimales. Cela pourrait permettre de minimiser les coûts supplémentaires sur le vol, et peut-être les coûts énergétiques de maintenance. Une légère augmentation du poids est observée au cours de la mue par l'augmentation de la vascularisation et le développement des follicules plumeux. Les métabolites dans le sang des oiseaux en mue reflètent une faible mobilisation des réserves lipidiques. Il est intéressant d'observer que chez les passereaux migrateurs, un dépôt de réserves de graisse pré-migratoire peut être observé surtout en fin de mue, ou lors de mue suspendue. Les espèces non-migratrices, à mue plus lente, parviennent aussi à faire des réserves en parallèle du déroulement de la mue. Ainsi, chez ces espèces il ne semble pas y avoir de contraintes énergétiques dans des conditions sauvages et l'apport exogène suffit à combler tous les besoins énergétiques rencontrés à ce moment de l'année (Murphy 1996).

D'autres espèces font des réserves en anticipation de la mue (certains ansériformes, manchots), et il est possible que les oiseaux présentent une hyperphagie avant la mue pour stocker ces réserves. Par exemple, l'oxydation des réserves graisseuses du Manchot royal (*Aptenodytes patagonicus*) lors la mue représente 85% des dépenses énergétiques totales (Cherel et al. 1994) avec une perte de 44% de sa masse lors du jeûne. Chez le Canard colvert, il est estimé que les individus peuvent répondre jusqu'à 82% de leurs besoins énergétiques lors de la mue à partir des réserves endogènes (Fox et al. 2013).

Les oiseaux ayant pourtant un très bon accès alimentaire lors de la mue ont aussi perdu de masse (Fox et al. 2014; Fondell et al. 2013). L'accumulation puis l'utilisation des réserves lipidiques se retrouve aussi chez les ansériformes captifs avec nourriture à volonté. De plus, l'utilisation des réserves endogènes ou des apports exogènes a lieu en proportion variable de façon intraspécifique, avec un équilibre adaptatif entre ces apports d'énergie et dépendant des circonstances locales et individuelles. Les réserves lipidiques sont donc chez les espèces à mue simultanée une stratégie énergétique orientée vers l'indépendance vis-à-vis des sources exogènes d'énergie. Elles constituent une grande aide à la réponse aux besoins, permettent de ne pas perdre d'énergie à chasser et ainsi favoriser la sécurité des aires de mue plutôt que les ressources alimentaires, tout en renouvelant le plumage rapidement (Fox et al. 2014).

PARTIE II - ANOMALIES DES PLUMES ET DE LA MUE

Les altérations des plumes chez les espèces d'oiseaux sauvages rencontrées dans le milieu naturel ou en centre de soins sont beaucoup moins rapportées et documentées que chez les oiseaux de compagnie ou de rente. Elles peuvent être la cause primaire de l'admission en centre de soins ou secondaire à un autre processus. L'état des plumes donne aussi des indices sur la chronicité des affections rencontrées et l'histoire de l'individu. Nous allons ici recenser les affections du plumage rencontrées à l'admission ou lors de leur séjour en centre de soins et leur implication vis-à-vis de la réhabilitation.

1. Atteintes du plumage et de la structure des plumes

1.1. Traumatismes

1.1.1. Catégories de traumatismes

a) Sur les plumes matures

Les différents traumatismes sur les plumes sont les atteintes du plumage les plus rencontrées chez les oiseaux sauvages admis en centre de soins. A l'admission, les plumes peuvent être :

- Usées et avoir les vexilles déchirés avec perte de substance lorsque les barbes sont détruites contre des éléments abrasifs : chocs, arrachement par des plombs de chasse, usure anormalement importante par le déplacement au sol suite à une incapacité de voler, attaque de prédateur avec la prise des griffes dans les plumes, empêchement dans des fils barbelés.
- Tordues à cassées lors des chocs avec un élément de l'environnement, lorsque le rachis cède suite à une contrainte locale trop intense. Le rachis est plus sensible à la torsion qu'à la courbure, il peut y avoir dans les cas de plumes courbées un déchirement ductile du cortex, puis la rupture implique l'apparition de nombreuses microfractures transverses suivant les lignes de faiblesse entre les fibres de kératine du cortex (Corning et al. 1998; McKittrick et al. 2012; Beaufrère 2006).
- Arrachées, par prédation ou par une interaction mécanique très forte avec l'environnement ou un objet. Dans le cas de plumes arrachées de manière traumatique (plutôt que perdues par mue de stress), on peut observer du sang et des hématomes des follicules, voire une plaie. En période de reproduction, l'oiseau peut s'arracher lui-

même des plumes pour la construction de son nid ou obtenir une plaque d'incubation, surtout celles du ventre et dans une moindre mesure du dos.

- Brulées, dans le cas d'un incendie, d'une électrocution ou par brûlure chimique.
- Coupées par acte de cruauté

Ainsi les principales causes de traumatismes sur les plumes et particulièrement les rémiges et rectrices sont les chocs et la prédation. Les attaques par les congénères font des dégâts similaires mais plus localisées sur des parties du corps. Elles s'observent particulièrement en période de reproduction, ou chez les vautours qui se tirent sur les plumes lors d'interactions sur des charniers.

L'empêchement dans des fils barbelés, qui se rencontre chez les rapaces nocturnes fréquentant les fermes et champs occasionnent de forts dégâts directs sur les plumes en s'accrochant dans les vexilles et en exerçant une forte torsion sur les rachis. Une mauvaise capture puis contention, une surpopulation en volière et des mauvaises conditions de logement ont aussi pour conséquence des traumatismes de la même nature sur les plumes. Notamment la présence de filets inadaptés (maillés, rigides) entraîne une usure anormale des rectrices. La présence de barres de stress fragilisant les vexilles et les rachis est un facteur aggravant des conséquences d'évènements traumatiques (cf partie II-2.3).

Deux groupes de plumes sont à considérer lors de traumatisme ; tout d'abord, les plumes de vol : rémiges et rectrices. Selon l'espèce, le type d'atteinte, le nombre de plumes abîmées et leur symétrie sont des handicaps pour survivre plus ou moins importants. Les mécanismes de compensation perdent en efficacité en fonction du nombre de plumes atteintes et la gravité, et les espèces à vol les plus précis ont moins de capacité à s'adapter. Les chasseurs à vol rapide comme les faucons ou les éperviers, et les espèces très aériennes comme les martinets sont plus impactés par des dégâts, même faibles, aux rémiges et rectrices. La taille et le poids des espèces sont aussi importants : les oiseaux ayant une forte charge alaire comme les ansériformes souffriront plus rapidement d'une réduction de l'aire alaire par des plumes absentes ou abîmées. Les manques de rémiges et de grandes couvertures, associés ou non, ont aussi pour conséquence une augmentation du risque d'abimer les rémiges en croissance adjacentes lors de l'hospitalisation et de la réhabilitation.

Pour les autres plumes sur le reste du corps, la gravité et l'étendue de l'atteinte des plumes de contour et de duvet impacte chez toutes les espèces leur résistance au froid. Dans le cas d'une perte extensive, l'hypothermie est un risque majeur à considérer dès l'admission. Chez les espèces aquatiques, l'impact d'un traumatisme sur l'imperméabilité du plumage peut être

important même avec peu de dommages de plumes ou de légères blessures ; lors de la présentation des premiers bains la perméabilité doit être testée en surveillant que le plumage reste sec, et que l'eau n'atteigne pas le duvet.

b) Sur les plumes en croissance

Les plumes en développement sont très vascularisées. Un traumatisme sur ces plumes, qu'il ébrèche, casse ou arrache le fourreau, peut entraîner une hémorragie importante particulièrement sur les fourreaux des plumes de vol, qui sont les plus volumineux (Figure 25).



Figure 25 : Plume de sang cassée au niveau de son fourreau vascularisé (Muller 2009).

Un traumatisme sur le fourreau ou le follicule d'une plume en croissance, résulte au moment de la repousse, en une plume à structure anormale pouvant être

complètement tordue. Une cassure dans la zone de croissance du follicule a des conséquences sévères, avec la mort de la partie déjà assez développée de la plume et possiblement une perte de la partie déjà kératinisée par rupture. Il peut y avoir une surinfection secondaire du follicule suite au traumatisme.

1.1.2. Thérapeutique

a) Critères de choix

Le choix de la marche à suivre diffère selon :

- Le mode de vie de l'espèce et son adaptabilité au nombre de plumes manquantes
- Le temps nécessaire en hospitalisation pour les autres affections
- La taille de l'espèce, donc le temps nécessaire pour la pousse des plus longues plumes, les rémiges primaires
- La saison d'admission et le statut migratoire de l'espèce
- La stratégie de mue de l'espèce

Ces éléments vont conditionner les contraintes de temps disponible pour le choix de remplacement des plumes. L'Annexe 4 reprend de façon non exhaustive les options de renouvellement du plumage présentés ici et dans la partie III selon l'oiseau et sa stratégie de mue.

b) Gestion de traumatisme sur des plumes de sang

Les mesures immédiates à mettre en œuvre sont tout d'abord de stresser le moins possible l'oiseau et de fournir une bonne contention car des battements d'aile vont augmenter l'hémorragie. Si le saignement est léger, la coagulation peut se faire seule. Sinon, il faut poser un clamp à la base du fourreau près de la peau, avec possiblement une compresse entre le clamp et la plume en croissance. Si l'atteinte est plus basse, à l'intérieur du follicule, il faut appliquer une pression forte avec l'index et le pouce pendant une à deux minutes. Une fois le saignement arrêté, on peut appliquer de la poudre hémostatique ou cicatrisante topique (Muller 2009 ; poudres minérales, quelques formulations sont disponibles en France comme Coalgan® Poudre à base d'alginate de calcium).

Lorsque les fourreaux sont atteints sur les petites voire moyennes espèces, ou sur des petites plumes de corps ou de couverture chez les grandes espèces, il est possible de les retirer en plaçant un clamp courbé à la base du fourreau au niveau de la peau, puis en appliquant délicatement une force de traction et de torsion (Muller 2009). L'arrachage semble plus facile que pour les plumes matures par moins de fixation des plumes, y compris pour les plumes de vol chez ces petites espèces, il est donc possible que les risques de déformation à la repousse soient moindres (com. perso.).

Si une surinfection bactérienne est présente ou se met en place en hospitalisation, il est fortement conseillé de les retirer (Mullineaux et al. 2016). Cette opération doit être réalisée avec une analgésie, voire sous anesthésie générale si plusieurs plumes en fourreau nécessitent d'être retirées. Suite au retrait, il est possible de traiter la zone avec des topiques antiseptiques et cicatrisants, le miel est notamment indiqué. La repousse des plumes arrachées se fera une fois la cicatrisation complète.

Si les plumes de vol des grandes espèces sont concernées, la prise en charge est plus compliquée. Il est préférable de ne pas arracher la plume car le saignement peut revenir, s'intensifier, et créer des dommages irréversibles sur le follicule entraînant des malformations à la repousse. L'enture peut être envisagée suite à l'arrêt de saignement par application d'un bouchon en coton pendant plusieurs jours, à condition que le rachis ou calamus restant ait fini sa croissance, qu'il soit sec et solide, et que la vascularisation ait disparu. Si l'enture est impossible et l'absence de la plume entrave la réhabilitation, un choix doit être fait entre :

- L'arrachage du fourreau restant, réalisable une fois celui-ci entièrement dévascularisé mais au risque d'induire des anomalies de repousse (cf partie II-1.1.2.d)
- L'attente d'une mue naturelle ou l'induction artificielle d'une mue, plus pertinent si plusieurs rémiges sont impliquées (cf partie II-1.1.2.f) et partie III-4)

c) Redressement des plumes

Dans le cas de plumes tordues mais dont le rachis n'est pas brisé et les vexilles sont suffisamment intègres pour être fonctionnels, il est possible de redresser les plumes (Samour 2016). Plusieurs procédures sont décrites en fonction de la gravité de la courbure ou de la torsion (détaillées dans la partie III-3.3) :

- L'assouplissement par hydratation de la plume, surtout indiqué pour les torsions assez légères ; en séchant, le rachis retrouve une bonne solidité.
- La pose d'une attelle de consolidation créée à partir de restes de rachis ou calamus.

Ces deux principes sont réalisables sur toutes les espèces, bien que pour les plumes de vol des grandes espèces la mise en place d'une attelle soit plus recommandée par la solidité obtenue. Le redressement se fait sous anesthésie générale pour un meilleur confort pour l'opérateur et l'oiseau mais aucune analgésie n'est nécessaire.

d) Arrachage des plumes matures

Les plumes de contour du corps et des ailes peuvent assez facilement être arrachées pour toutes les espèces, même en nombre important si nécessaire. Ce n'est cependant pas indolore. Si des zones entières sont concernées comme dans le cas de plumes brûlées, un retrait progressif en plusieurs sessions une fois l'oiseau cliniquement stable est plus adapté. Il faut surtout considérer le risque d'hypothermie et de perte d'imperméabilité si beaucoup de plumes nécessitent d'être retirées.

Les risques de dystrophie suite à l'arrachage de ces plumes semblent assez faibles. La repousse est normalement initiée rapidement après et ces plumes étant petites, elles atteignent leur taille finale dans des délais courts (proportionnellement à la taille de l'oiseau) à condition que les follicules soient intègres, que l'individu n'ait pas de pathologie métabolique, qu'il se nourrisse suffisamment et qu'il soit hébergé dans de bonnes conditions.

Pour arracher des grandes plumes de contour, il est préférable d'utiliser un clamp placé à la base de la plume et de maintenir la peau d'une main pour éviter tout dommage supplémentaire à la peau lors du retrait. Les petites plumes et duvets peuvent être arrachés en petits groupes de 3-4 plumes, en tirant dans la direction opposée à la pousse de la plume. Il est indiqué d'arracher les plumes avec une analgésie adaptée, voire sous anesthésie générale si beaucoup sont concernées.

Les plumes de vol sont robustes. Elles sont attachées au périoste de l'os correspondant (sauf les rectrices non centrales et les rémiges dites tertiaires qui s'apparentent à des plumes de

contour) et présentent des muscles et ligaments associés très développés, ce qui rend l'arrachage difficile mécaniquement, très douloureux pour l'individu, et pouvant générer plus de complications folliculaires par la suite.

Chez les passereaux, il est possible d'arracher délicatement les rémiges et rectrices afin d'avoir une nouvelle plume qui repousse. Les plus petites espèces auront leurs plumes qui repoussent proportionnellement plus vite que les grandes espèces. Pour un petit passereau, on peut estimer un temps total de repousse d'environ 2-3 semaines après l'arrachage pour avoir une rémige primaire complètement formée (Mullineaux et al. 2016). Si plusieurs plumes ont été arrachées pour permettre la repousse, leur vitesse de croissance risque d'être limitée. L'oiseau doit avoir en permanence de la nourriture adaptée à son espèce et à volonté afin de minimiser le délai de réhabilitation et les risques de faiblesse dans la kératine nouvellement produite.

Chez les plus grandes espèces et notamment les rapaces, l'arrachage de rémiges pour stimuler une nouvelle croissance semble avoir été très peu réalisé et documenté, par crainte de défaut de repousse des plumes. Une étude a été réalisée sur un petit rapace, Chez le Crécerelle d'Amérique (*Falco sparverius*), un petit rapace, (Delnatte et al. 2014) l'arrachage a conduit à des hémorragies sur des rémiges ainsi que des lésions folliculaires. Le retrait des rectrices a induit une repousse précoce (hors de la mue normale) des plumes en 2 à 3 semaines, avec une structure normale, et qui ont par la suite mué normalement. Au contraire, seules 30% des rémiges secondaires ont repoussé normalement sur les 4 mois de l'étude, et aucune rémige primaire n'a repoussé. De nombreuses plumes de remplacement ont présenté une structure anormale (défauts de l'étendard, déformation du rachis, perte de densité) ou n'ont pas fini leur croissance et ont été perdues (Figure 26).

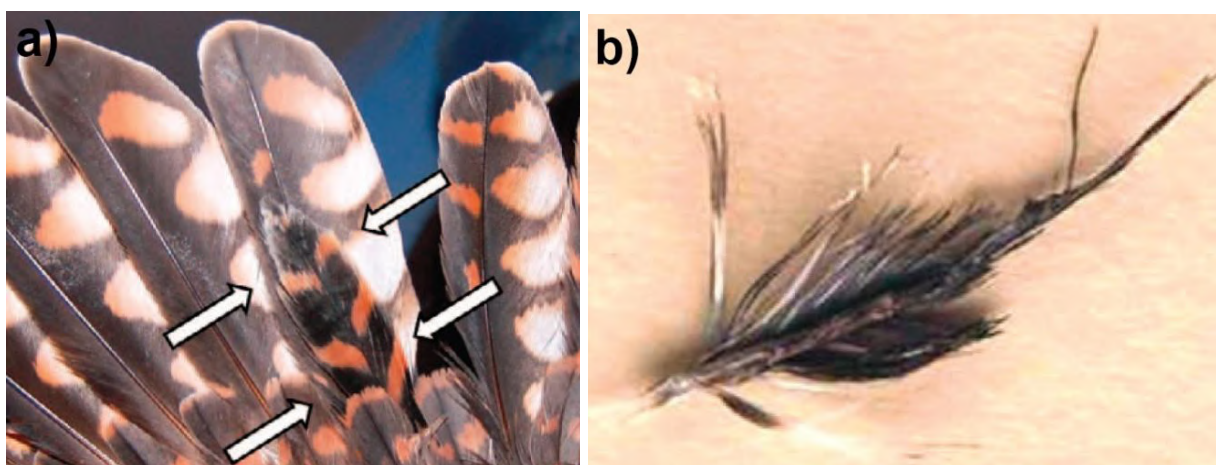


Figure 26 : Repousses dysplasiques de rémiges secondaires d'un Crécerelle d'Amérique après arrachage (Delnatte et al. 2014): a) anomalie de taille (longueur et largeur), d'orientation et de couleur b) repousse perdue après cinq semaines de croissance.

La mue naturelle suivante a aussi été altérée, avec des rémiges n'ayant pas repoussé. Ces résultats appuyés par les données rapportées par les fauconniers sont actuellement en défaveur de l'induction d'une mue précoce par arrachage des rémiges chez les rapaces, et par principe de précaution pour les autres grandes espèces. Cependant, les bons résultats sur les retrices chez cette espèce rendent cette technique envisageable pour les retrices des espèces de même taille ou plus petites que le Crécerelle d'Amérique. Les follicules des plumes de la queue sont moins sensibles aux dommages liés à l'arrachage que ceux des rémiges peut-être par leur liaison moindre au squelette mais la croissance des nouvelles retrices a été deux fois moins rapide que la vitesse de croissance estimée pour un oiseau de cette taille lors d'une mue naturelle, avec ici quatre plumes en croissance en même temps.

Si elles doivent être arrachées, les plumes de vol doivent l'être en tirant délicatement dans le sens de la plume tout en sécurisant les tissus mous à la base de la plume avec la seconde main. Il est nécessaire d'être très précautionneux, et de ne pas arracher plus d'une ou deux rémiges sur une aile si possible. Si plusieurs plumes adjacentes ont été arrachées et sont en croissance simultanément, le risque le plus important est un traumatisme sur les plumes en fourreau : lors d'une mue normale, les plumes adjacentes déjà muées ou en attente d'être muées ont un effet de protection sur celles en croissance. Il est donc indiqué de faire attention à la qualité du logement lorsque des plumes sont en fourreau.

Si beaucoup de plumes de vol adjacentes nécessitent d'être arrachées, il faut retirer une plume sur trois puis répéter l'opération plus tard, une fois la repousse bien développée (une à plusieurs semaines), jusqu'à ce que toutes les plumes atteintes soient retirées. Cela permet d'étaler la croissance et les besoins associés, mais aussi de créer un effet de protection des jeunes fourreaux par les plumes adjacentes toujours présentes ou en fin de croissance. Le risque de déchirement de la peau est aussi moindre.

L'administration de meloxicam peut être envisagée pour réduire l'inflammation et comme composant de l'analgésie. L'utilisation de hyaluronidase à la base de la plume avant retrait pour relâcher la zone et diminuer les dégâts aux follicules a été tenté et pourrait être une piste d'amélioration de la procédure (Beaufrère 2009). Il semblerait que l'arrachage de plumes peu de temps avant la mue naturelle soit plus facile (com. perso.). Pour l'arrachage des plumes de vol, il est impératif de placer l'oiseau sous anesthésie générale et de fournir une analgésie.

e) Enture

L'enture ou empennage est une greffe de plumes sur le calamus ou le rachis de la plume brisée ou trop fortement abîmée. La procédure est détaillée dans la partie III-3.2. C'est une pratique très utilisée chez les rapaces par les fauconniers, et moins réalisées chez les autres espèces. Les rémiges et rectrices peuvent être greffées de façon extensive et permettre une bonne réhabilitation : cela permet la récupération rapide de l'aire alaire et de la capacité de vol (Naisbitt et al. 2006). Cette procédure est donc particulièrement indiquée si l'oiseau doit être relâché rapidement pour un départ en migration ou un retour sur les lieux de nidification ; les plumes greffées sont par la suite muées normalement.

C'est cependant un geste très technique et précis, les plumes greffées nécessitant d'être exactement les mêmes que les plumes d'origine (même espèce, même position dans l'aile voire même sexe pour les espèces avec un dimorphisme de taille), positionnées à la longueur et à l'orientation adéquate. Si plusieurs plumes adjacentes doivent être greffées, une erreur sur la première aura des répercussions sur le placement des suivantes et le vol sera compromis (Barsony 2018). L'oiseau peut rejeter les greffes et se couper ou arracher les entures. Il est donc recommandé, malgré la possibilité de voler à nouveau, de garder l'oiseau en réhabilitation plusieurs jours pour s'assurer qu'aucune auto-mutilation ne survienne et pour lui permettre de s'habituer à voler avec ses nouvelles plumes.

L'enture est indolore, mais doit être réalisée sous anesthésie générale pour éviter tout mouvement de l'oiseau qui pourrait altérer la position des plumes en cours de séchage.

C'est l'alternative permettant la réhabilitation la plus rapide, et donc la plus intéressante chez les espèces très sensibles à la captivité, à condition de posséder des jeux de plumes complets. Cette opération est notamment utilisée depuis plusieurs années dans certains centres de soins chez les martinets permettant de ne pas attendre jusqu'à 7-8 semaines pour la pousse simultanée de rémiges primaires chez cet oiseau qui s'alimente très difficilement en captivité (Haupt 2007).

f) Induction de mue ou mue naturelle

L'induction d'une mue pour remplacer des plumes de vol ou de corps est un processus compliqué et pouvant entraîner des anomalies dans le nouveau plumage. Les différentes méthodes de renouvellement forcé du plumage sont revues dans la partie III-4.2. Les atteintes traumatiques extensives au point de nécessiter une mue entière sont très rares et sont soit accompagnées d'autres affections nécessitant une longue réhabilitation en captivité (au-delà

des périodes de migration), soit font suite à une longue hospitalisation ayant causé une usure anormale des plumes. Une fois l'oiseau stabilisé et guéri, si aucune mue n'a eu lieu il est alors possible d'envisager une mue en captivité.

Chez les espèces à mue annuelle simultanée ou rapide, il faut considérer la saison et l'étendue de la mue naturelle avant de vouloir induire artificiellement une mue. Les mues induites comportent toujours des risques d'anomalie du plumage. Si la saison de la mue postnuptiale est proche et la mue a lieu avant la migration (Annexe 1), il est préférable de garder l'oiseau en volière en extérieur avec nourriture à volonté et des bains, et de le laisser muer naturellement. La mue postnuptiale étant la plus étendue, le plumage sera suffisamment renouvelé pour permettre le relâcher. La mue pré-nuptiale n'a pas lieu chez toutes les espèces, et concerne souvent uniquement certains groupes de plumes selon l'espèce. Il est donc probable que cette mue soit insuffisante pour retrouver un plumage normal.

Pour un objectif de relâché éloigné de la mue postnuptiale naturelle, il est possible d'envisager la mise en place de traitement d'induction de la mue si cela est préférable pour l'oiseau plutôt que la captivité jusqu'à la prochaine mue naturelle. Chez ces espèces (en général petites), arracher les plumes induit une repousse qui semble aussi rapide que les protocoles à base d'hormones thyroïdiennes ; les traitements lumineux nécessitent plus de temps pour induire le renouvellement des plumes (Payne 1972).

Les espèces à mue annuelle lente sont en général de gabarit moyen. Une hospitalisation peut interrompre la mue naturelle ou l'empêcher. Si l'enture ne suffit pas ou que l'arrachage des plumes de corps ayant besoin de renouvellement n'est pas envisageable, une mue naturelle en volière est le moyen le plus sûr de retrouver un plumage sain. Comme pour les petites espèces, une induction de mue peut être envisagée par apport d'hormones thyroïdiennes ou par traitement lumineux, avec les risques que cela comprend sur la qualité finale des plumes.

Chez les espèces à mue sur plusieurs années, la captivité pour une mue naturelle est difficilement envisageable pour le bien-être de l'oiseau. L'enture est le choix le plus indiqué pour les plumes de vol, et l'arrachage l'est pour les plumes du corps (Cooper 2002). Les traitements par la photopériode ne semblent pas avoir été décrits dans la littérature pour ces espèces, et de par leur stratégie de mue sur différentes saisons, il est probable qu'appliquer un traitement lumineux fournisse une mue lente, longue, incompatible avec le bien-être de l'individu, ou au contraire une perte trop intense de plumes avec une repousse simultanée de plumes de mauvaise qualité. Les traitements d'induction à la thyroxine ont montré chez les

moyens et grands rapaces de possibles effets secondaires sur la qualité de la mue et des plumes obtenues mais aussi à long terme sur les mues suivantes et leur santé (Muller 2009). Il est difficile de déterminer la sensibilité de chaque espèce à ces hormones, et le choix de tenter l'induction doit se faire au cas par cas, par exemple dans celui d'un oiseau rejetant toute greffe.

1.2. Ectoparasites

Les ectoparasites sont naturellement présents chez les oiseaux en quantité modérée. La plupart des espèces sont présentes de façon commensale, et seules certaines ont été identifiées comme ayant des effets directs sur le plumage, les coûts énergétiques quotidiens et les chances de survie (Atkinson et al. 2008). L'entretien du plumage est nécessaire pour contrôler la population des ectoparasites : un défaut d'entretien par débilitation, stress (...) entraîne leur prolifération. De possibles dégâts peuvent alors être observés selon les espèces infestantes et le degré d'infestation. Tous les ectoparasites responsables d'irritation de la peau peuvent entraîner une perte de plumes par prurit et une usure anormale des plumes par un excès de lissage et de grattage.

1.2.1. Poux

Les poux chez les oiseaux sauvages sont mallophages et communs. Plus de 3000 espèces ont été identifiées et on en retrouve chez presque toutes les espèces d'oiseaux. Les espèces de poux sont plus ou moins spécifiques aux hôtes aviaires, et on peut trouver jusqu'à 20 différentes espèces de poux sur une même espèce d'oiseau.

Ils possèdent une apparence noire à brune ou grisâtre, et font de 0,5 à 14 mm de long. Ils réalisent leur cycle entièrement sur l'oiseau, et certaines espèces sont inféodées à certaines régions du corps. Ils vivent en général entre les barbes des surfaces ventrales des plumes pennacées et circulent sur les plumes, ce qui leur permet d'échapper en partie au nettoyage du plumage. Les œufs sont blancs, petits, d'1 mm de long environ, et souvent déposés en groupes plutôt à la base des plumes, sur le calamus ou sur les barbes proches de ce dernier. Les œufs éclosent en 4 à 10 jours et peuvent rester attachés à la plume, ils prennent alors une couleur grisâtre



Figure 27 : Plume de contour dont les barbules de la partie duveteuse ont été attaquées par des poux, ne laissant que les barbes (illustration de Atkinson et al. 2008).

et un aspect aplati. Les mues des nymphes se font aussi principalement à la base de la plume, on peut retrouver les anciennes mues au niveau du calamus. Le stade adulte est atteint en 3 à 12 jours. Une génération peut ainsi se faire en une semaine (Hudelson et al. 1995), donc chez un oiseau malade débilité, ou ne pouvant pas se lustrer les plumes par un défaut du bec (Waite et al. 2012) ou battre des ailes, une population non contrôlée peut rapidement exploser.

Les poux aviaires font partie de deux sous-ordres : *Amblycera* et *Ischnocera*, qui représentent respectivement 30% et 70% des poux des oiseaux. Les poux *Amblycera* sont plus mobiles que les *Ischnocera* et peuvent changer de position sur l'hôte, on les retrouve donc sur la peau et les plumes. Ils peuvent abandonner un hôte mort pour en trouver un autre à proximité. Ils se nourrissent de kératine (débris de peau et de plume) mais aussi de sang, voire chez certaines espèces exclusivement de sang en grattant la peau ou en mâchant les plumes émergentes. Les poux du sous-ordre *Ischnocera* sont plus spécialisés, moins mobiles et restreints aux plumes, notamment aux plumes de vol. Ils se nourrissent de débris de kératine, mais aussi de la partie plumulacéenne des plumes de contour particulièrement les plumes abdominales grâce à une migration entre les parties pennacéennes et plumulacéennes qui semblent se réaliser par la perception de chaleur du corps de l'hôte (Harbison et al. 2014). Plus précisément, ils attaquent les barbules plumulacéennes rendant les barbes libres non cohésives (Figure 27) ; les barbes et le rachis restent intègres. Dans le cas d'infestation forte, cela réduit la masse et la densité du plumage, résultant en une augmentation de la conductance thermique du plumage et une augmentation des dépenses énergétiques associées pour maintenir la température corporelle pouvant engendrer une perte de masse corporelle significative chez des oiseaux ne présentant pas d'autres atteintes (Booth et al. 1993).

Tous les poux peuvent causer de l'irritation avec dermatite et prurit (surtout par les poux *Amblycera*) et une augmentation de l'activité d'entretien du plumage, voire dans les cas graves une perte de plumes, de l'anémie et des lésions kystiques folliculaires. Les coûts énergétiques supplémentaires liés au temps passé à contrôler une infestation importante de poux ainsi que le manque de temps passé au repos ou à d'autres activités quotidiennes peuvent aussi avoir sur le long terme un impact sur la condition de l'oiseau avec comme indice une perte de poids (Hoi et al. 2012). Certaines espèces de poux à faible prévalence pourraient présenter de forts pouvoirs pathogènes comme cela a été observé chez des oiseaux plongeurs (Kloskowski et al. 2016).

Historiquement, les trous observés dans les plumes pennacéennes et particulièrement dans les plumes de vol ont été attribués aux poux. Ces trous sont très petits, ronds, et sont des sections

de barbes avec des barbules manquantes. De nombreuses études ont trouvé des corrélations positives entre l'abondance de poux, le nombre et la distribution de ces pertes de substances dans les rémiges et rectrices (Pap et al. 2005; Vas et al. 2008; Stenkewitz et al. 2017), ce qui a motivé l'idée que les poux sont responsables de l'apparition de ces trous. Il n'est cependant pas certain que ces manques de substance soient le résultat d'une consommation de la kératine par les poux. Il est possible que cette corrélation soit un effet indirect d'une mauvaise condition générale. En effet, leurs origines pourraient être similaires à celles des barres de stress (partie II-2.3) ou venir de la dégradation des plumes par des micro-organismes (Vágási 2014). Ces trous pourraient venir de l'attaque sur les plumes en croissance pour prendre du sang (surtout *Amblycera*), plus que par la consommation de matériel kératinique. De plus, les poux *Ischnocera* se nourrissent des barbules des parties plumulacéennes par des contraintes de taille de leurs mandibules, il est alors peu probable qu'ils parviennent à se nourrir des parties distales pennacéennes, particulièrement au niveau des plumes de vol.

Selon les études et les espèces, les conséquences de ces trous sur la survie sont plus ou moins importantes (Lombardo et al. 2015; Atkinson et al. 2008). Si les poux sont effectivement à l'origine de ces trous dans les plumes de vol, ils peuvent alors avoir un effet sur les coûts énergétiques liés au vol, la quantité de trous dans les plumes ayant un impact sur l'accélération et la vitesse (Matyjasiak et al. 2018) et augmentant la fréquence de battement d'aile (Barbosa et al. 2002).

Pour conclure, les poux sont communs chez toutes les espèces d'oiseaux, et il est très rare qu'ils soient une cause de détresse primaire, mais ils sont un signe d'affaiblissement et la sévérité d'infestation peut aider à évaluer la durée de débilitation. Il est indiqué de traiter uniquement les oiseaux fortement débilités et avec une sur-infestation. Il est intéressant de noter pour la réhabilitation que contrairement aux apparences, la mue ne permet pas de réduction de la population de poux, ces derniers pouvant circuler de plume en plume et se réfugier dans les fourreaux des plumes (où ils ne sont pas observables lors d'un examen) (Moyer et al. 2002; Bush et al. 2018).

Les poux sont facilement observables à l'examen visuel. Si un comptage ou une identification des espèces est nécessaire, il est possible d'utiliser un sac plastique contenant du coton imbibé d'éther ou de chloroforme, dans lequel l'oiseau est placé 5 minutes avec la tête à l'extérieur. Les poux tombent dans le sac et peuvent alors être comptés et identifiés (Cooper 2002).

Les traitements antiparasitaires topiques peuvent tous affecter l'imperméabilité du plumage, il est donc préférable de les éviter chez les oiseaux aquatiques. Quelques traitements possibles sont :

- Ivermectine 0,2 mg/kg en sous-cutané, répétable une fois 15 jours plus tard ou trois fois à une semaine d'intervalle. L'ivermectine peut être toxique par injection chez les petits oiseaux, il est préférable de l'appliquer en spot-on (Mullineaux et al. 2016).
- Fipronil topique en spray, à appliquer sur les plumes et la peau, répétable un mois plus tard si nécessaire. Le fipronil peut causer un assèchement des plumes, une perte de durabilité et d'imperméabilité (Mullineaux et al. 2016; Samour 2016).
- Pyréthrine topique, à appliquer sur un tissu et enroulé autour de l'oiseau (éviter les applications accidentelles sur les yeux et muqueuses), deux fois par jour tant qu'il est possible d'observer des parasites vivants (Hernandez et al. 2020).
- Carbaryl topique, saupoudré légèrement sur les plumes.

1.2.2. Acariens

De très nombreuses espèces d'acariens sont retrouvées sur les oiseaux, et sont spécialisées par leur cycle, leurs espèces hôtes, et leur distribution sur les plumes, le corps et dans l'environnement. Seules quelques espèces sont reconnues comme pathogènes, et très peu de cas de morbidité liés à la présence d'acariens sont rapportés en faune sauvage.

Chez les individus d'espèces sauvages domestiqués, les acariens d'environnement comme *Dermanyssus gallinae* causent de l'irritation voire une perte de plumes par prurit. Certains acariens de la peau et folliculaires (*Knemidocoptidae* et *Harpyrhynchidae*) en plus de prurit, peuvent être capables d'envahir les follicules sous les plumes et de causer des lésions cutanées et folliculaires.

Parmi les espèces habitant dans les plumes, on en retrouve au niveau du calamus (*Syringophilidae*) et au niveau des vexilles (*Analgoidea* par exemple). Les *Syringophilidae* envahissent l'intérieur du calamus, se nourrissent des sécrétions des tissus folliculaires et pourraient abîmer le follicule et comme les autres espèces, provoquer de l'irritation et du prurit (Hudelson et al. 1995; Atkinson et al. 2008). Les espèces trouvées dans les vexilles ou acariens des plumes sont très abondantes, et surtout rencontrés au niveau des plumes de vol. Certaines sont considérées comme pouvant entraîner des dommages aux plumes par la consommation de kératine. Mais leur système buccal ne semble pas adapté pour consommer directement la kératine, et dans l'hypothèse que certains puissent dissoudre la kératine avant de s'en nourrir, aucun dommage direct lié aux acariens ne semble avoir été démontré chez les individus à l'état sauvage. De plus, les oiseaux ne semblent pas chercher à retirer les acariens des plumes lors du lissage bien qu'ils puissent être vulnérables à l'action du bec. Ces acariens se nourrissent principalement d'huile uropygienne, de pollen, de particules d'algues, de bactéries et de champignons présents dans le plumage, y compris les microorganismes

kératinolytiques (Doña et al. 2019). Ainsi, malgré la possibilité que certaines espèces puissent présenter un pouvoir pathogène, les acariens des plumes seraient commensaux voire mutualistes (Clayton et al. 2010; Blanco et al. 2001).

Si une suspicion d'affection due à des acariens est présente, plusieurs méthodes existent pour les dépister. Elles peuvent nécessiter l'arrachage d'une ou plusieurs plumes :

- l'examen direct sous stéréomicroscope d'une plume arrachée, de son extrémité proximale, du calamus et des vexilles.
- les espèces vivant au niveau des vexilles peuvent être prélevées à l'aide d'une brosse à poils durs, les résidus obtenus par brossage sont ensuite examinés au stéréomicroscope.
- les plumes entières peuvent être placées dans une enveloppe plastique étanche pour au moins 24 heures, les parasites auront tendance à migrer dans les plis et peuvent être observés à travers le plastique avec un microscope.
- il est possible de mettre les plumes ou calamus à macérer dans une solution à 10% de sodium hydroxide dans un contenant de 30 mL dont le fond est en V, et de les conserver à 37°C jusqu'au lendemain, puis d'examiner le sédiment au microscope.

Les traitements topiques avec du fipronil ou du carbaryl peuvent être utilisés pour les acariens des plumes et de la peau, répété 10-15 jours plus tard. Pour espèces vivant dans le calamus et s'enfouissant sous la peau, il est plus indiqué d'administrer de l'ivermectine 0,2 mg/kg en sous-cutané ou appliquée en spot-on, répétable une fois après 10-15 jours.

1.2.3. Hippobosques

Les mouches plates peuvent se trouver couramment chez toutes les espèces, et parmi les petits oiseaux plus couramment chez les hirondelles et martinets. Leur population est efficacement contrôlée par les oiseaux en bon état général par les comportements d'entretien des plumes (Waite et al. 2012). Les pupes peuvent être retrouvées entre les plumes. Ils n'ont pas d'effet clinique direct sur le plumage, mais ils peuvent être retrouvés en plus grands nombre chez les oiseaux débilisés et entraîner à terme un délabrement des plumes et des arrachements par auto-mutilation.

Les traitements insecticides topiques en spray ou en poudre peuvent être utilisés pour réduire leur population en cas de forte infestation (Cooper 2002; Mullineaux et al. 2016).

1.2.4. Myiases

En saison chaude, il est possible de trouver des myiases chez les oiseaux. Les pontes se font dans les plumes. Les sites préférentiels sont d'abord les blessures, les plumes en fourreau ou à proximité de ces dernières, puis autour du cloaque, à la base de la queue, autour de la bouche et au niveau des coudes. Si des œufs sont présents, ils peuvent être retirés par brossage. Si des plumes sont très infestées, il est préférable de les arracher plutôt que de les couper pour permettre une repousse.

Au stade larvaire, les larves peuvent se trouver dans ou autour des plumes en croissances vascularisées. Le retrait est principalement manuel, il peut être nécessaire d'arracher des plumes en cas d'infestation sévère. Après le retrait manuel pour éliminer les éventuelles larves on peut appliquer sous pression du fluide avec du nitenpyram en prenant un comprimé de Capstar® 11,4 mg écrasé et dissous dans 30 mL de NaCl 0,9%. L'injection d'ivermectine en sous-cutané à 0,2 mg/kg peut être indiquée chez les rapaces (Hernandez et al. 2020).

1.3. Agents infectieux des plumes: bactéries et mycoses

La dégradation bactérienne des plumes est utilisée depuis de nombreuses années déjà dans l'industrie (Lin et al. 1992). Le plumage des oiseaux sauvages abrite une population microbienne diversifiée dont des bactéries ayant la capacité de dégrader les plumes grâce notamment à des kératinases. Les bactéries dégradantes du plumage sont donc commensales du plumage des oiseaux. Le genre le plus représenté est *Bacillus* avec principalement *Bacillus licheniformis*, une bactérie ubiquiste du sol trouvée chez de nombreuses espèces (Burt et al. 1999; Javůrková et al. 2019; Gunderson 2008). La prévalence diffère selon les sources mais reste importante, environ 39% des individus testés. Ainsi il est probable que ces bactéries puissent se retrouver chez toutes les espèces et dans toutes les populations (Burt et al. 1999; Whitaker et al. 2005; Kent et al. 2016).

La contamination par ces bactéries serait possible par contact du sol mais aussi par transport aérien des spores. Elles ont été isolées sur toutes les parties du plumage, avec une plus grande quantité au niveau des plumes abdominales ventrales (Burt et al. 1999). Les conditions de vie et d'environnement affectent la charge bactérienne des plumes, telles que la proximité avec des animaux de rente (Fülöp et al. 2017). L'humidité du plumage serait un facteur favorisant de colonisation (Burt et al. 2004), on retrouve en effet une plus forte incidence chez les espèces aquatiques. L'isolement et la quantité de ces bactéries sont plus importants chez les espèces se nourrissant au sol (Kent et al. 2016). En milieu urbain, bien que la charge

microbienne totale du plumage soit identique à celle en milieu rural, la charge en bactéries dégradantes des plumes est, elle, trois fois supérieure (Giraudeau et al. 2017).

La plupart des études sur les bactéries dégradant les plumes ont été réalisées *in vitro* et l'impact de ces bactéries sur le plumage n'est pas clair. D'une part, en conditions naturelles il ne semble pas y avoir de dégradation de la kératine des plumes par ces bactéries (Burt et al. 1999), même avec inoculation (Cristol et al. 2005). D'autre part, la condition des plumes (dont un manque de barbes et barbules, un impacte sur la couleur) est corrélée à la présence de bactéries dégradantes (Kent et al. 2016; Leclaire et al. 2014; Gunderson et al. 2009). Une origine bactérienne des trous observés dans les plumes serait donc possible (Vágási 2014; Fülöp et al. 2016). Il est possible que des épisodes de proliférations fragilisent la structure de la plume et soient un facteur aggravant d'usure.

La régulation des populations bactériennes du plumage n'est pas encore bien comprise. L'implication du lissage des plumes par l'oiseau est très probable. L'huile produite par la glande uropygienne pourrait avoir un rôle d'inhibition bactérienne grâce à un effet barrière, ou contenir une substance antibiotique (Shawkey et al. 2003), mais les études *in vivo* sont peu conclusives sur l'impact sur la flore bactérienne du plumage (Giraudeau et al. 2013; Moyer et al. 2003). Toutefois, il a été observé une corrélation entre la charge en bactéries dégradantes du plumage, la taille de la glande uropygienne et une augmentation de l'activité de lissage des plumes (Leclaire et al. 2014; Giraudeau et al. 2017). La mue ne semble pas avoir d'influence sur la charge bactérienne du plumage (Giraudeau et al. 2010).

Des champignons du sol sont aussi capables de dégrader les plumes grâce à des propriétés kératinolytiques, et peuvent se retrouver dans le plumage des oiseaux vivants (Hubálek 1976).

Leurs effets sur les plumes n'ont pas été évalués *in vivo*, mais une étude montre chez l'Hirondelle rustique une corrélation entre le risque d'avoir des plumes endommagées et de devenir une proie, et le nombre de colonies fongiques (Al Rubaiee et al. 2017).

Il est difficile de déterminer si des bactéries ou champignons kératinolytiques peuvent être responsables d'affections primaires des



Figure 28 : Dégâts attribués à une infection par *Candida* sp (Muller 2009).

plumes, malgré les mentions dans la littérature (Figure 28). Cependant, il reste encore à investiguer leur impact dans le cas de conditions de santé dégradées ou d'environnement

extrême. Le rôle secondaire de ces microorganismes dans les atteintes des plumes et les synergies entre eux n'a pas été étudié ; ils pourraient en effet être un agent aggravant de dommages déjà présents aux plumes. De plus, les animaux se retrouvent de plus en plus dans les milieux urbains, et les métaux lourds qu'on y retrouve perturbent et déséquilibrent la flore microbienne des plumes, et modifient le comportement d'entretien (Chatelain et al. 2016). Bien que les conséquences sur la condition des plumes n'aient pas été rapportées, une modification de l'équilibre pourrait avoir un impact négatif sur le plumage et la condition de l'oiseau.

1.4. Souillure du plumage

L'imperméabilité et l'isolation du plumage des oiseaux sont obtenues grâce au maintien des barbules et des barbes qui forment ainsi un treillis emprisonnant des poches d'air. Chez les oiseaux aquatiques ces propriétés sont particulièrement importantes de par leur mode de vie. Chez ces espèces, la présence de barbicelles sur les barbules proximales et distales mais aussi de cils, crochets et flexules, renforcent l'efficacité du plumage. Cette interface permet à la plume de repousser l'eau, et donne aussi au plumage ses propriétés isolantes. L'efficacité de l'imperméabilité dépend de cette interface et donc de la structure des plumes selon les espèces. En conditions normales, un plumage mouillé montre une résistance thermique modérément abaissée par une augmentation de la conduction des éléments solides du plumage en fonction de la pénétration de l'eau, plutôt par la perturbation structurelle et mécanique du plumage.

Les perturbateurs extérieurs du plumage tels que le pétrole, les huiles... ou tout autre agent de recouvrement du plumage, perturbent voire détruisent cette structure en treillis des barbes et barbules, rendant ainsi le plumage perméable à l'eau et à l'air, et empêchant l'oiseau de voler. L'oiseau risque alors dans l'immédiat une hypothermie, surtout si l'agent est aqueux. Son métabolisme augmente aussi alors qu'il est dans l'incapacité de se nourrir, ainsi la perte d'énergie et la déshydratation sont rapides et une prise en charge d'urgence est nécessaire.

De nombreux agents peuvent contaminer le plumage des oiseaux : détergents, savons, fécès, sang, exsudats... Le plus connu par son ampleur vis-à-vis du nombre de cas simultanés est la souillure par du pétrole lors de relargage en mer. Mais de nombreux autres agents chimiques détruisant le plumage sont aussi mis en causes. Parmi ces substances, peuvent être regroupés les dérivés pétrolés et les huiles : le goudron frais, les huiles végétales ménagères, les autres huiles type huile de moteur, peintures. Pour ces derniers, les cas décrits sont ponctuels et très

peu documentés. Ils peuvent avoir lieu par exemple suite à un choc de l'oiseau, qui par étourdissement tombe dans ces contaminants.

D'autres agents communément rencontrés en lors de prise en charge de la faune sauvage en détresse sont les colles, principalement lors de prise dans des pièges à glue, et les cendres lorsque les oiseaux tombent dans les cheminées.

1.4.1. Contaminants huileux

La majorité des oiseaux se retrouvant couverts d'agents huileux sont les oiseaux marins, plongeurs ou nageurs, par souillure avec des substances pétrolières. Ils peuvent être observés à tout moment de l'année et dans des états généraux variables.

En effet, le pétrole a un fort pouvoir de destruction de la structure du plumage, les oiseaux gravement contaminés sont donc retrouvés en hypothermie, voire noyés (Jenssen et al. 1991). Avec ces agents, même un faible recouvrement a un impact sur les performances de vol : augmentation du poids, augmentation de la traînée, baisse du contrôle du vol et baisse de la portance (Maggini et al. 2017; Matcott et al. 2019). Ainsi les coûts énergétiques de locomotion sont augmentés tandis que la nourriture est plus difficilement accessible et les risques de prédation plus élevés. On peut alors recevoir en centre de soins des oiseaux présentant une atteinte chronique de leur été général. Ils peuvent aussi présenter des brûlures chimiques et des lésions oculaires. L'état de la peau et la capacité de repousse du plumage sont à évaluer lors de l'examen clinique.

Dans un second temps, des dommages internes peuvent apparaître par ingestion et inspiration du pétrole, soit de façon directe lors de la noyade, soit suite au lissage des plumes par l'oiseau. La toxicité du pétrole affecte l'appareil respiratoire (pneumonie, hémorragies pulmonaires, œdèmes), le système digestif (ulcération des muqueuses, hémorragies, nécrose entériques et surinfection), le foie, les reins et le système hématopoïétique (anémie hémolytique).

Les autres substances huileuses présentent le même type de conséquences sur le plumage, avec cependant une gravité différente selon le produit : les huiles végétales, notamment, présentent moins de conséquences secondaires internes. Toutes les espèces, du passereau au rapace, peuvent être concernées par des souillures par des huiles diverses ou des solvants à caractère huileux (Lemarchand et al. 2008; Hugonnet 2015; Bentz et al. 2014).

1.4.2. Traitement lors de souillure avec produits huileux

La prise en charge et la réhabilitation d'oiseaux contaminés lors de déversements de composés pétrolés a été extensivement étudiée et décrite dans la littérature. Les détails notamment de logement avant et après le lavage des plumes selon les espèces et leurs besoins y sont décrits (Hernandez et al. 2020; Svenson et al. 2009; Duerr et al. 2020; Massey 2006; Ratliff et al. 2015).

Les nettoyage, rinçage et séchage sont des processus fatigants et stressants, l'animal doit donc être stabilisé avant toute tentative de nettoyage des plumes, même si la stabilisation peut prendre plusieurs jours. A l'admission, il faut donc réaliser une prise en charge d'urgence avec comme objectif la stabilisation de l'oiseau :

- Réchauffement : graduel, avec de l'air soufflé chaud, jusqu'à une température corporelle normale ;
- Réhydratation ;
- Nettoyage du bec et des narines (et des pattes et des pieds accessoirement selon l'état) ;
- Traitement avec des adsorbants oraux tels que du charbon activé à 52 mg/kg ou du sulfate de baryum ;
- Traitement antifongique et antibiotique préventif.

Le pronostic dépend de la chronicité de la contamination, de son extension, de l'ingestion, aspiration ou inhalation de l'agent contaminant, et des potentiels dégâts cutanés. Une fois l'oiseau stable et l'état général amélioré, alors le processus de lavage du plumage peut être commencé.

a) Pré-traitement

Des études ont été réalisées sur l'utilisation d'agents de pré-traitement dissolvants permettant de faciliter le lavage et de réduire les concentrations de détergents (Tegtmeier et al. 2007). Cependant il est important de noter que l'utilisation d'un pré-traitement inadapté à la substance incriminée ou agressif peut faire plus de dommages à l'oiseau qu'un lavage classique (Munaweera et al. 2012).

Dans le cas de souillure par des substances plus visqueuses allant jusqu'à des consistances goudronnées, avec les plumes formant déjà des bourres, un pré-traitement est souvent nécessaire en plus de l'utilisation d'un détergent. Il est possible dans ces cas de masser les zones avec de l'huile de canola (ou autre huile végétale) chauffée à 39°C pendant quelques minutes. Cela permet d'assouplir voire de retirer de la matière, laissant des résidus qui doivent

eux-mêmes être imbibés pour être retirés ensuite avec un détergent. Si l'état clinique de l'oiseau ne permet pas de passer au lavage avec détergent après le pré-traitement, il faut absorber les surplus d'huile, rincer, sécher et attendre une nouvelle stabilisation.

D'autres produits de pré-traitement peuvent se montrer plus efficaces : au Royaume-Uni, un cas de souillure du plumage de canetons avec du goudron fondu a été résolu à l'aide de beurre en guise de pré-traitement (Winter 2015). Aux Etats-Unis, les traitements standards et le pré-traitement à l'huile de canola ne permettant pas la décontamination par le polyisobutylène (substance hydrocarbonnée visqueuse et collante), c'est de la margarine qui a permis la dissolution du contaminant puis son émulsion par le détergent (Ratliff et al. 2020).

b) Agent détergent

Pour retrouver l'intégrité de la plume, il faut que tout agent chimique en soit retiré, que ce soit la substance contaminante ou le détergent utilisé. Les critères importants dans le choix d'un produit sont donc son efficacité pour enlever le contaminant sans abraser les plumes ni provoquer de réaction avec la peau et les muqueuses, sa facilité de rinçage (laissant le moins de résidus), et sa toxicité pour l'oiseau.

Parmi les détergents testés, trois sont commercialisés et sortent du lot pour le traitement des souillures par des substances huileuses : Palmolive® Ultra Strength™, Dawn® Ultra Dishwashing Liquid Original Scent, et Fairy® Liquid Original. Ces produits sont efficaces à une concentration de 1, 2 et 3%. Bien que les études en question ne se soient pas penchées sur la structure fine des plumes suite au lavage avec ces détergents, ces produits sont utilisés et recommandés par les différents ouvrages traitant de la réhabilitation des oiseaux sauvages. D'autres détergents qui peuvent correspondre aux critères recherchés doivent être testés au préalable sur des échantillons de plume (Miller et al. 2018; Mullineaux et al. 2016; Horak et al. 2020).

c) Méthode de choix : lavage à la main

L'oiseau est maintenu dans un évier avec un pommeau de douche fournissant en continu une eau à 40-45°C à haute pression (au moins 345 kPa) et avec une concentration en CaCO₃ (carbonate de calcium) de 30-60 mg/L afin de retirer efficacement le pétrole sans risquer de former des cristaux de calcium dans les plumes, les empêchant de retrouver leur imperméabilité et prolongeant la durée de réhabilitation.

- Avant la procédure, il est conseillé d'administrer des fluides per os réchauffés pour limiter la déshydratation. Cela doit être fait au moins 20 minutes avant pour ne pas avoir de régurgitation lors de la procédure.
- Deux personnes sont nécessaires. L'opérateur maintenant l'oiseau doit contrôler son état général, la présence d'hypothermie (tremblements), les régurgitations et vérifier que la tête de l'oiseau reste au-dessus de l'eau et qu'il n'aspire pas d'eau ou de régurgitation (Figure 29).
- L'oiseau est d'abord immergé dans l'eau avec le détergent. Les plumes sont nettoyées sur le corps des plus crânielles aux plus caudales, en commençant par le dos jusqu'aux rectrices, puis les ailes, et enfin la face ventrale de l'oiseau. Il faut permettre à l'eau savonneuse de pénétrer jusqu'à la peau en écartant les plumes à contre-sens mais sans les froter. Les rémiges et rectrices doivent être passées entre le pouce et l'index, de la base au bout de la plume pour faire pénétrer le détergent. Il est possible d'utiliser une brosse à dents souple imbibée de détergent plus ou moins dilué pour les zones du plumage très contaminées, en brossant délicatement dans le sens des barbes.
- Pour la tête, le bec est maintenu par l'opérateur nettoyant l'oiseau, les narines orientées vers le bas. Avec un récipient, l'eau avec le détergent est versée sur la tête et les plumes de contour soulevées et brosser avec une brosse à dents souple pour faire pénétrer le produit. L'eau versée et le brossage sont alternés jusqu'à ce que l'eau soit claire. Il est possible de tester la présence de résidus pétrolé par l'application d'un coton au niveau des narines ; s'il se colore les plumes ne sont pas entièrement propres. Le cou doit ensuite être nettoyé en immergeant au maximum l'oiseau dans le bain.
- Si le nettoyage doit s'arrêter, l'oiseau doit être séché et le lavage ne doit reprendre qu'une fois l'oiseau de nouveau stabilisé, en général le lendemain.

Plusieurs nettoyages peuvent être nécessaires afin de retirer toute trace de pétrole des plumes, en une session ou en plusieurs selon la réaction de stress de l'oiseau. Si l'eau s'écoule dans les plumes en agglutinant les barbes et barbules, celles-ci nécessitent encore d'être lavées, jusqu'à ce que l'eau s'écoule en perlant sur le plumage. Les lavages successifs se réalisent avec des concentrations décroissantes de détergent si l'état des plumes s'améliore. Avec du personnel et du matériel efficaces, le lavage d'un oiseau peut prendre environ 15 minutes, et le rinçage de 30 à 60 minutes.



Figure 29 : Nettoyage du plumage en bain d'eau savonnée (Dauteloup 2010), un opérateur maintient la tête hors de l'eau pendant qu'une seconde personne lave l'oiseau.

d) Rinçage

Une fois l'oiseau entièrement nettoyé, le rinçage doit être fait immédiatement. Toutes les surfaces et les mains des soigneurs doivent être rincées, et l'oiseau doit passer dans une nouvelle bassine propre. Puis le rinçage de l'oiseau se fait avec la même méthode et dans le même ordre que le lavage, en s'assurant qu'aucun dépôt de rinçage n'atteigne une surface de plumage déjà rincée. Pour le corps, le jet doit aussi être orienté dans le sens contraire des plumes pour atteindre le duvet, et pour les rémiges et rectrices dans le sens des plumes. Les gants doivent aussi être rincés entre chaque zone du plumage pour éviter toute recontamination. A la fin du rinçage, il faut vérifier la présence de zones ayant encore une apparence mouillée ou qui doivent être de nouveau rincées. Aucune trace de détergent ne doit rester. Avant de procéder au séchage, la tête et les endroits de maintien doivent être rincés une dernière fois.

e) Séchage

Après rinçage, il est possible de sécher une première fois les plumes avec du papier absorbant. L'oiseau est enroulé dans une serviette et gardé en intérieur pendant 12 heures pour sécher, avec une température ambiante de 30-35°C. Une surveillance est mise en place pour détecter des signes d'hyperthermie ou d'hypothermie et adapter la température. Il est possible d'installer des lampes chauffantes ou des souffleurs d'air chaud adaptés. La ventilation de la

pièce de séchage est très importante pour ne pas garder l'humidité et que la température soit stable.

f) Lavage à la machine

Quelques modèles de machine automatique de lavage pour oiseaux ont été proposés et mis en œuvre dans le cas de larges contaminations. Les oiseaux sont placés dans des cages ailes étendues, seule la tête est lavée à la main (Rajabi et al. 2014). Les avis sur l'efficacité de ces machines et le stress généré en comparaison d'un lavage à la main sont mitigés (Fitzgerald 2012).

g) Agents magnétiques

D'autres agents tels que la poudre de fer ont été testés et ont permis une réhabilitation de plumages contaminés. La poudre et le détergent sont retirés par attraction magnétique (Orbell et al. 2007; Dao et al. 2006).

h) Réhabilitation

Les oiseaux aquatiques doivent être logés dans une structure adéquate selon l'espèce, avec piscine pour évaluer l'étanchéité du plumage et la possibilité de se tenir hors de l'eau, sur un substrat adapté. L'eau doit être filtrée pour ne pas être contaminée par l'huile de poisson ou les déjections des oiseaux. Si les oiseaux montrent des signes comportementaux d'entretien du plumage anormaux, refusent d'aller dans l'eau ou ont un aspect mouillé, l'imperméabilité du plumage et la qualité de l'eau du bain doivent être réévalués.

Les individus ont besoin de plusieurs jours de lissage suite au retrait total du pétrole pour retrouver un plumage imperméable et isolant. Une étude a montré que sur des goélands à bec cerclé (*Larus delawarensis*) avec un plumage modérément contaminé, au bout de 3 semaines de lavage et réhabilitation, les plumes présentent une microstructure identique à celle des oiseaux contrôles (Horak et al. 2020). Les oiseaux sont gardés en moyenne en réhabilitation de trois à six semaines selon leur état général et les effets secondaires de la contamination. Pour toutes les espèces, des bains doivent être mis à disposition pour encourager l'oiseau à avoir des comportements d'entretien des plumes.

Avant le relâcher, le plumage doit être imperméable (formation de gouttelettes au contact de l'eau) et pour les oiseaux nageurs, il doit leur permettre de flotter haut sur l'eau. Une faible souillure du plumage pouvant entraîner des effets sub-léthaux, il est nécessaire de s'assurer précisément de l'état du plumage avant le relâcher. Pour évaluer si l'imperméabilité du

plumage est suffisante, il est possible de mettre l'individu dans l'eau sans possibilité d'en sortir pendant au moins une heure puis d'évaluer le duvet sous les plumes de contour : celui-ci doit être sec sur tout le corps (Callahan 2001). Une autre méthode consiste à peser la quantité d'eau restant dans le plumage après immersion ou bain (le choix pouvant se faire sur la profondeur d'immersion que doivent subir les différentes espèces) par la différence de poids de l'oiseau entre avant et après le contact avec l'eau. Chez le Pétrel de Barau (*Pterodroma barau*), une étude préliminaire a identifié une limite de mouillabilité du plumage permettant la survie de 4g d'eau retenus pour 20 secondes de bain (Weimerskirch et al. 2019).

1.4.3. Détergents et eaux usées

Les oiseaux notamment aquatiques sont fréquemment observés proches de déversements d'eaux usées ou dans des bassins de rétention urbains, zones propices à leur tranquillité. Mais dans ces endroits des souillures du plumage peuvent avoir lieu par différents agents chimiques, non ou mal traités, entraînant une perte de l'imperméabilité du plumage. Entre autre, les eaux contenant des détergents peuvent être détectées grâce à la production de mousses. Ces détergents enlèvent les substances sécrétées par la peau et la glande uropygienne. Ils détériorent aussi la propriété de tension de surface des plumes de contour, entraînant la perte de l'imperméabilité du plumage. Les oiseaux présentent alors des signes de souillure des plumes : apparence mouillée, comportement d'entretien des plumes augmenté, voire frénétique, les oiseaux normalement aquatiques sont hors de l'eau et réticents à y retourner ou y rester malgré une présence humaine (Nero 1968; Stephenson 1997).

Dans des cas conduisant à la capture de l'oiseau, un lavage et rinçage du plumage peuvent être réalisés si nécessaire, une fois l'oiseau stabilisé. En centre de soins, une contamination des plumes par des détergents peut aussi avoir lieu suite à un mauvais rinçage des plumes après un lavage, ou après un nettoyage chirurgical.

1.4.4. Substances collantes

L'origine des substances collantes pouvant contaminer les oiseaux est liée aux activités humaines : on peut les retrouver pris dans des pièges à glue et colle vendus comme moyen de lutte contre les ravageurs, dans des pièges de braconnage, mais aussi dans les rubans collants à mouches (Figure 30) et les barrières à insectes à base de glue ou de résine sur les arbres. Les espèces atteintes sont majoritairement les petits et moyens passereaux, mais de plus grandes espèces prédatrices ou opportunistes peuvent s'y retrouver par l'effet appât des victimes de ces pièges. La procédure pour retirer des oiseaux de pièges collants ne semble pas avoir été

standardisée, et l'efficacité des différentes méthodes et produits utilisés ainsi leurs effets secondaires ne semblent avoir été évalués. La méthode décrite ici repose sur des cas cliniques et méthodes empiriques utilisées en centre de soins.

A la découverte de l'oiseau, il faut si possible déconseiller aux découvreurs de tenter eux-mêmes de le libérer de la colle. Il est possible avant de l'amener avec le piège, de saupoudrer les surfaces collantes libres avec de la farine, du talc, tout autre produit à faible granulométrie, ou à défaut avec du papier ou du carton pour éviter que d'autres endroits ne se collent encore plus, ou que de nouvelles zones ne se prennent dans la colle. Attention à l'inhalation des poudres, qui peuvent entraîner des troubles respiratoires.

A l'admission, si l'oiseau est amené avec le piège, sauf si le besoin d'euthanasier est évident il est préférable de commencer par couvrir la tête de l'oiseau pour le calmer et d'appliquer de la poudre sur toute surface collante exposée. Dans leurs efforts pour se libérer les oiseaux peuvent se coller d'autant plus, s'arracher des plumes et se fracturer les membres. Une évaluation rapide du pronostic de survie doit être faite, les petits oiseaux supportant mal le stress qu'une telle procédure va nécessairement infliger.

Pour décoller l'oiseau du piège, commencer par appliquer de petites gouttes d'huile de canola chauffée aux points de contact entre les plumes et la colle à l'aide d'une seringue. D'autres huiles végétales pourraient être utilisées, l'huile de canola étant la plus décrite. Attention à ne pas saturer l'oiseau d'huile, à limiter au maximum la présence d'huile au niveau du corps qui peut engendrer des forts risques d'hypothermie. Après avoir laissé reposer pendant une à deux minutes, il devrait être possible de doucement commencer à décoller les plumes du piège avec les doigts gantés. Alternativement, l'huile peut être appliquée avec un coton imbibé, et les plumes décollées de la surface du piège à l'aide d'un coton-tige huilé, passé entre la plume et le piège. Au fur et à mesure que l'oiseau est libéré, saupoudrer la farine, talc ou autre sur la colle nouvellement exposée pour ne pas que les plumes se recollent. Une fois décollé, le surplus d'huile peut être épongé avec du papier absorbant, et les plumes saupoudrées au niveau des résidus avant de stabiliser l'oiseau et de le laisser se reposer en couveuse.

Une fois stable, le lavage de l'oiseau peut commencer. Si par exemple beaucoup de résidus sont présents il est possible de réaliser un pré-traitement adapté. Avec une seringue, il faut



Figure 30 : Hirondelle rustique collée à un piège à mouche (Bowers 2020).

alors appliquer de petites gouttes d'huile végétale chauffée aux endroits contaminés, puis laisser l'huile reposer deux minutes. Lorsque le résidu s'est assoupli, il faut rouler doucement les résidus de colle huilés vers l'extrémité des plumes dans le sens des barbes avec les doigts et ongles. Avant le lavage, il est préférable de laisser de nouveau l'oiseau se reposer au chaud. Le nettoyage/rinçage s'effectue de la même manière que pour les substances huileuses, au moins deux bains avec produit détergent (cf partie II-1.4.2.b)) sont nécessaires. Si seule une partie du plumage est contaminée, ne submerger que cette partie. Avant de commencer, il faut préparer le matériel, chauffer la pièce de nettoyage et préchauffer la couveuse de séchage, surtout pour les petits passereaux très sensibles à l'hypothermie. Pour la même raison, les nettoyage et rinçage ne doivent pas dépasser 10 min (Hernandez et al. 2020; Animal Help Now 2019; Bowers 2020).

Une alternative aux composés huileux (qui nécessitent forcément par la suite la mise en place d'un lavage des plumes) est d'utiliser de la poudre d'argile ou du sable de silice pour décoller du piège puis pour retirer les résidus de colle (GREFA 2019). Les grains adhèrent à la colle, et sont ensuite retirés du plumage à la main ou à l'aide d'une brosse à dent souple dans le sens des barbes, entraînant des particules de colle avec eux. Plusieurs sessions vont être nécessaires pour retirer les résidus de cette façon. L'avantage de ce procédé est le moindre risque d'hypothermie, en contrepartie les dégâts sur la microstructure des plumes pourraient être plus importants, surtout avec l'utilisation de sable. Ces pratiques sont utilisées régulièrement dans les centres de soins en France par tradition orale, sans documentation dans la littérature à notre connaissance.

A la suite du procédé de décontamination, la mise à disposition de bains d'argile en poudre peuvent aider et encourager l'oiseau à finir de nettoyer ses plumes par lui-même.

1.4.5. Cendre et suie

Une dernière forme de souillure des plumes régulièrement rencontrée est la présence de suie et de cendre par chute dans une cheminée. Les Strigiformes sont les plus concernés, et plus particulièrement la Chevêche d'Athéna (*Athena Noctua*). Les cas et leurs prises en charge sont malheureusement rarement documentés.

Les principaux risques lors d'une telle contamination sont la déshydratation, l'aspiration et l'ingestion de cendre ou de suie, cette dernière pouvant être corrosive. A l'admission, seul le nettoyage des narines, de l'intérieur du bec et des yeux est nécessaire avec les traitements de soutien. Une fois l'oiseau stabilisé, un lavage du plumage avec un détergent identique à celui utilisé pour les autres types de souillure peut être réalisé.

1.5. Défaut d'entretien du plumage

L'entretien du plumage par les oiseaux est une combinaison d'éléments physiques et chimiques réalisés sous plusieurs formes. Il permet à l'oiseau de maintenir l'intégrité des plumes individuellement et collectivement, de les nettoyer et de contrôler la population de parasites. Le temps passé à l'entretien des plumes dans la vie de l'oiseau est non négligeable et représente une forte dépense d'énergie, pouvant doubler le taux métabolique de l'oiseau (Clayton et al. 2010).

1.5.1. Entretien de la structure

Les espaces entre les microstructures des plumes permettent aux crochets de se rétablir et de recouvrir leur verrouillage. Les plumes sont capables de supporter plusieurs cycles de détachement-rattachement des barbules et de mécanismes de verrouillage sans dommage aux microstructures. Une séparation des barbes peut donc être réparée par l'oiseau, tant que les microstructures sont intègres. Secouer les ailes et lisser les plumes par l'exercice d'une tension avec le bec sur la plume ou par pincements le long de la plume induisent des déformations qui fournissent l'énergie aux microstructures pour se soigner, et donc permettent à l'oiseau de récupérer l'intégrité de ses vexilles (Zhao et al. 2020; Kovalev et al. 2014). Cela permet aussi de réarranger les plumes mal-alignées, de retirer les éléments contaminants du plumage, et de limiter les ectoparasites.

Pour les régions ne pouvant pas être entretenues par le bec, comme la tête, le grattage permet la réorganisation des plumes et la lutte contre les parasites. Les espèces possédant de longs becs utilisent plus le grattage pour compenser l'efficacité moindre du lissage avec le bec (Bush et al. 2018). Ces comportements sont normaux mais peuvent aussi être induits : une augmentation de l'infestation par des mouches et des bactéries dégradantes du plumage peuvent provoquer une augmentation du temps passé à l'entretien des plumes (Waite et al. 2012; Leclaire et al. 2015).

Les autres formes d'entretien du plumage sont les bains. Les bains d'eau, en plus du nettoyage, pourraient permettre aux plumes de vol de retrouver leur forme et solidité par l'hydratation et le séchage (Sullivan et al. 2018). Les bains de sable et de soleil auraient quant à eux des objectifs de contrôles des parasites (Bush et al. 2018).

Ainsi, le manque d'entretien des plumes peut avoir un effet délétère sur la condition générale du plumage, avec une perte de l'imperméabilité, de la portance et de l'isolation thermique. Les causes d'un manque d'entretien peuvent être :

- Un état général dégradé avec débilitation par pathologie sous-jacente.
- Une atteinte du bec : le bec chez de nombreuses espèces possède un surplomb à l'extrémité de la mandibule supérieure (Figure 31), une adaptation aidant au contrôle des ectoparasites (sauf chez les rapaces et psittacidés, chez qui ce sont des adaptations liées à l'alimentation). Une atteinte du bec ou de ce surplomb, même mineure, handicape l'entretien du plumage et a pour conséquence un manque de

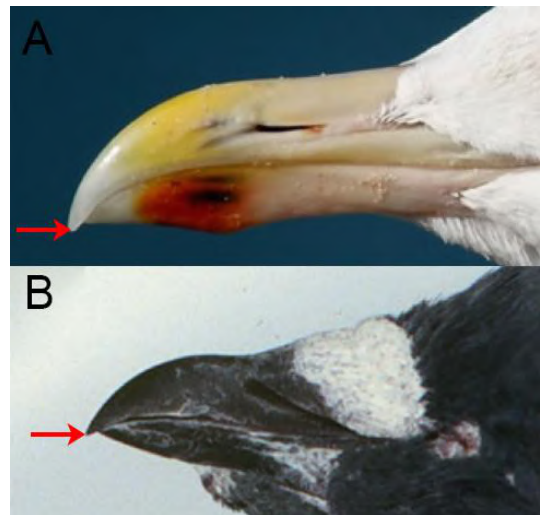


Figure 31 : Surplomb du bec chez A. un goéland argenté (*Larus argentatus*) et B. un pigeon biset (*Columba livia*) (Bush et al. 2018).

- contrôle des ectoparasites (Clayton et al. 2010). Le réarrangement des plumes, le nettoyage des contaminants et la restauration du verrouillage des microstructures ne peuvent plus non plus être possibles. Dans le cas d'une atteinte permanente du bec ou des mandibules permettant de se nourrir mais pas de maintenir le plumage, une captivité à vie ou une euthanasie sont les seules options, les prothèses ne pouvant être que temporaires. Notamment, les ansériformes ne produisant pas de kératine au niveau du bec en continu, la fonction du bec peut ne jamais être totalement recouverte chez ces espèces (Hernandez et al. 2020).
- Une atteinte d'une patte : les oiseaux avec une patte déformée ou manquante présentent plus d'ectoparasites et d'œufs au niveau de la tête et du cou, qui ne peuvent pas être atteints par grattage (Bush et al. 2018). De même, les autres atteintes des pattes (abcès, fractures) peuvent empêcher un entretien normal du plumage, par impossibilité mécanique et par débilitation. Des griffes trop longues en captivité peuvent aussi impacter l'entretien des plumes (Samour 2016).
- Toute atteinte contraignant les mouvements, de la tête, des ailes, de la colonne vertébrale, peut empêcher l'oiseau de maintenir son plumage en condition suffisante pour être relâché.
- Un stress ou un environnement inadapté peuvent entraîner une modification ou l'abandon de l'entretien du plumage de l'oiseau. Par exemple certaines espèces, notamment chez les passereaux, utilisent l'eau présente sur la végétation pour cet entretien. Fournir de l'eau et la possibilité de réaliser des bains sous la forme nécessaire pour l'espèce est essentiel pour que les individus puisse recouvrer/maintenir un plumage intègre et fonctionnel.

1.5.2. Glande uropygienne

La composante chimique de l'entretien vient de l'huile uropygienne. La glande uropygienne est une structure bilobée à la base dorsale de la queue. Les lobes sont composés d'alvéoles sécrétoires et les sécrétions huileuses passent dans des canaux jusqu'à des ouvertures au niveau d'une papille, à l'extrémité postérieure de la glande. Lors de sessions d'entretien des plumes, les oiseaux pincent la glande uropygienne et les petites plumes papillaires avec leur bec pour en récupérer l'huile et la répartir dans le plumage. La glande uropygienne est présente chez la grande majorité des espèces (absente chez certains Caprimulgiformes et Piciformes), elle est particulièrement développée chez la plupart des espèces aquatiques.

Son utilisation lors du lissage des plumes montre que l'huile uropygienne possède un rôle dans la maintenance du plumage, mais ces fonctions ne sont pas démontrées avec certitude. Malgré le développement de la glande chez les espèces aquatiques, l'huile ne semble pas renforcer l'imperméabilité du plumage par un effet direct de couche hydrophobe mais plutôt par le maintien de la structure et de la flexibilité et solidité des plumes, et grâce à l'amélioration du lissage. Les rôles de l'huile uropygienne contre les micro-organismes kératinophiles et les parasites arthropodes ne sont pas prouvés (Moyer et al. 2003). Elle pourrait inhiber la croissance de bactéries et champignons pathogènes, contenir des bactéries symbiotiques ou des toxines efficaces contre les arthropodes et les bactéries dégradantes du plumage, ou aider à privilégier les organismes du plumage compétiteurs des possibles agents pathogènes (Moreno-Rueda 2017; Clayton et al. 2010; Ruiz-Rodríguez et al. 2009).

Une atteinte de la glande uropygienne peut affecter l'entretien du plumage par l'oiseau et son état général. A l'examen clinique, elle est évaluée visuellement et par le passage d'un doigt à son extrémité. La glande uropygienne est normalement ferme au toucher et sa palpation ne doit pas provoquer de réaction de douleur. Elle fonctionne correctement si les petites plumes autour apparaissent légèrement huileuses, grasses, ou qu'une sécrétion huileuse en sort par pression légère.

Si ce n'est pas le cas, il est possible qu'il y ait une obstruction des canaux pouvant conduire à une impaction ou un abcès. Si elle est d'apparence anormale : asymétrique, engorgée, hyperémique, cela indique la présence d'un abcès ou d'une impaction, qui peuvent faire suite à un traumatisme ou une dermatite chronique. Si une pression de la glande ne permet pas de résoudre l'impaction, une chirurgie est nécessaire. La seconde condition pouvant affecter la glande uropygienne est la néoplasie, très rare chez les oiseaux sauvages (Samour 2016).

2. Anomalies de croissance des plumes

La structure et les caractéristiques des plumes dépendent du développement cellulaire de la plume au niveau du collier épidermique. Toutes les conditions qu'un oiseau peut rencontrer lors de sa vie sont susceptibles d'entraîner une altération des facteurs de croissance des plumes (Prum et al. 2001). Ainsi tout agent infectieux, affection systémique ou stress environnemental ayant un impact sur l'apport de nutriments, la vascularisation, ou endommageant les cellules du follicule plumeux, vont avoir comme conséquence une pousse de plume anormale. Lorsqu'on regarde les dystrophies de développement des plumes, l'investigation de l'état du plumage revient à examiner des lésions venant d'une situation ayant eu lieu les semaines ou les mois précédents.

2.1. Malnutrition

2.1.1. Carences

Le plumage étant une priorité dans le développement des oiseaux y compris lors de la croissance des jeunes, et ce bien qu'il y ait d'autres fortes demandes énergétiques nutritionnelles, les plumes continuent de pousser même lors des périodes de jeûne ou de malnutrition (Boag 1987). Une malnutrition légère peut ne pas impacter le plumage, ou assez peu, par les ressources allouées à la croissance des plumes au détriment d'autres tissus. Une malnutrition sévère et longue aura de plus fortes chances de provoquer des malformations de structure à toutes les échelles. Il semble que l'ordre des compromis entre le développement des plumes et les contraintes alimentaires est d'abord de ralentir la croissance pour maintenir la qualité, puis on observe une perte de masse et de longueur de plume ainsi qu'une fragilité, et enfin des malformations suite à de longues ou fortes périodes de malnutrition par restriction alimentaire ou mauvaise alimentation.

La façon dont les carences affectent la croissance des plumes et entraînent des dystrophies n'est pas déterminée. Des études se sont penchées sur les causes des déformations des plumes, surtout chez les volailles, et certaines dystrophies ont été reliées à certaines carences. Cependant de fortes différences physiologiques et de plumes existent entre les espèces, ces résultats sont donc à considérer comme des hypothèses.

- Pertes de longueur, de densité et de masse des rémiges : elles peuvent s'observer avec une restriction alimentaire (Strochlic et al. 2008; Negro et al. 1994), suite à un défaut d'apports protéiques et à une réduction de l'apport en acides aminés soufrés (Pap et al.

2008; Murphy et al. 1991). La perte de densité par restriction alimentaire vient de l'augmentation des distances inter-barbes (DesRochers et al. 2009). Le milieu urbain semble être à l'origine de déficits nutritionnels ayant conduit à une perte de densité du plumage chez des poussins soumis à d'autres forts besoins pour leur croissance (Meillère et al. 2017).

- Perte de pigmentation :

- o La perte de pigmentation mélanique avec des plumes ou zones sur les plumes grisâtres à blanches est souvent observée chez les corvidés, surtout chez les juvéniles mais des adultes non-affectés précédemment peuvent la présenter aussi lors de mues suivantes. Ce sont principalement les rémiges qui présentent ces zones blanches, formant chez les jeunes oiseaux une ou plusieurs barres transversales blanches dans l'aile (Figure 32). Dans des cas plus sévères, les vexilles des rémiges peuvent être presque entièrement blancs, et les rectrices et les couvertures sont aussi touchées. Les plumes sont aussi plus fragiles, se cassent facilement et empêchent le vol. Cette perte de pigmentation est à différencier du leucisme et du grisonnement progressif, qui concernent des plumes entières au lieu de zones de plumes (partie II-2.2.1). L'hypothèse principale de cette affection est une déficience ou un déséquilibre nutritionnel, plus particulièrement en tyrosine et lysine utilisés dans la synthèse de mélanine.

Figure 32 : Rémiges juvéniles d'une Corneille noire ayant subi un déséquilibre alimentaire lors de leur croissance (van Grouw 2018). Toutes les plumes se formant simultanément, la perte de pigmentation se retrouve sur la même partie de chaque plume, formant une barre.



On l'observe particulièrement chez les jeunes individus captifs ; au sein des corvidés certaines espèces semblent plus touchées comme la Corneille noire (*Corvus corone*) possiblement par une sensibilité plus forte à un déséquilibre du régime alimentaire. Les individus très touchés survivent rarement au-delà de leur première année à cause d'une mauvaise condition physique générale (retard de croissance, thyroïde sous-développée) et un vol compromis par la

qualité des plumes. Les survivants développent en général des plumes normales lors de leur mue suivante (van Grouw 2018).

D'autres espèces dont les individus se tournent vers un régime plus omnivore peuvent présenter les mêmes signes. Notamment, chez le Merle noir (*Turdus merula*) en milieu urbain un régime déficient en protéines et particulièrement en lysine est associé à la présence de plumage anormalement blanc (Guay et al. 2012).

- Les pigments caroténoïdes déposés dans les plumes lors de leur synthèse sont issus de l'alimentation. Une alimentation inadaptée ou une sous nutrition peuvent entraîner une perte de cette pigmentation. La présence d'endoparasites a aussi été mise en cause dans le manque de pigmentation caroténoïde, sans que les mécanismes n'aient été déterminés (Guay et al. 2012).
- Des pâleurs et pigmentations anormales ont aussi été observées lors de carences en vitamine B6 et B12, en fer et en cuivre (Pass 1989).

- Anomalies des vexilles

- Une carence en acides aminés sulfurés cause d'importants défauts sur les vexilles : toutes les microstructures sont présentes mais les barbules et barbicelles sont trop courts ou trop fragiles pour permettre le verrouillage, et la jonction du rachis avec les barbes est anormale, les angles étant réduits. Les vexilles sont donc amincis et échevelés, sans cohésion. Ces anomalies sont aussi observées en cas de restriction alimentaire non ciblée (Murphy et al. 1989).
- Des défauts de cohésion et des fragilités des barbes ont aussi été associés à des déficiences en arginine, en vitamines B (B3, B5, B6, B7, B9, B10) et en zinc (Pass 1989; Murphy 1996).

- Rachis :

- Une perte d'épaisseur du rachis peut être observée lors d'un régime de mauvaise qualité (Pap et al. 2008), et a été associée à une déficience en arginine chez les espèces domestiques (Pass 1989).
- Des déformations du rachis peuvent apparaître suite à des carences en acides aminés sulfurés et en acides aminés essentiels (Murphy 1996; Pass 1989).
- L'atrophie du calamus de rémiges, rectrices et plumes de contour ainsi qu'une décoloration du calamus et des hémorragies de pulpe ont été décrit suite à une carence en sélénium et vitamine E chez des dindes (Pass 1989).

- Fourreaux : une hyperkératose et des morceaux de fourreau qui restent attachés sur la plume pouvant nécessiter un retrait manuel ont été associés à des carences en acides aminés sulfurés (Murphy et al. 1989) et à une déficience en arginine (Pass 1989).
- Barres de stress : l'origine nutritionnelle des barres de stress est largement présente dans les esprits. Cependant, les défauts de microstructure au niveau des barres de stress (manque de barbules) ne ressemblent pas aux autres dystrophies associées à des carences (malformations des barbules). De plus, des expériences de restriction alimentaire n'ont pas montré de corrélation entre l'apparition des barres de stress et les périodes de manque de nourriture (Murphy et al. 1989; Searcy et al. 2004). Il ne semble pas non plus que la corticostérone endogène dont la concentration est augmentée lors d'un stress physique par restriction alimentaire provoque de barres de stress (DesRochers et al. 2009). L'origine des barres de stress est revue plus en détails dans la partie II-2.3.

Toutes les déformations et manques de cohésion des plumes vont avoir un impact sur le vol, l'isolation thermique du plumage, et l'imperméabilité. Si un oiseau présente des plumes avec des déformations trop importantes pour assurer la survie en milieu sauvage, il faut alors lui permettre de réaliser une nouvelle mue, naturelle ou induite. Si cette nouvelle mue est anormale malgré une nutrition adaptée et un logement adéquat, les chances de relâcher sont très faibles et l'euthanasie est à envisager. Pour limiter les risques des effets de restriction de nourriture et de stress physique associés à l'indisponibilité d'une source alimentaire, de la nourriture adaptée et variée doit toujours être à disposition.

2.1.2. « Angel wing »

Le valgus distal des ailes ou « angel wing » est une orientation anormale des rémiges primaires lors de la première pousse des rémiges. Cette affection est principalement rencontrée chez les ansériformes, mais il y aurait aussi une prédisposition génétique chez certaines espèces, plus touchées, comme les cygnes et les cormorans.

Lorsque ces oiseaux subissent une croissance rapide lors du développement précoce, le poids des rémiges en développement et la gravité poussent l'articulation carpale vers le bas et vers l'extérieur jusqu'à ce que l'aile subisse une rotation anormale de l'articulation du carpe par une faiblesse musculaire de celui-ci. Ainsi, initialement les juvéniles présentent une aile pendante avec les rémiges anormalement repliées au repos. Puis le carpe dévie, et ils présentent une pousse des rémiges primaires inversées, qui montent en direction dorsale

externe avec déformation du carpo-métacarpe (Figure 33). Cette atteinte peut être uni- ou bilatérale. Une hyperlaxité des articulations peut aussi être observée. La déformation de l'articulation est visible par radiographie (Arican et al. 2019).



Figure 33 : Valgus distal des ailes chez un jeune Cygne tuberculé (*Cygnus olor*) (Meredith 2011).

Il semblerait que plusieurs facteurs nutritionnels contribuent à cette difformité. Elle serait due à un excès de nourrissage chez les jeunes en croissance, surtout un excès d'apports protéiques et en acides aminés sulfurés, ainsi qu'à des carences en manganèse, vitamine D et vitamine E, et un

déséquilibre calcium/phosphore. Un régime élevé en carbohydrates et sucres, à base de pain par exemple, contribue aussi à ce développement. La croissance de l'oiseau et des plumes est plus rapide que l'ossification, et le poids des plumes n'est pas supporté par les muscles, ligaments et métacarpes. Un défaut d'exercice en captivité peut aussi être un facteur favorisant, ainsi qu'un climat chaud, qui permet à l'oiseau d'allouer plus d'énergie à sa croissance.

Pendant les stades précoces de cette anomalie, il est possible de fixer l'aile en position physiologique repliée pendant trois à cinq jours pour tenter de corriger l'anomalie, tout en apportant un régime correctement équilibré pour l'espèce. Une attelle peut être posée avec un matériau léger et flexible (attelle en aluminium rembourrée, mousse) de sorte à maintenir l'aile fermée tout en épousant sa forme (Hernandez et al. 2020; Arican et al. 2019). L'attelle est attachée par un bandage en huit réalisé avec une bande non adhésive. Dans le cas d'oiseaux ayant besoin d'un accès à l'eau, il est conseillé de surveiller l'état du bandage deux fois par jour, et si besoin pour les espèces les plus stressées, leur retirer l'eau pour quatre-cinq jours. Il faut laisser l'attelle cinq jours puis l'enlever deux jours pendant lesquels il faut faire de la physiothérapie et observer l'évolution. Il est possible de remettre l'attelle pour une seconde période de cinq jours, mais si aucune amélioration n'est constatée après la seconde période la déformation est probablement permanente.

Durant les stades très précoces, lorsque l'oiseau a seulement l'aile pendante au repos, un simple bandage en huit avec la même temporalité que précédemment et un changement alimentaire peuvent être suffisants pour rétablir l'orientation (Smith 1997; Arican et al. 2019). Il n'y a pas de traitements réalisables sur ces oiseaux une fois la croissance avancée, car la déformation devient osseuse et ligamentaire. L'euthanasie peut alors être nécessaire (pour les oiseaux sauvages). Cependant, des oiseaux sédentaires atteints de cette difformité ont été observés dans la nature dans des conditions d'environnement adéquat.

Des cas ont été rapportés chez d'autres familles et espèces, notamment chez les grues et les oiseaux de rivages (Duerr et al. 2020). Cette affection a aussi été observée chez des grands rapaces : Harfang des neiges (*Bubo scandiacus*), un hybride de Faucon gerfaut (*Falco rusticolus*) et Faucon pèlerin (*Falco peregrinus*). Tous les oiseaux atteints avaient été élevés en captivité. Un cas de valgus bilatéral a été décrit chez jeune un Autour des palombes (*Accipiter gentilis*) captif nourri avec des poussins de un jour. Les principales hypothèses étiologiques dans ce dernier cas sont comme chez les ansériformes, un excès de protéines et des carences en calcium, phosphore, et une hypovitaminose D3. Une complémentation en calcium et vitamine D3, un bandage en 8 changé tous les deux-trois jours, une physiothérapie passive puis active ont permis le rétablissement des carpes (Zsivanovits et al. 2006).

La prévention se fait principalement via l'alimentation. Pour chaque espèce le régime alimentaire doit être adapté au mieux. Chez les ansériformes sauvages, les besoins nutritionnels sont différents de ceux des espèces domestiques et il est généralement conseillé de ne pas dépasser un apport protéique de 22% la première semaine, cet apport devant diminuer avec l'âge. Cela rend les aliments commerciaux disponibles peu équilibrés voire inappropriés pour les espèces sauvages. Des végétaux frais adaptés (lentilles d'eau, salades...) doivent être proposés, et il est possible d'ajouter des invertébrés au régime pour diversifier. Dans un second temps, l'exercice proposé aux poussins doit être adéquat : proposition de nage à partir de deux jours d'âge dans des piscines et ce plusieurs fois par jours et de plus en plus souvent si l'imperméabilité des plumes le permet, en augmentation la taille et la profondeur des bassins. Chez les rapaces, une diversification de la nourriture est recommandée pour limiter le déséquilibre Ca/P et les carences, et prévenir cette affection. La vésicule vitelline des poussins doit bien être donnée à manger aux juvéniles pour maintenir l'équilibre des apports.

2.2. Anomalies d'origine génétique

2.2.1. Aberrations de couleur

Les anomalies de couleurs ne sont pas à confondre avec les variations de coloration normales de plumage qu'on peut rencontrer surtout chez certaines espèces comme la Buse variable (*Buteo buteo*) ou la Chouette hulotte (*Strix aluco*). De nombreuses aberrations de coloration du plumage d'origine génétique existent, mais restent cependant très rares. Des causes environnementales entraînant un déséquilibre alimentaire, des maladies ou des traumatismes avec atteinte des mélanocytes peuvent aussi causer des aberrations de couleur des plumes. Nous allons voir ici les mutations observées chez les individus sauvages avec la nomenclature proposée par Hein van Grouw.

a) Albinisme

L'albinisme est causé par une mutation génétique empêchant la production des deux formes de mélanine par absence de l'enzyme tyrosinase dans les mélanocytes. Les individus ont donc une perte totale des pigments mélanique et présentent un plumage entièrement blanc, des yeux rouges ou roses, une décoloration de la peau, des pattes et du bec. Ils peuvent avoir une pigmentation caroténoïde plus ou moins prononcée dans les plumes ou le bec.

Les oiseaux atteints d'albinisme sont rares dans le milieu naturel. La majorité des observations d'albinisme viennent d'espèces de turdidés, corvidés, hirundinés, passeridés, sturnidés et fringillidés (Poullis 2011), mais cela peut s'observer chez toutes les espèces.

Le manque de mélanine chez les oiseaux atteints d'albinisme rend les plumes plus fragiles, s'usant donc plus vite face à l'environnement et au soleil, et pouvant nécessiter plus de dépense énergétique pour voler ou se protéger des intempéries. De plus, ces individus ont une mauvaise vision et doivent faire face à un risque accru de prédation. Ces éléments expliquent qu'ils atteignent rarement l'âge adulte en milieu sauvage. Les individus adultes identifiés comme albinos sont en réalité probablement des mutations ino (partie II-2.2.1.e), dont la vision est meilleure.

Pour les albinos survivants, les chances de se reproduire sont minces. Si un individu sauvage atteint d'albinisme est présenté, au vu des chances de survie, l'éthique encouragerait à envisager l'euthanasie.

b) Leucisme

Le leucisme est une condition provoquant une perte partielle voire totale des deux types de mélanine dans le plumage. Comme pour l'albinisme, le leucisme peut se rencontrer chez toutes les espèces d'oiseau mais la majorité des observations viennent des passereaux.

Cette altération est congénitale et héréditaire, elle impacte la migration des mélanoblastes dans la peau au stade embryonnaire, résultant en une absence de cellules pigmentaires dans des zones de façon bilatéralement symétrique, ou dans toute la peau. Les follicules plumeux présents dans ces zones ne possèdent pas de mélanocytes et produisent des plumes sans pigmentation mélanique suivant un motif symétrique sur l'oiseau (Figure 34).

Les individus leuciques ont des yeux normaux car l'origine embryonnaire des pigments des yeux est différente du reste du corps. La pigmentation du bec et les pattes peut être normale ou non. Le leucisme affecte communément les régions éloignées de la crête neurale : tête, extrémité des ailes, pattes, abdomen (van Grouw 2021).

La pigmentation caroténoïde peut être présente normalement ou diluée dans les plumes. Les oiseaux présentent leur pattern de plumes blanches dès le stade juvénile. Les individus leuciques peuvent survivre et se reproduire à l'état sauvage (Seneca 1985; Homann 2003), quelles que soient les plumes atteintes. Cependant, un défaut de mélanine diminue la résistance de ces dernières à l'abrasion (Bonser 1995) et rend plus sensible à la prédation, ce qui peut avoir un impact sur la survie. Chez un Puffin majeur (*Puffinus gravis*) présentant une forme leucique prononcée, une abrasion anormale des plumes a été observée, associée à un vol et un comportement de chasse différent de ses congénères (Lee et al. 1986).

c) Grisonnement progressif

Une cause plus commune de la présence de plumes blanche est le grisonnement progressif, qui est la perte des pigments mélaniques au fur et à mesure des mues successives, par la réduction d'activité de tyrosinase ou par la perte des mélanocytes avec l'âge. Les oiseaux atteints sont généralement qualifiés de leuciques par les observateurs. Le phénomène est évolutif : dans les premiers stades, les plumes affectées sont dispersées au hasard sur le plumage (sans symétrie) mais au fur et à mesure des mues toutes les plumes peuvent devenir



Figure 34 : Corbeau freux (*Corvus frugilegus*) avec leucisme (van Grouw 2013, photographie par Igor Fadeev), les zones blanches sont symétriques.

blanches (Figure 35). Une apparition de plumes blanches peut avoir lieu après n'importe quelle mue dans la vie d'un oiseau (sans lien avec l'âge), de façon non réversible.

Plusieurs formes de ce phénomène ont lieu, les cas possédant un facteur génétique héréditaire par une déficience d'un mécanisme de protection contre le stress oxydatif ou par un désordre ayant pour conséquence une mort prématurée des mélanocytes semblent rares. Il semble aussi que cette condition puisse être liée à des facteurs environnementaux, nutritionnels, à l'âge, ou pourrait être un équivalent du vitiligo rencontré chez les mammifères (van Grouw 2013). La plus forte prévalence de cette condition observée dans les milieux urbains pourrait venir de la présence plus importante de mutagènes, d'une espérance de vie plus longue des oiseaux et d'une plus faible sélection naturelle par rapport aux environnements ruraux, dans lesquels le camouflage est primordial (Izquierdo et al. 2018).



Figure 35 : Merle noir (*Turdus merula*) mâle avec grisonnement progressif photographié en septembre 2012 puis 2013 (van Grouw 2018, photographie par Bill Barnett).

d) Dilution

La dilution est la réduction quantitative de mélanine par la baisse du nombre de granules de pigments produits formant une couleur moins intense. De nombreuses mutations génétiques résultent en une dilution avec des sévérités différentes, et sont observées dans les populations sauvages bien que rares. La forme pastel, la plus commune, est une réduction d'eumélanine et de phaeomélanine ; les oiseaux atteints semblent être des versions pâles de leurs congénères (Figure 36). La forme isabelle affecte uniquement l'eumélanine ; les plumes normalement



noires sont grisâtres à blanches, les autres sont brun clair à fauve selon les pigments caroténoïdes présents. La dernière forme impactant la phaeomélanine est très rare et résulte en un plumage avec des nuances grisâtres (van Grouw 2021).

Figure 36 : Choucas des tours (*Corvus monedula*) présentant une dilution du plumage (van Grouw 2021) ; les corvidés ne possédant que de l'eumélanine, il n'est pas possible de déterminer la forme de dilution.

e) Réduction qualitative de pigment mélanique

Deux mutations viennent d'un défaut dans la synthèse de mélanine par une oxydation des pigments incomplète malgré la présence de granules de pigments (van Grouw 2018).

- Mutation brune : cette mutation commune vient d'une réduction d'activité de la tyrosinase. Le pigment normalement noir reste donc brun foncé, et la pigmentation normalement brune devient brun clair. De plus, les plumes sont plus sensibles au soleil et vont s'éclaircir avec le temps. Cette mutation peut se retrouver chez toutes les espèces et certains individus atteints ont été observés réalisant une reproduction réussie en milieu sauvage (Figure 37).
- Mutation ino : les deux types de mélanine sont touchés par des variations d'un gène régulateur de synthèse mélanique. Différentes sévérités existent, les formes les plus sombres se confondent avec la mutation brune, alors que les formes les plus claires ressemblent à de l'albinisme (ces oiseaux peuvent présenter des yeux rougeâtres un bec et des pattes roses). Cependant, leur vision reste meilleure que celle des albinos. Par conséquent un individu adulte présentant ces caractéristiques est donc probablement ino plutôt qu'albino.

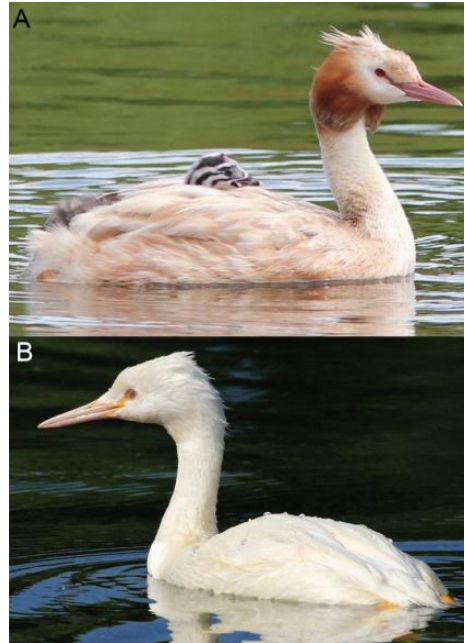


Figure 37 : Grèbes huppés (*Podiceps cristatus*) avec A-une mutation brune (la phaeomélanine est présente) et B-une mutation ino claire (atteinte des deux mélanines) (van Grouw 2021).

f) Mélanisme

Le mélanisme est rare, sauf chez quelques espèces qui sont enclines à présenter des variants mélaniques comme la Buse variable (*Buteo buteo*) ou le Canard colvert (*Anas platyrhynchos*). Cette condition est d'origine génétique. Les individus possèdent une quantité anormalement importante d'une ou des deux mélanines, ou une modification de leur distribution. Les mutations sont héréditaires et dominantes, elles peuvent donc augmenter en prévalence dans certaines populations chez lesquelles elles peuvent être bénéfiques, ce qui a été observé dans des populations de moineaux domestiques dans des zones industrielles à forte pollution (Sage 1962; van Grouw 2017).

Différentes présentations de mélanisme existent. Les individus présentent généralement une version plus sombre (ou plus brun-roux si seule la phaeomélanine est affectée) de leur

plumage normal, mais la coloration peut prendre le dessus sur tous les autres pigments et atteindre le bec, les pattes et la peau. Les plumes de ces oiseaux sont robustes et ne présentent pas de handicap pour l'individu hormis la potentielle difficulté à trouver un partenaire.

g) Caroténoïsme

Le caroténoïsme est une anomalie de quantité, distribution ou composition des pigments caroténoïdes déposés dans les plumes, ou une substitution de la mélanine par des pigments caroténoïdes (il y a souvent une altération de mélanine associée). Certaines de ces altérations sont causées par des mutations génétiques, d'autres par l'apport alimentaire de pigments. Seuls quelques cas sont documentés chez des individus captifs d'espèces rencontrées à l'état sauvage, dont un cas chez le Chardonneret élégant (*Carduelis carduelis*) (van Grouw 2021).

2.2.2. Syndrome des plumes pincées

Le syndrome des plumes pincées est une dysplasie généralisée du plumage lors de la mue juvénile. Les plumes de vol sont les plus touchées, mais les anomalies peuvent aussi se trouver dans les plumes de contour à des degrés variables.

La croissance s'arrête alors que la plume est plus ou moins développée et encore en fourreau, et une constriction se forme à la base de la plume donnant l'apparence pincée, suivi ou non par la perte de la plume. L'attachement des plumes aux follicules et à la papille est faible et



Figure 38 : Réimigues secondaires pincées, tordues et courtes d'un Pygargue à queue blanche (Müller et al. 2007), la flèche indique une hyperkératinisation.

les jeunes plumes tombent prématurément. A l'examen on trouve une constriction marquée à la base de la plume. Les plumes peuvent présenter de nombreuses malformations : non adhérence des barbes avec développement incomplet des barbules rendant les vexilles non cohésifs et incurvés ventralement, rachis ouvert sur la face ventrale et/ou tordu, excès de kératine déposée sur le rachis et le calamus avec débris, calamus raccourci, rétention du fourreau (Müller, Altenkamp, et al. 2007; Figure 38).

L'extension du syndrome rend les oiseaux incapables de voler. Dans les cas observés en captivité, la génération de plumes suivantes est aussi malformée, et les plumes se raccourcissent à chaque nouvelle génération rendant l'oiseau incapable de survivre par lui-même.

Les plumes pincées peuvent avoir une origine infectieuse et particulièrement virologique comme chez les psittacidés, mais dans certains cas l'étiologie de ce syndrome étendu est inconnue. Il a été décrit ainsi principalement chez le Pygargue à queue blanche (*Haliaeetus albicilla*), mais aussi chez l'Autour des palombes (*Accipiter gentilis*), la Buse variable (*Buteo buteo*), le Faucon crécerelle (*Falco tinninulus*), et la Bondrée apivore (*Pernis apivorus*) (Müller, Altenkamp, et al. 2007; Samour 2016).

Dans les cas décrits chez le Pygargue à queue blanche, une augmentation de formation de kératine à la base des plumes en croissance semble interrompre leur développement normal. Les causes infectieuses (bactériennes, fongiques, virales), hormonales, traumatiques ou toxiques ne semblent pas en cause, ce qui étaye une origine génétique suite à une forte réduction de la population (Müller, Schettler, et al. 2007).

Il n'existe pas de traitement pour ce syndrome autre que d'attendre la génération de plumes suivante et d'évaluer sa qualité.

2.2.3. Autres conditions

Les autres conditions d'origine probablement génétique sont très rarement rencontrées en milieu naturel mais observées chez des espèces sauvages en captivité. Par exemple, chez les canaris, la présence de kystes plumeux est probablement d'origine génétique. Cette affection a pu être retrouvée chez d'autres espèces du genre *Serinus*, sans qu'on ait pu en déterminer le facteur génétique. Il a été observé que les Strigiformes sont aussi susceptibles de développer des kystes plumeux non traumatiques d'origine inconnue, potentiellement génétique (Cooper 2002).

Des conditions génétiques peuvent aussi provoquer une absence de plumes plus ou moins étendue. Le syndrome de la perruche dit plumeau a été observé chez un faucon en captivité, avec notamment des plumes d'apparence bouclées (Samour 2016). Des cas très rares de rémiges primaires et de rectrices surnuméraires ont été rapportés chez des rapaces d'origine sauvage, pouvant constituer un handicap (Cooper 2002).

Ces conditions et d'autres morphologies anormales des plumes peuvent avoir des origines génétiques, mais ne sont pas observables en général chez les oiseaux sauvages car les individus ne survivent probablement pas.

2.3. Barres de stress

Les barres de stress apparaissent macroscopiquement comme des lignes translucides de dépigmentation dans les vexilles ou plus rarement sous forme de tâches, allant jusqu'à un manque de substance. Elles traversent la plume horizontalement sur toute sa largeur ou non, et leur taille varie mais n'excède généralement pas 1 mm de largeur (Figure 39). Ce sont des malformations générées lors du développement de la plume : elles sont très légèrement inclinées vers la base de la plume, ce qui correspond au développement hélicoïdal des plumes, et donc à un défaut sur un temps donné de la synthèse du matériel plumeux (Prum et al. 2001). Il ne faut pas les confondre avec les barres de croissance, qui représentent la synthèse des plumes sur 24h et ne sont visibles que sous certains angles, bien que chez certaines espèces elles soient particulièrement visibles.



Figure 39 : Deux générations de barres de stress sur les rémiges secondaires et grandes couvertures d'une Buse de Harris (*Parabuteo unicinctus*) juvénile, entraînant sur certaines une perte de la pointe (source personnelle).

a) Gradation et distribution

Elles peuvent être classées selon la sévérité du manque de kératine, de barbules et barbicelles, d'anomalie de barbes et par la faiblesse induite sur les vexilles et rachis (Jovani et al. 2017) :

- Les barres de stress légères sont de fines lignes dans le vexille, qui créent une légère indentation sur la surface de la plume mais le vexille reste intègre et cohésif. Une petite anomalie à la surface du rachis peut aussi être observée ou sentie au toucher dans la continuité de la barre de stress.
- Les barres de stress d'importance modérée ont un manque important de kératine dans les barbes et barbules rendant la zone translucide avec des barbes qui se déforment

facilement et des vexilles manquant de cohésion. Le rachis présente aussi souvent une malformation facilement visible.

- Les barres de stress sévères peuvent faire jusqu'à plusieurs millimètres de largeur et présentent un manque total de barbules. Les barbes se cassent facilement causant des pertes de vexille. Le rachis est lui aussi fragile et a plus de risque de se briser au niveau des anomalies distales.

Les barres de stress peuvent se retrouver sur toutes les plumes de contour. Cependant, elles sont significativement plus communes sur les plumes de vol et plus précisément au niveau des rectrices et rémiges proximales (Pap et al. 2007; Jovani et al. 2004). Lors de la mue symétrique, les barres de stress sont distribuées de façon symétrique sur les plumes. Lors de la mue juvénile, toutes les plumes de vol et surtout les rectrices poussent simultanément, ce qui permet d'observer que certains follicules, sous des conditions identiques, ont tendance à générer plus de barres de stress que d'autres. Cette distribution privilégiant la qualité des rémiges primaires en premier lieu, aérodynamiquement plus importantes, indique l'existence d'un mécanisme de sélection sur ces malformations.

Beaucoup d'oiseaux ont des barres de stress, c'est la malformation la plus commune. Cette fréquence varie non seulement selon les espèces, mais aussi au sein des espèces et même chez un même individu : dans une étude sur des crécerelles d'Amérique, 91,5% des individus avaient au moins une barre de stress, et le nombre de barres de stress présentes dans les plumes changeait au cours de plusieurs années (Bortolotti et al. 2002). Les oiseaux sous une forte pression de prédation ou qui effectuent de longues migrations ont une plus faible prévalence de barres de stress (Møller et al. 2009).

b) Impact des barres de stress

Les barres de stress ont probablement un impact sur la survie. Chez des hirondelles, des barres de stress nombreuses dans les plumes de vol mais de faible sévérité peuvent être compensées par les barbules proximales et distales normales, permettant le maintien de la cohésion du vexille (Al Rubaiee et al. 2017). Mais les plumes ont plus de risque de se briser au niveau des barres de stress, et elles ne sont généralement pas remplacées avant la mue suivante, ce qui chez les grandes espèces peut mettre plusieurs années. Notamment, lorsque les barres de stress sont présentes dans les rémiges primaires, ces dernières ont plus de chances de se casser que lorsque les barres sont dans les rémiges secondaires ou rectrices (Møller et al. 2009; Sarasola et al. 2006). La réduction d'aire alaire impacte les performances de vol et augmente donc les coûts énergétiques et la forme physique des oiseaux.

Plusieurs études indiquent un lien entre la fréquence et le nombre des barres de stress et la survie : les individus possédant plus de barres de stress ont montré un taux de mortalité plus élevé, les plumes des oiseaux prédatés contiennent plus de barres de stress que des individus de la même espèce capturés au filet (Møller et al. 2009). De plus les juvéniles avec plus de barres de stress ont moins de chance d'être recapturés, ce qui pourrait aussi indiquer une disparition de ces individus (Pap et al. 2007). Il n'est cependant pas déterminé si cette augmentation de la mortalité est une conséquence de la présence de barres de stress, ou si ces dernières sont des indicateurs de la mauvaise condition d'un oiseau et de la qualité altérée de ses plumes, et donc de ses chances de survie (Bortolotti et al. 2002).

Les barres de stress pourraient être à l'origine des trous observés dans les plumes, historiquement considérés comme résultant de l'action des poux. En effet, ils ont souvent un angle d'élongation similaire aux barres de stress, sont souvent alignés avec elles et leur ressemblent au niveau de la microstructure. Les trous pourraient donc avoir la même origine que les barres de stress ou en être une conséquence : ils pourraient résulter de la structure déjà fragile au niveau de barres de stress, et apparaître alors par exemple par du grattage (Vágási et al. 2011; Vágási 2014).

c) Formation des barres de stress

L'origine et les mécanismes provoquant les barres de stress ne sont pas encore certains et différentes hypothèses existent. Les résultats contradictoires des différentes études menées peuvent s'expliquer par des sensibilités différentes des espèces aux facteurs possibles. Les premières conclusions étaient qu'elles seraient des barres de croissances exagérées par des facteurs de stress nutritionnel. Cependant, le manque de barbules observé dans les barres de stress ne correspond pas aux défauts liés à une malnutrition, et des études chez différentes espèces ont montré qu'il n'y avait pas de corrélation entre l'occurrence et la quantité des barres de stress et une privation de nourriture durant la croissance de la plume lors de la mue postnuptiale ou juvénile, alors que d'autres malformations des plumes étaient provoquées (Murphy et al. 1989; Searcy et al. 2004; Negro et al. 1994).

Le sexe des individus ne semble pas avoir d'impact majeur sur la fréquence d'apparition des barres de stress, contrairement à l'âge. Les juvéniles de nombreuses espèces ont plus de barres de stress que les adultes, possiblement car subissant une forte croissance ils présentent une plus forte sensibilité au stress, ou ces individus survivent peut-être moins jusqu'à l'âge adulte. La mue post-juvénile partielle pourrait être un moyen évolutif d'améliorer la qualité des plumes en réduisant la présence des barres de stress dans les rectrices et rémiges, permettant d'obtenir un vol plus efficace à moindre coût énergétique. A partir de la mue postnuptiale,

l'âge ne semble plus être un facteur d'occurrence des barres de stress (Pap et al. 2007; Jovani et al. 2004; 2017).

Plusieurs études ont trouvé une corrélation entre la quantité de barres de stress et les infestations parasitaires et infections bactériennes ou stimulations immunitaires lors de la croissance des plumes. Il y a donc probablement un lien entre ces occurrences, soit causal direct par un effet de stress physiologique et réallocation des ressources, soit parce que les individus en moins bonne condition sont plus sensibles à ces affections et ont plus tendance à développer des plumes de moins bonne qualité avec notamment des barres de stress.

Plusieurs études indiquent la peur comme stress psychologique lors d'évènements comme la manipulation humaine ou la prédation comme étant un facteur favorisant l'apparition des barres de stress. En effet des corrélations ont été observées entre la fréquence de barres de stress et la captivité et entre les manipulations avec contention et la formation de barres de stress (Murphy et al. 1988; Strohlic et al. 2008). Des jeunes crécerelles d'Amérique élevés à la main ont formé plus de barres de stress que ceux élevés par les parents (Negro et al. 1994). Il est possible que les barres de stress soient une réponse modérée au phénomène de choc produisant la mue d'effroi lors de prédation. Ainsi, les tentatives de prédation et la manipulation humaine, mais aussi d'autres phénomènes par les mêmes mécanismes de stress psychologiques pourraient entraîner la formation de barres de stress, comme par exemple l'exposition au risque de prédation même sans tentatives de prédation. De cette manière l'habitat pourrait influencer la quantité de barres de stress par le risque perçu de prédation et par les variations d'accessibilité à la nourriture, une accessibilité aléatoire de nourriture ayant aussi provoqué des barres de stress (Witter et al. 1995).

Les stress environnementaux lors d'évènements climatiques (ainsi que les autres facteurs de stress physiologiques et psychologiques) semblent aussi contribuer à l'apparition de barres de stress, mais sans pouvoir déterminer si cela passe par un défaut d'alimentation à cause de mauvaises conditions météorologiques (par exemple), ou par les mécanismes de réponse au stress.

Enfin une corrélation entre les nichées et les barres de stress a été observée chez des Hirondelles rustiques, indiquant qu'il pourrait y avoir un facteur génétique dans la fréquence d'apparition des barres de stress (Møller et al. 2009).

Plusieurs hypothèses ont été proposées pour les mécanismes proximaux sur la croissance des plumes générant les barres de stress. La réduction de pression sanguine semble peu probable. A partir de l'idée que les barres de stress sont la conséquence du même mécanisme que la mue d'effroi, il est possible que ces dernières soient le résultat de contractions musculaires au

niveau des follicules lors de la croissance, ce qui expliquerait aussi la très forte prévalence des barres de stress dans les retrices, souvent perdues lors de mue d'effroi (Murphy 1989). La dernière hypothèse propose que le stress entraîne une vasoconstriction sanguine périphérique notamment au niveau des follicules, réduisant l'apport sanguin vers les plumes en croissance. Il y a alors une malnutrition de la plume, formant les barres de stress par une kératine de mauvaise qualité et fragile (Jovani et al. 2017).

La corticostérone, libérée lors de stress est considérée dans la formation de barres de stress comme médiateur entre les perturbations et les mécanismes proximaux. En effet, des études ont montré un lien entre une baisse de qualité du plumage et la présence de corticostérone circulante, exogène ou endogène bien que la formation de barres de stress n'ait pas été observée dans ces études (Jenni-Eiermann et al. 2015; DesRochers et al. 2009; Lattin et al. 2011). L'augmentation de corticostérone sanguine est une réponse au stress bénéfique pour la survie à court terme, et pourrait réduire le dépôt de kératine pour limiter les dépenses énergétiques, ou entraîner les mécanismes proximaux de formation évoqués (contraction musculaire, vasoconstriction). D'autres hormones de la cascade de réponse au stress pourraient aussi être mises en cause dans ces malformations, à la place ou en plus de la corticostérone.

d) Traitement

Une fois les plumes formées, si les barres de stress sont trop nombreuses ou sévères au point d'avoir une fragilité entraînant un très fort risque de cassure du rachis ou une perte de l'intégrité des vexilles, la seule solution est un remplacement des plumes, à considérer selon l'espèce (cf partie II-1.1.2).

La prévention vis-à-vis des barres de stress se détermine à partir de ce qui a été observé sur le terrain et lors des expériences. Les juvéniles élevés à la main sont particulièrement sensibles à leur apparition. Pour limiter le stress au maximum, il est préférable que ce soit toujours le même opérateur qui s'occupe des mêmes poussins. Lors de la croissance des plumes de vol, dans la mesure du possible il faut limiter toute manipulation inutile. Il semble aussi déconseillé d'administrer des corticoïdes, ainsi que des médicaments à effet iatrogène sur les plumes comme le fenbendazole (Samour 2016).

Il est recommandé de fournir la nourriture à heures fixes pour habituer l'oiseau et diminuer le stress de la présence humaine, et faire en sorte que l'accessibilité à la nourriture soit optimale. Enfin, en réhabilitation il faut fournir un logement adéquat avec des structures pour se cacher adaptées à la biologie de l'espèce, des murs végétaux ou des loges par exemple. La présence

de barres de stress peut aussi indiquer une affection sous-jacente à explorer si les autres facteurs sont réduits au minimum.

2.4. Maladies métaboliques

Les maladies métaboliques sont souvent liées à la captivité et à un environnement et alimentation inadaptés créant des désordres nutritionnels et hormonaux. Elles sont donc rapportées chez les oiseaux de compagnie, mais les cas de captivité longue se présentent très rarement en centres de soins. Les cas de désordres métaboliques chez les oiseaux sauvages ne semblent pas décrits dans la littérature mais sont mentionnés comme des occurrences ponctuelles, notamment dans les ouvrages de fauconnerie. Ici seront seulement mentionnées les différentes affections métaboliques que pourraient présenter les oiseaux sauvages en centre de soins, à partir des observations faites chez les oiseaux domestiques ou dans quelques cas d'oiseaux sauvages. Les détails des méthodes de diagnostic et de traitements sont largement revus dans la littérature des oiseaux de compagnie.

2.4.1. Affections thyroïdiennes

Les hormones thyroïdiennes sont impliquées dans le développement du plumage lors de la mue et importantes pour la bonne croissance et synthèse cellulaire et la formation des microstructures. L'hyper- et hypothyroïdie sont rares chez les oiseaux, et les cas rapportés de pathologies de la thyroïde sont principalement des hypothyroïdies.

Les affections thyroïdiennes peuvent entraîner suite à une hypothyroïdie :

- Une anomalie de la mue : perte excessive de plumes sans prurit et en dehors de la saison de mue, absence de mue ayant pour conséquences des plumes fortement usées, vitesse de pousse ralentie, absence de repousse
- Des dysplasies des plumes : elles sont plus allongées, minces et pointues, et hypopigmentées ; les barbules peuvent être symétriques sur les barbes ou absentes, rendant un contour irrégulier avec des franges non cohésives, voire les plumes de contour peuvent avoir un aspect de duvet (Merryman et al. 1998).

L'hypothyroïdie peut s'accompagner de l'apparition d'un goitre par hyperplasie de la thyroïde suite à une perte de rétrocontrôle sur la sécrétion de TSH, et de signes non spécifiques (faiblesse, perte de poids, léthargie). La principale cause est la carence alimentaire en iode ou en tyrosine. Les autres affections de la thyroïde pouvant entraîner un désordre hormonal sont

les intoxications, l'inflammation de la thyroïde, les néoplasies, les kystes thyroïdiens, l'atrophie et l'hypertrophie de la thyroïde.

A cause de la courte demi-vie de la T4, une mesure ponctuelle n'est pas suffisante pour diagnostiquer une hypo- ou hyperthyroïdie, et une stimulation de la TSH est nécessaire. Autrement, le diagnostic est nécropsique avec histopathologie (Samour 2016; Cooper 2002; Drouet 2003).

2.4.2. Intoxications environnementales

Quelques cas d'intoxications environnementales chez des espèces sauvages ou des populations libres ayant eu un impact sur les plumes ont été étudiés. L'étude du PCB chez les crécerelles d'Amérique a donné des résultats disparates vis-à-vis de l'impact sur la mue : modification de la concentration en caroténoïdes du plumage avec perte du dimorphisme sexuel ou pas d'anomalie (Bortolotti et al. 2003). L'exposition au PCB entraîne une disruption endocrinienne avec baisse de la thyroxine circulante (Quinn et al. 2002) et une exposition à toxicité subclinique interfère aussi avec les hormones thyroïdiennes (concordant aussi avec les observations faites chez des canards colverts, Smits et al. 2002). D'autres pesticides à mécanisme endocrinien pourraient provoquer des désordres notamment de la fonction thyroïdienne impactant le plumage. L'exposition à d'autres composés chimiques tels que le pétrole brut ou ses dérivés et déchets de traitement semblent aussi impacter la fonction thyroïdienne avec une augmentation de production des hormones. Bien qu'aucune anomalie n'ait été rapportée sur la synthèse des plumes, de forts niveaux d'intoxication pourraient avoir des effets à long terme sur la mue ou la qualité des plumes produites (Gentes et al. 2007).

L'intoxication aux métaux lourds affecte probablement aussi la composition des plumes sans que les mécanismes soient connus : une corrélation entre la présence de mercure dans les plumes et la perte de pigmentation caroténoïde a été observée chez des mésanges charbonnières (*Parus major*), ainsi qu'une corrélation positive entre la présence de cuivre et la pigmentation mélanique, et négative entre la mélanine et la présence de chrome (Giraudeau et al. 2015). Le mercure pourrait agir sur le système endocrine et la fonction thyroïdienne (Wada et al. 2009). De même, chez des pigeons domestiques, l'exposition au zinc et au plomb affecte la composition mélanique des plumes et leur iridescence (Chatelain et al. 2017). Ainsi, des anomalies de coloration peuvent indiquer une exposition chronique à des toxiques avec des conséquences métaboliques et organiques sous-jacentes.

2.4.3. Hépatopathies

Les hépatopathies chroniques affectent différents processus métaboliques chez les oiseaux entraînant une anomalie de pigmentation du plumage ou une dépigmentation, et possiblement des malformations de barbules. Parmi ces hépatopathies on retrouve :

- Les hépatites virales : hépatites à inclusion chez des rapaces, herpesvirose du pigeon, maladie de Marek chez les galliformes, adenoviroses...
- Les hépatites bactériennes et fongiques (notamment via les mycotoxines), rares
- La lipidose hépatique et stéatose associées à un syndrome d'obésité
- L'amyloïdose secondaire à une infection chronique (podagre, aspergillose, mycobactériose)
- Les maladies hépatiques par toxicité (mycotoxines, plantes, métaux lourds dont le plomb, iatrogène)

2.4.4. Ostéodystrophie

L'ostéodystrophie se développe suite à une déficience en calcium et/ou vitamine D, ou un ratio en calcium/phosphore de l'alimentation déséquilibré. Les cas d'ostéodystrophie chez les oiseaux sauvages sont rares mais ont été observés chez différentes espèces, particulièrement chez des juvéniles. Un hyperparathyroïdisme nutritionnel secondaire associé a aussi été rapporté chez des corvidés sauvages en milieu urbain (Tangredi et al. 1999). Des anomalies du plumage ont été observées en association avec l'ostéodystrophie et le rachitisme chez de jeunes tourterelles turques sauvages : barres de stress et rétention de fourreaux. Du picage peut aussi être observé. Ces signes peuvent être la conséquence directe de malnutrition, ou un résultat du stress physique et douloureux infligé à l'organisme, et de l'incapacité à entretenir les plumes par la malformation osseuse (Cousquer et al. 2007).

La déficience en calcium ou le déséquilibre avec le phosphore sont la conséquence de régimes alimentaires inadaptés. Ce phénomène est régulièrement observé chez des oiseaux carnivores captifs nourris uniquement de viande. Des cas ont aussi été vus en milieu sauvage suite à la consommation préférentielle de viande plutôt que des carcasses par des rapaces lors d'épisodes de myxomatose. La déficience en vitamine D peut avoir une origine nutritionnelle ou un manque de lumière UVB : elle est synthétisée à partir des précurseurs sécrétés par la peau et la glande uropygienne, puis la conversion de ces précurseurs nécessite les rayons UVB (Samour 2016). Dans les cas modérés, la supplémentation et l'accès à de la lumière UVB peut permettre un rétablissement général.

2.4.5. Autres

D'autres affections très rarement mentionnées peuvent impacter la croissance des plumes (Samour 2016) :

- Néphropathies : perte de plumes non prurigineuses formant des aptérylies, retard de croissance des plumes. Les néphropathies chroniques par empoisonnement au plomb peuvent notamment entraîner des anomalies de plumes.
- Hyperadrénocorticisme : rarement rapporté même chez les oiseaux de compagnie, un des signes est la perte de plumes.
- Insuffisance surrénalienne : secondaire à des infections, se traduit au niveau du plumage par une mue incomplète, des plumes très fragiles, un possible arrêt de croissance des plumes.
- Néoplasies : les néoplasies de l'hypophyse, du pancréas, de la thyroïde, de la glande pituitaire peuvent toutes provoquer une perte de plumes.

2.5. Atteinte folliculaire

2.5.1. Traumatisme folliculaire et folliculite secondaire

Il est historiquement reconnu qu'un traumatisme peut avoir comme séquelle à moyen et long terme une croissance de plumes de mauvaise qualité ou une absence de repousse de plumes (Cooper 2002). Les follicules plumeux résident dans la couche profonde de la peau, mais les oiseaux ont une peau très fine, une blessure cutanée qui semble superficielle peut atteindre des follicules.

Un traumatisme peut avoir généré des lésions tissulaires locales par écrasement et déchirement : les conséquences sur la probabilité de repousse de la plume en bon état dépendraient grandement de la gravité des lésions au niveau de la papille dermique dans le follicule plumeux, ainsi que de la conservation du collier épidermique. Lors d'arrachage de plumes, la légère projection dermique à la base du calamus dans l'umbilicus proximal va être déchirée et des cellules épithéliales du collier épidermique ainsi que la papille dermique peuvent être endommagées. Des fragments de calamus résiduels pourraient en plus causer des dommages à la papille dermique et au collier épidermique (Barbosa et al. 2019; Delnatte et al. 2014). Ces lésions entraîneraient l'apparition d'une folliculite secondaire.

Ces atteintes folliculaires peuvent entraîner des dystrophies des plumes de renouvellement, avec des anomalies de structures et de morphologie, des fragilités, et des défauts

d'orientation. Des changements de couleurs d'une ou d'un groupe de plumes localisées sont un signe de folliculite lors de la croissance de la plumes. Selon l'étendue des lésions, le développement d'une nouvelle plume peut être impossible, avec une absence totale de division cellulaire ou l'avortement des plumes de remplacement.

Les traumatismes folliculaires peuvent aussi entraîner l'occlusion du follicule par le délabrement, l'accumulation de débris de kératine dans le follicule et la formation de tissus cicatriciels sur les follicules, empêchant la plume d'émerger du follicule. Elle peut alors se retrouver incarnée dans le follicule et former un kyste plumeux (Figure 40). L'apparition de ces



Figure 40 : Kystes plumeux (Muller 2009).

kystes peut être accompagnée de nécrose cellulaire de l'épiderme et d'une possible surinfection, avec pour conséquence une altération importante des follicules impliqués.

Toutes les causes de traumatismes peuvent engendrer des lésions folliculaires et/ou une folliculite secondaire :

- Chocs, prédation, plaies diverses.
- Arrachage : par prurit ou comportemental (stress, ennui) bien que rare chez les espèces sauvages ; iatrogène. Les différences de taux de repousses réussies suite à un arrachage des plumes de vol selon les espèces pourraient être dues à des degrés d'attachement au périoste différents, causant des lésions folliculaires plus ou moins importantes (Delnatte et al. 2014).
- Empêtrements dans les fils barbelés : forte cause de dommages folliculaires extensifs, atteignant toutes les catégories de plumes mais particulièrement les rémiges. Les fils barbelés s'ancrent profondément dans la peau et font des lésions de dégantage sur de larges zones, surtout des ailes, avec donc des dommages importants sur les follicules plumeux. Ainsi les dommages résultants sur les plumes peuvent persister avec la production de plumes anormales ou l'impossibilité de repousse de nouvelles plumes.
- Séquelle du syndrome de la nécrose et de l'œdème du bout d'aile.
- Brûlures : les follicules peuvent être entièrement détruits lors de brûlures, avec de faibles capacités de régénération. Le pronostic de repousse est à évaluer selon la gradation des brûlures et leur localisation. Pour tous les types de brûlures, le

traitement de la peau est prioritaire. Les dommages aux follicules ne pourront être évalués qu'une fois la peau entièrement restaurée.

- Brûlures par le feu.
- Brûlures électriques : les brûlures d'origine électrique évoluent vers une nécrose tissulaire extensive dans les jours suivants l'accident. On peut ainsi observer une perte localisée de plumes dans les jours suivants l'admission. Un des sites les plus fréquemment impliqués est le bord d'attaque du patagium. Si le pronostic général de l'oiseau est favorable (étendue de la nécrose et la cicatrisation), il faut évaluer la capacité de repousse des plumes et l'effet délétère du manque selon la localisation.
- Brûlures chimiques : certains agents chimiques peuvent avoir des propriétés acides suffisantes pour abîmer les plumes et la peau. Dans le cas des agents chimiques, il faut commencer par rincer la zone avec de l'eau tiède, possiblement contenant du savon doux.

Les causes ainsi que les lésions cutanées dictent le traitement adapté. Dans les cas de forts délabrements, si l'utilisation d'un lambeau de peau est envisagée il faut faire attention à l'orientation des plumes sur le lambeau (Riggs et al. 2004). Si aucune repousse n'a eu lieu après cicatrisation complète et le déroulement d'une mue entière, il est possible que la repousse des plumes soit définitivement impossible. Chez les oiseaux de compagnie, la thérapie laser (entre 2 et 3 J/cm², de tous les 1 à 2 jours jusqu'à une fois par semaine selon la sévérité) permet de réduire l'inflammation folliculaire et de stimuler la repousse des plumes lorsque les follicules possèdent toujours une certaine activité (Ness et al. 2017).

2.5.2. Folliculites et affections virales

Les infections virales diverses sont connues pour causer chez les oiseaux des pertes de plumes généralisées ou des malformations avec notamment des folliculites (Cooper 2002; Harrison et al. 2005), bien que les actions directes (sur les follicules ou le développement des plumes) ou indirectes ne soient pas élucidées. Nous allons voir ici sommairement certains virus trouvés chez des espèces d'oiseaux possédant des populations sauvages, qui pourraient causer des dystrophies de plumes.

a) West Nile Virus (WNV)

Le West Nile Virus est un arbovirus transmis par des moustiques à action cytolitique, avec un tropisme marqué pour le système nerveux provoquant des encéphalites et une mortalité parfois importante. Il est aujourd'hui devenu endémique dans plusieurs régions d'Europe, dont le Sud-Est de la France. Plusieurs espèces de rapaces ont été déclarées positives en Europe, et des cas ont été déclarés en France : notamment des buses variables (*Buteo buteo*), autours des palombes (*Accipiter gentilis*), hiboux. Le virus circule chez de nombreuses espèces aviaires mais les rapaces diurnes dont l'Autour de palombes et l'Épervier d'Europe (*Accipiter nisus*) semblent plus sensibles ainsi que certains corvidés (Vreccourt 2019).

L'infection est présente sous deux formes :

- Une forme aiguë avec possibilité de mort subite.
- Une forme prolongée qui peut guérir.

Les signes cliniques comportent : abattement, ataxie, anorexie, déficience visuelle (atteinte rétinienne), signes neurologiques (tremblements de la tête, parésie, endormissement). Au niveau du plumage, l'oiseau peut s'arracher des plumes de sang et dans la forme prolongée présenter des plumes pincées avec perte possible plus ou moins généralisées, principalement au niveau des plumes de vol (Hernandez et al. 2020).

Le diagnostic se réalise par PCR sur écouvillon buccal, cloacal, et échantillon sanguin.

b) Circovirus

Le circovirus affectant le plumage le plus connu est un circovirus de psittacidés, agent causal de la maladie du bec et des plumes provoquant communément une perte et des dystrophies de plumes. Les circovirus présentent une forte spécificité d'hôtes, mais de rares échanges pourraient être possibles avec des non psittaciformes (Vreccourt 2019). D'autres circovirus ont été trouvés chez des espèces sauvages : étourneaux, pigeons, laridés, palmipèdes, pinsons...

La plupart des infections sont probablement subcliniques chez les espèces sauvages européennes, associées principalement à une immunosuppression. Les signes cliniques sont majoritairement non spécifiques et les lésions macroscopiques liées aux circovirus ne sont pas couramment observées chez les non-psittacidés (Todd et al. 2012; Harrison et al. 2005).

L'infection au circovirus du pigeon (PiCV) a été documentée, rarement associée à des anomalies du plumage et généralement concomitante à d'autres infections bactériennes ou virales. Chez des pigeons de course vaccinés, le PiCV a été détecté chez des individus

présentant différentes anomalies de plumage : perte des rémiges et rectrices, de plumes du corps, anomalies et difformités des rachis à la repousse, perte de coloration, apparence anormale des vexilles. Le lien étiologique n'est pas certain, mais aucun autre agent pathologique n'a été trouvé (Dolka et al. 2016). Des cas de perte de plumes chez de jeunes manchots ont été rapportés. Leur étiologie est inconnue mais une implication virale incluant un circovirus est possible (Morandini et al. 2019; Mele et al. 2012).

Le diagnostic se réalise par histopathologie et PCR sur tissus. Pour les circovirus étudiés comme le PiCV, un test PCR sur sang est réalisable.

c) Polyomavirus

Les variants du polyomavirus aviaire (APV) sont originaires d'hôtes psittaciformes. Chez ces espèces, hormis les signes non spécifiques et une mortalité, ils peuvent entre autres provoquer une distension abdominale, une hépatomégalie avec possiblement de la nécrose, des lésions spléniques et rénales, et des zones hémorragiques internes et cutanées. Chez les survivants, au niveau du plumage peuvent être observés : une absence de plumes du dos et de l'abdomen, des lésions sur les follicules, des plumes de corps avec défauts de structure, un défaut de développement des plumes de vol (Harrison et al. 2005).

Un APV a été isolé sur des buses variables et un faucon crécerelle en Europe mais le lien étiologique avec la mort de ces individus n'a pas pu être établi. Deux engoulevents d'Europe (*Caprimulgus europaeus*) en captivité sont morts d'une infection par un APV suite au contact avec des psittaciformes, sans présence de signes cliniques vis-à-vis du plumage (Arroube et al. 2009).

Un autre polyomavirus, le polyomavirus du pinson (FPyV), a été trouvé lors du décès de plusieurs espèces de passereaux en captivité dont des bouvreuils pivoine (*Pyrrhula pyrrhula*). Les signes cliniques majeurs sont une mortalité chez les jeunes individus et des pertes et lésions de plumes similaires à celles de l'APV chez les adultes (Dorrestein 2009). D'autres polyomavirus sont connus chez les oiseaux, sans lien étiologique réalisé entre l'infection et la maladie (polyomavirus du corbeau CPyV, polyomavirus du manchot Adélie AdPyV) ou pathogène mais sans atteinte du plumage observée (polyomavirus hémorragique de l'oie GHPV, polyomavirus du canari CaPyV)(Johne et al. 2007).

d) Autres affections virales impactant le plumage

- Les avipoxvirus touchent normalement les zones glabres de la peau des oiseaux ou le tube digestif supérieur (muqueuses). Mais il existe une rare forme chronique sévère pouvant former des lésions au niveau des plumes sous forme de nodules croûteux, parfois de taille très importante par coalescence, prenant les follicules plumeux. Ce virus peut toucher de nombreuses espèces, mais il est particulièrement présent chez les petits passereaux (Perry et al. 1991).

- Des difformités de bec ont été rapportées chez de nombreuses espèces en Europe (particulièrement chez des corvidés et des passereaux cavernicoles sédentaires, ainsi que des rapaces, Figure 41). Les individus touchés étant dans l'incapacité de se lisser les plumes, ils présentent alors un plumage en mauvais état, des ectoparasitoses et une rétention de fourreaux. L'étiologie de ces difformités est actuellement



Figure 41 : Mésange bleue (*Cyanistes caeruleus*) avec excroissance et croisement du bec (Garden Wildlife Health 2018, photographie par Allan Roffey).

inconnue. Cependant, une épizootie d'occurrences en Amérique du nord a récemment été associée à la présence du poecivirus, un picornavirus (Zylberberg et al. 2018; Van Hemert et al. 2013). Nommée trouble de la kératine aviaire, cette maladie provoque une difformité et une élongation du bec par hyperkératose ; les griffes, la peau et les follicules plumeux peuvent aussi être atteints.

- Il a été montré que différentes souches de virus de l'influenza aviaire hautement pathogène provoquent une folliculite dans les plumes en croissance chez des espèces domestiques et sauvages, avec nécrose épithéliale et infiltration leucocytaire dans la pulpe. Bien qu'aucune anomalie spécifique à l'influenza aviaire n'ait été rapportée sur les plumes matures, des oiseaux survivants à l'infection pourraient présenter des défauts sur les plumes en croissance au moment de l'infection (van den Brand et al. 2018; Gaide et al. 2021; Kalthoff et al. 2008).

- Chez des pigeons de course vaccinés présentant des pertes de plumes (notamment des rémiges), des dystrophies du rachis et des étendards, des anomalies de coloration, et des plumes pincées, un paramyxovirus aviaire sérotype 1 a été détecté sans possibilité de certitude de lien étiologique (Dolka et al. 2016).

2.5.3. *Folliculites bactériennes*

Les infections bactériennes avec atteinte folliculaire sont rarement d'origine primaire. Elles résultent généralement d'infections secondaires à un traumatisme (plaies, plumes de sang cassées ou follicules endommagés) ou à une immunodépression. Les infections bactériennes entraînent des pertes de plumes et des malformations ou impactions à la repousse, créent du prurit et entraînent des douleurs localisées pouvant conduire l'oiseau à s'arracher des plumes, augmentant l'inflammation et le traumatisme sur les follicules. Elles se présentent sous plusieurs formes (Harrison et al. 2005; Cooper 2002) :

- Folliculite : gonflement périfolliculaire, rougeur.
- Pyodermite : dermatite généralisée très prurigineuse provoquant un fort picage. Présentation de rougeur, exsudats dans le plumage, de croûtes associées à de la nécrose.
- Abscès internes et sous-cutanés : prurit localisé et perte de plumes au niveau de la zone. Ils peuvent être associés à des follicules bouchés et contenant des corps étrangers

Les agents impliqués dans ces infections sont le plus communément des *Staphylococcus* sp., *Streptococcus* sp., *Aeromonas* sp. Les *Pasteurella* sp. se retrouvent plus au niveau de la tête.

Lors de l'élevage d'oisillons, si un individu développe de façon répétée une impaction folliculaire plumeuse il faut vérifier la présence d'une infection à staphylocoque. Les corvidés sont particulièrement sensibles aux infections de part leur comportement avec la nourriture en captivité : jeux, renversement de gamelle... conduisant à une souillure des plumes (Duerr et al. 2020).

Mycobacterium avium est une des mycobactéries principalement trouvées chez les oiseaux, présente probablement majoritairement de manière asymptomatique. La forme clinique la plus commune d'infection à *M. avium* est la forme chronique. Une forme cutanée chez des oiseaux domestiques a été décrite avec des excroissances crouteuses et verruqueuses, une perte de plumes plus ou moins étendues, des anomalies de plumes dues à la baisse de condition générale et une coloration anormale des plumes tendant vers le brun (Drouet 2003). Toute infection bactérienne systémique lors de la croissance de plumes peut les affecter et baisser la qualité du plumage.

Une cytologie folliculaire ou une biopsie avec examen histopathologique permettent un diagnostic. Il est préférable d'identifier les affections sous-jacentes ainsi que les germes et leur sensibilité par culture avant de commencer le traitement.

2.5.4. Affections fongiques

Des infections fongiques secondaires de la peau peuvent causer une folliculite, des abcès sous-cutanés et internes, qui présentent des signes similaires aux infections bactériennes. Dans le cas d'affections fongiques, une addition d'hyperkératose, de formation croûteuse et de décoloration des plumes est possible. Des formes cutanées d'aspergillose et de candidose ont été décrites chez des rapaces, et les infections à *Malassezia* sp. existent chez les oiseaux. La cytologie et l'histopathologie permettent d'identifier les agents pathogènes (Cooper et al. 1994).

Les folliculites par des dermatophytes sont rares, mais peuvent être trouvées occasionnellement chez les oiseaux sauvages. Des teignes ont été observées chez plusieurs ordres dont des passeriformes et columbiformes. *Microsporium gallinae*, *M. gypseum*, *Trichophyton simii* et *T. megninii* ont été rapportés chez les oiseaux. L'observation de fragments de base de plumes au microscope sous lame et lamelles dans une solution à 10% d'hydroxyde de sodium peut permettre d'observer des filaments et spores (Drouet 2003; Samour 2016; Cooper et al. 1994).

Les traitements topiques pour les affections fongiques sont lourds et présentent de forts risques d'abîmer le plumage et de générer un excès d'entretien des plumes par l'oiseau. Les traitements systémiques sont préférables.

3. Anomalies de la mue

3.1. « Mue de stress »

La perte d'une ou plusieurs parties du corps est un mécanisme de défense contre les prédateurs permettant la fuite. Le bas du corps et la queue sont généralement perdus car ce sont les zones les plus proches et touchées par les prédateurs, et parce que leur perte a un impact moindre sur la survie de l'individu.

Ainsi tels que les lézards perdant leur queue, les oiseaux peuvent présenter ce qu'on appelle une « mue de stress ». Ce moyen de défense vise à rendre le prédateur confus et à s'échapper. Les plumes peuvent être perdues juste avant que l'oiseau ne soit attaqué, ou une fois celui-ci pris pour se libérer de l'emprise du prédateur. La mue de stress peut faire perdre une grande partie de ses plumes à un oiseau, que ce soit les plumes de contour du corps, de duvet, ou les plumes de vol.

Le mécanisme permettant cette réponse à la prédation par la libération des plumes hors des follicules est à ce jour inconnu. Cependant l'hypothèse principalement retenue est celle d'une forte contraction des muscles associés aux follicules lors de l'épisode de peur. Les plumes les plus communément perdues lors d'une mue de stress sont celles de la croupe, du dos et de la queue.

La facilité de perte de plumes est corrélée avec le statut de proie et le caractère solitaire lors de la reproduction (Møller et al. 2006). La mue de stress est régulièrement observée chez toutes les proies et quelques espèces particulièrement sensibles rencontrées régulièrement en centre de soins sont : les columbiformes (Tourterelle turque *Streptopelia decaocto*, Pigeon ramier *Columba palumbus*), le Merle noir *Turdus merula*, le Geai des chênes *Garrulus glandarius*, les petits passereaux (mésanges, fauvettes, rougequeue...), ou le Pic épeiche *Dendrocopos major*.

La perte de toutes les rectrices ou des plumes de contour d'une zone du corps sans inflammation des follicules peut donc être une indication d'une attaque par un prédateur. En milieu urbain, les passereaux présentent plus fréquemment ces pertes de plumes possiblement à cause de la présence des chats domestiques (Møller et al. 2012).

En centre de soins pour la faune sauvage, les oiseaux peuvent lors de manipulation perdre des plumes par mue de stress. La contention à l'aide d'une serviette en prenant tout le corps, avec une prise ferme mais sans serrer est un moyen de prévenir ou limiter la mue de stress. Les oiseaux ne doivent jamais être attrapés par la queue.

3.2. Anomalies de la mue en milieu naturel

3.2.1. Altérations du déroulement de la mue

On retrouve le motif d'admission « Retardement, ralentissement, interruption de mue » dans les catégories divers des bilans d'admissions de certains centres de soins pour la faune sauvage en France (Dumoulin 2015). A cette liste peut s'ajouter l'absence de mue. Il n'est pas possible de déterminer exactement la cause primaire de ces motifs d'admission. Dans toutes ces occurrences, on observe des plumes anormalement vieilles et usées là où elles devraient être récentes. Les oiseaux pourraient être trouvés incapables de voler avec une mue incomplète, sans autre signe clinique observable qu'un épuisement suite à une qualité de vol diminuée et une difficulté à maintenir une bonne condition physique.

De nombreuses affections déjà citées peuvent retarder et ralentir la mue, dont :

- La présence d'une affection sous-jacente, infectieuse et entraînant une émaciation (Moreno-Rueda 2010; Muller 2009), dont les parasites intestinaux, ectoparasites (évolution en une forte infestation au cours de la mue) et parasites sanguins (Romano et al. 2019; Marzal et al. 2013)
- Les affections thyroïdiennes (partie II-2.4.1) dont les perturbateurs endocriniens, comme le linuron, (un herbicide) qui induit un retard et un ralentissement de la mue de façon dose dépendante chez le Chardonneret jaune (*Carduelis tristis*, Sughrue et al. 2008).
- La restriction alimentaire par baisse de l'intensité de mue et de la vitesse de croissance (Murphy 1996; Searcy et al. 2004; Lacombe et al. 1994), qui peut aussi retarder l'initiation de la mue (Richardson et al. 1992).
- Le climat et les intempéries peuvent provoquer une interruption de la mue ne permettant alors pas un vol suffisant pour migrer et survivre.

D'autres anomalies pourraient être observées en milieu urbain, dont une augmentation de la vitesse de croissance des plumes (et perte en qualité du plumage, Hope et al. 2016). Particulièrement, l'exposition à de la lumière nocturne de faible intensité et de façon chronique en milieu urbain peut conduire à une initiation de mue précoce et des séquences irrégulières et incomplètes de mue qui ont été observées chez des merles noirs (altération de l'état de photoréfraction et/ou l'induction d'un stress chronique) (Dominoni et al. 2013). Des étourneaux sansonnets expérimentalement et chroniquement exposés à des doses sub-léthales de mercure ont subi une mue postnuptiale plus intense que la norme voire des pertes de rémiges en dehors de la séquence normale de mue (Carlson et al. 2014).

Enfin, de nombreux cas d'oiseaux libres partiellement déplumés ont été rapportés. Ces oiseaux sont vus avec une perte de plumes du corps plus ou moins localisée, cette perte peut avoir lieu hors période normale de mue et sans repousse observée. Ils peuvent rester ainsi jusqu'à la prochaine mue, soit plusieurs mois, avec ces zones déplumées sans signe de repousse. Ces individus sont capables de survivre libres même pour les cas extrêmes (Michener et al. 1936). L'étiologie de cette affection n'est pas connue. De même, des cas de perte extensive et précoce de plumes chez des juvéniles d'oiseaux aquatiques (laridés, manchots) avec repousse légèrement anormale (plumes courtes) ont été observés, sans étiologie déterminée (Arnold et al. 2016).

3.2.2. Asymétrie de la mue

Bien que la symétrie de la mue soit très stable, il est possible d'observer de l'asymétrie dans le remplacement des plumes de vol, aussi appelée asymétrie fluctuante. Elle indique l'amplitude de l'instabilité développementale, qui a lieu lors de stress environnemental ou génomique et elle est donc proposée comme mesure de la qualité phénotypique et génotypique d'un individu. Elle reflète donc la capacité d'adaptation de l'oiseau, avec une corrélation entre le degré d'asymétrie et le taux de survie. En effet, la création expérimentale d'une asymétrie dans les rémiges et rectrices, même de l'ordre de quelques millimètres, a impacté les performances de vol, causant une augmentation du besoin énergétique, une baisse de l'angle de décollage et une dégradation de la manœuvrabilité (Swaddle et al. 1996; 1997; Hambly et al. 2004). Les grandes espèces sont en théorie moins sensibles à une asymétrie (Thomas 1993).

Il peut y avoir d'une asymétrie de stade de développement de plumes correspondantes dans les deux ailes jusqu'à une asymétrie dans la mue finale, avec des plumes remplacées d'un côté mais pas de l'autre, et possiblement une asymétrie dans la longueur des plumes. Ni les causes ni les mécanismes n'ont été déterminés, hormis la possibilité de provoquer un remplacement volontaire de plumes chez certaines très grandes espèces créant donc une asymétrie de mue (cf partie 1). Il pourrait y avoir des causes génétiques (consanguinité, mutations, anomalies chromosomiques) et des causes de stress environnemental et systémique influant sur le métabolisme.

Quelques études ont examiné des origines possibles d'une asymétrie de mue :

- Chez l'Étourneau sansonnet, une restriction de la nourriture a causé plus de développement d'asymétries des rémiges primaires (Swaddle et al. 1994; Strohlic et al. 2008), et au contraire l'approvisionnement alimentaire n'a pas affecté l'apparition d'asymétrie chez des chouettes de l'Oural (*Strix uralensis*, (Brommer et al. 2003)).
- Une élévation métabolique : les oiseaux dominants pourraient être plus sensibles à l'apparition d'une asymétrie car leur métabolisme plus élevé les rend plus sensibles aux stress nutritionnels (Swaddle et al. 1994). Similairement, un fort taux métabolique lié au stress de la mue tardive pourrait expliquer le degré d'asymétrie de la mue plus élevé chez les fauvettes grisettes (*Sylvia communis*) commençant leur mue tardivement (Hall et al. 2001).
- La quantité d'acariens est corrélée avec celle de plumes asymétriques lors de la mue juvénile de fauvettes à tête noire, ce qui peut indiquer un facteur de stress agissant sur l'état général (Pérez-Tris et al. 2002).

- La mise en place d'une réponse immunitaire a entraîné l'apparition d'une asymétrie des rémiges chez des mésange de Gambel (*Poecile gambeli*, (Atkinson et al. 2008)).
- Des oisillons exposés à une pollution environnementale au plomb et au zinc ont montré une augmentation de l'asymétrie fluctuante accompagnant une détérioration de l'état général (Alaya-Ltifi et al. 2015).

3.3. Anomalies de la mue en captivité

Lors de la captivité en hospitalisation ou en réhabilitation, les oiseaux peuvent présenter une mue anormale liée à leurs conditions de vie, en dehors des différentes affections dont ils souffrent éventuellement. Les facteurs influant sur des anomalies de mue dans le milieu naturel peuvent se rencontrer en captivité, telles que les maladies sous-jacentes chroniques, non prises en charge ou tardives par rapport au renouvellement des plumes. La malnutrition peut se présenter sous forme de restriction alimentaire et de carences, mais aussi d'excès d'apports et de déséquilibres. L'obésité chez les oiseaux est notamment un facteur d'échec de la mue.

Les conditions de logement et les facteurs de stress comme celui de la manipulation quotidienne lors la pesée, sont de nombreux facteurs qui peuvent surtout retarder la mue ou la ralentir, ou bien altérer la séquence de mue. Les nouvelles plumes formées peuvent être de mauvaise qualité avec la présence de marques de stress. Un cycle lumineux anormal peut entraîner une perte de plumes, une mue excessive, précoce ou au contraire retardée, voire absente selon la photopériode et l'espèce (Arent 2007; Hahn et al. 2004). Chez les oiseaux détenus en intérieur au chaud, la mue peut être prématurée (Cooper 2002). Il est aussi possible qu'un traumatisme localisé induise une mue spontanée dans une zone, par exemple une fracture de l'ulna peut provoquer le renouvellement des rémiges secondaires au site de fracture (Scott 2016).

Certaines molécules médicamenteuses ont des effets secondaires iatrogènes si administrés lors de la mue. L'enrofloxacin, la marbofloxacin et le chloramphénicol peuvent entraîner (chez les faucons du moins) une perte des plumes ou des anomalies de croissance. Des cas exceptionnels ont été rapportés où les plumes ne se sont plus jamais renouvelées. Le fenbendazole peut aussi produire des anomalies de plumes et de mue. L'administration de thyroxine ou levothyroxine peut induire une mue, et rendre la séquence de mue anormale, accompagnée de dystrophies et d'anomalies de coloration des plumes. Enfin l'administration de corticostéroïdes peut ralentir la mue (Samour 2016).

Lors de l'admission d'oiseaux issus de détention illégale, ces anomalies de la mue dues à de mauvaises conditions peuvent se retrouver chez toutes les espèces avec des conséquences potentiellement désastreuses sur le plumage. Les origines de détention illégale d'oiseaux sauvages sont :

- le ramassage des jeunes animaux, par la suite gardés par des particuliers dans des conditions inadéquates. Dans ces cas, la mue anormale provient le plus souvent d'une malnutrition chronique.
- des animaux issus de trafic, dont les oiseaux peuvent être admis suite à des saisies.
- des oiseaux adultes trouvés blessés et non amenés en centre de soins, subissant souvent un stress quotidien en captivité en plus d'une malnutrition.

Dans toutes ces configurations, l'atteinte de l'animal est chronique et l'état général très impacté en plus des plumes. Par un défaut de logement et d'alimentation adaptés, la mue est altérée, d'excessive à absente. Les plumes obtenues présentent une usure anormalement élevée, elles peuvent être absentes ou brisées, les rachis difformes, les vexilles non structurés voire les barbes peuvent être absentes. Tout le plumage est dans ce cas très probablement touché au niveau structurel, bien que ce soit principalement sur les plumes de vol que les anomalies sont le plus visible de manière macroscopique.

Pour les adultes incapables de retourner à l'état sauvage et sans possibilité de placement, l'euthanasie est la seule décision éthique. Pour ceux auxquels on souhaite donner une chance, il peut être nécessaire d'attendre qu'une nouvelle mue complète prenne place, c'est-à-dire pour la majorité des espèces en France, attendre la fin de l'été suivant l'admission, à condition que l'oiseau soit au moment de sa mue, en condition physique suffisante.

Un oiseau en captivité mais logé en volière extérieure aura plus tendance à réaliser une mue normale en saison. Si la captivité a lieu au printemps ou l'été, la mue postnuptiale aura plutôt tendance à être précoce et lente de part l'incapacité de l'oiseau à accomplir sa saison sexuelle. Si l'on souhaite qu'un oiseau en captivité logé en intérieur exprime une mue normale lors de la saison de mue naturelle, il est nécessaire de lui fournir une photopériode et une température identique à celles observées à l'extérieur, une nourriture adaptée à ses besoins et un logement adapté pour limiter les dommages aux nouvelles plumes en croissance. Il faut aussi surveiller le statut parasitaire de l'oiseau, l'ecto- et l'endoparasitose pouvant se développer lors de la mue.

PARTIE III - APPLICATIONS EN CENTRE DE SOINS POUR LA FAUNE SAUVAGE EN FRANCE

La grande majorité des oiseaux qui arrivent en centre de soins sont dans des états critiques et nécessitent une hospitalisation avec logement en intérieur. Les inquiétudes vis-à-vis du plumage viennent dans un second temps, une fois l'individu stable. Cette dernière partie est consacrée à la reconnaissance des affections, à l'évaluation du plumage et à sa restauration et tout au long de l'hospitalisation et de la réhabilitation en centre de soins. Le plumage est un reflet de l'état de santé de l'oiseau : réussir à avoir un oiseau avec un plumage propre et fonctionnel signifie avoir un oiseau pouvant être relâché dans son milieu, ce qui est tout objectif de centre de soins.

1. Examen et évaluation du plumage

L'évaluation de la condition du plumage à l'admission est une étape de l'examen clinique permettant d'avoir des indications sur la cause primaire de l'admission et le pronostic de capacité de survie en milieu sauvage. C'est aussi une étape des examens effectués tout au long de l'hospitalisation et de la réhabilitation pour s'assurer de l'évolution de l'état clinique de l'individu et réévaluer le pronostic de relâché.

1.1. Reconnaître la présence d'une mue

Savoir reconnaître la présence d'une mue permet :

- De déterminer le stade physiologique de l'oiseau, son âge et ses besoins nutritifs ;
- De différencier une absence ou une croissance de plumes normale d'une absence ou croissance de plumes liée à un phénomène récent ou ancien ;
- D'anticiper si nécessaire le prochain renouvellement naturel des plumes pour les décisions thérapeutiques et de réhabilitation.

Pour reconnaître une mue normale, il faut tout d'abord considérer la période en relation avec l'espèce : cet oiseau devrait-il et pourrait-il en cette période présenter une mue active ou récente, peut-être interrompue?

On peut se retrouver face à cinq types de mues naturelles :

- La mue juvénile, facilement reconnaissable par le passage du plumage en duvet à un plumage juvénile pennacé.
- La mue post-juvénile, en général chez les jeunes oiseaux de l'année après la sortie du nid, qui renouvellent une partie de leurs plumes (principalement plumes de vol) de façon plus ou moins étendue. Elle peut commencer avant même la sortie du nid, chez les piciformes par exemple, au premier hiver voire au printemps.
- La mue prénuptiale, en fin d'hiver et au printemps, qui se caractérise par l'acquisition des couleurs nuptiales plus intenses et peut se limiter à certains groupes de plumes.
- La mue postnuptiale, très variable selon les espèces par la séquence, la temporalité et l'étendue ; c'est cependant la mue la plus importante, lors de laquelle le plus grand nombre de plumes de vol est renouvelé.
- Chez les grandes espèces, on peut observer un plumage en mue continue tout au long de l'année, avec des interruptions de mue ponctuelles lors de la migration.

Les signes indiquant la présence d'une mue normale sont :

- La concordance de la période et de l'espèce.
- Des plumes en fourreau ou manquantes, disposées de façon symétrique sur les ailes et la queue, suivant une séquence, et/ou dispersées dans les zones sur le corps avec possiblement uniquement certaines zones en mue (Figure 42).
- Une limite de mue : des groupes de plumes anciennes dans les ailes à côté de groupes de plumes neuves, de façon symétrique. Les plumes anciennes sont usées, possiblement épointées ou décolorées par les rayons UV. La décoloration de plumes ne doit pas être confondue avec une limite de génération entre des plumes adultes et juvéniles, ces dernières pouvant être moins colorées.

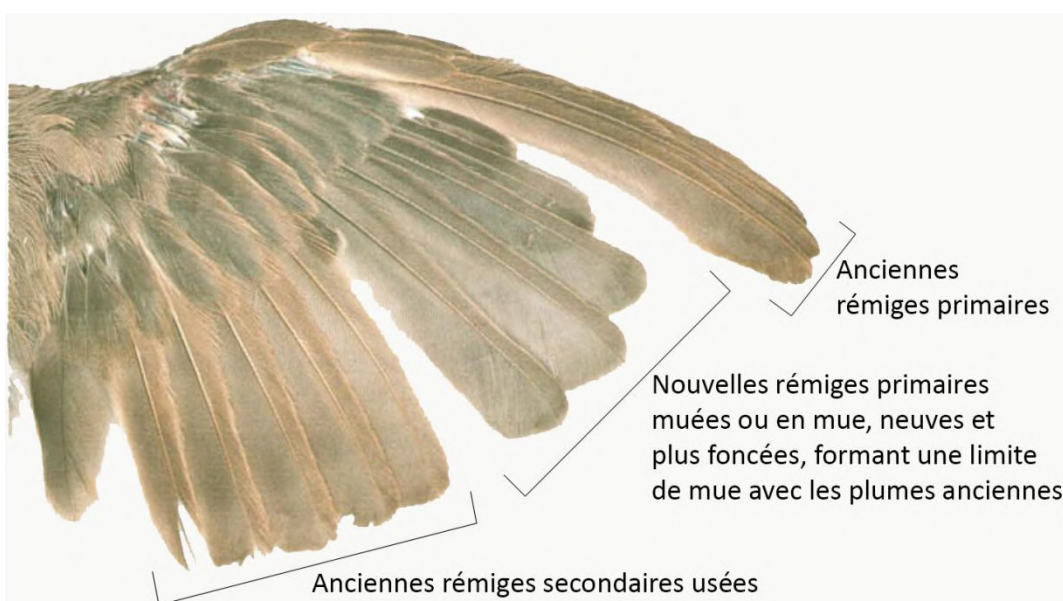


Figure 42 : Mue postnuptiale active chez une Fauvette babillarde (*Sylvia curruca*) (photographie de Jenni et al. 1994).

En contraste, une mue anormale peut être identifiée par :

- Des signes de mue en dehors de la période normale pour l'espèce.
- L'absence de mue en période normale pour l'espèce, ou la présence de plumes excessivement usées en fin de période de mue de l'espèce.
- Un renouvellement des plumes interrompu ou excessif.
- Une asymétrie des plumes en croissance, si d'autres signes indiquent la présence d'une mue (période, mue des plumes de corps, renouvellement présent dans les deux ailes) et qu'il n'y a pas de signes cliniques de traumatisme : une repousse d'un groupe de plumes asymétriques peut indiquer la présence d'un ancien traumatisme.

L'absence de plumes sur toute une zone du corps peut être physiologique :

- La plaque incubatrice est une absence de plumes sur l'abdomen allant parfois jusqu'aux flancs, associée à un épaissement de la peau et une augmentation de la vascularisation cutanée. La présence d'une plaque incubatrice indique le statut reproducteur de l'oiseau : il est en période d'incubation des œufs ou en phase d'élevage des jeunes.
- Chez certaines espèces, la mue très intense voire simultanée de toutes les plumes d'une zone (hors mue simultanée des plumes de vol, cf partie I-3.3.3) est observée en milieu naturel, particulièrement chez les corvidés avec la perte des plumes de la tête (phénomène aussi observé notamment chez des mésanges et merles noirs). Cela peut être très impressionnant, rendant l'oiseau entièrement chauve sans atteinte clinique (Figure 43). Les oiseaux en captivité pour une longue durée ou ayant présenté une maladie ont plus de chance de présenter cette mue « chauve ».
- Des observations d'oiseaux perdant toute une zone de plumes en dehors de la mue, sans signes de maladie et sans impact sur leur cycle biologique ont été faites. Les plumes ont repoussé à la mue suivante (Tyne 1943).



Figure 43 : Geais des chênes (*Garrulus glandarius*) présentant une mue simultanée des plumes de la tête (photographie de Serge Filliung)

La mue et les caractéristiques des plumes permettent de déterminer l'âge d'un oiseau. Les informations détaillées par espèces peuvent se trouver dans les guides d'identification, mais nous allons voir ici quelques principes généraux pouvant s'appliquer :

- Chez certaines familles (laridés, accipitridés), les générations de plumages permettent de déterminer l'âge des individus jusqu'à plus de trois ans pour les grandes espèces. Mais pour la plupart des espèces, il est uniquement possible de différencier les stades juvénile, immature et adulte.
- Chez les passeriformes, les rectrices et les rémiges primaires de type juvénile sont généralement plus étroites, pointues, courtes, et moins colorées que celles de type adulte. Lorsque ces plumes sont retenues lors d'une mue post-juvénile partielle, elles permettent d'indiquer le statut immature de l'oiseau.
- Chez plusieurs grands rapaces, les rémiges et rectrices juvéniles sont plus longues que les plumes adultes ; le remplacement des plumes de vol s'étendant sur plusieurs années, il est normal d'observer des différences d'aspect et de longueur.

- Lorsqu'elles sont visibles, les barres de croissance sont indicatrices de l'âge : les barres situées au même niveau sur toutes les plumes d'un même groupe indiquent une pousse simultanée des plumes (Figure 44) donc un type juvénile, contrairement aux plumes adultes qui poussent l'une après les autres, présentant donc des barres décalées. Les barres de croissance sont des alternances de bandes plus claires ou foncées dans les plumes (à ne pas confondre avec les motifs normaux des plumes). Les barres de stress, qui sont des défauts de substance, peuvent être



Figure 44 : Barres de croissances bien visibles sur des rectrices d'une Hirondelle de fenêtre (*Delichon urbica*) (Erritzøe 2018), généralement un jeu de lumière est nécessaire pour les discerner.

- utilisées de la même façon comme indicateur d'âge. A noter, dans le cas des rectrices cette continuité des barres peut se retrouver chez des oiseaux adultes suite à une mue d'effroi entraînant la perte et repousse simultanée des plumes (partie II-3.1).
- Les tectrices de type juvénile sont généralement de texture plus douce, elles sont moins structurées et pigmentées que les types post-juvéniles. Elles sont également plus courtes, ont des barbes et barbules moins nombreuses et une partie pennacée plus faible, elles sont ainsi plus légères.

1.2. Evaluer et relever les anomalies cliniques

Les plumes doivent être considérées comme un organe qu'il faut préserver au maximum pour améliorer le pronostic de réhabilitation, et non pas comme des structures pouvant être facilement remplacées. Beaucoup d'oiseaux ne sont pas capables de supporter la captivité nécessaire à un renouvellement des plumes si celles-ci sont trop abîmées pour leur survie dans le milieu naturel. Il est donc conseillé à l'admission, d'examiner les plumes dans leur ensemble, puis individuellement pour les plumes de vol une fois l'oiseau stable. Cet examen peut suivre les points suivants :

- Décrire les zones d'absence de plumes n'étant pas des aptéries normales.
- Décrire les anomalies de plumes :
 - o Couleur
 - o Qualifier l'état d'usure des plumes : normale, usée/effilochée, épointée, tordue, cassée mais réparable, cassée non réparable, manquante.
 - o Morphologie et dystrophies.
 - o Présence de parasites.
 - o Contaminants :
 - Corporels : fèces, urates, sang, pus, sécrétions.
 - Environnementaux : produits huileux (hydrocarbures, huiles végétales et chimiques, huile de poisson...), eau, terre...
 - o Présence d'une mue et état de la mue.

Il est conseillé lors des examens physiques chez les oiseaux stables, de noter la condition des rémiges primaires, rectrices et éventuellement rémiges secondaires pour surveiller le maintien de la condition du plumage et faire un suivi de mue s'il y en a une. L'Annexe 2 est une proposition de notation pour les plumes de vol lors de l'examen clinique.

Chez les oiseaux aquatiques et plus particulièrement les juvéniles, l'imperméabilité du plumage doit être évaluée une fois l'oiseau stabilisé pour adapter le protocole de réhabilitation et le cas échéant pour restaurer l'imperméabilité au plus tôt.

Un plumage en mauvais état peut avoir une ou parfois plusieurs causes concomitantes, directes ou indirectes. En plus de ce qui a été évoqué lors des parties précédentes, le plumage peut apporter quelques autres informations lors de l'examen clinique :

- Un oiseau présentant des plumes sales terreuses, usées surtout aux rectrices, est probablement en incapacité de voler depuis un certain temps.

- Une forte charge en ectoparasites, un plumage défraîchi, terne, sont des signes chroniques de débilitation, l'oiseau souffre probablement d'une affection ancienne. La captivité est aussi un facteur d'augmentation de la charge parasitaire via le stress engendré. Il est donc recommandé d'évaluer la charge de parasites externes à l'admission et de réévaluer celle-ci régulièrement lors de l'hospitalisation. Il est conseillé de déparasiter les animaux à leur arrivée si cette charge est élevée pour améliorer leur état général, ou lors du passage en réhabilitation avec plusieurs animaux logés ensemble pour prévenir la contamination des autres pensionnaires.
- Des plumes souillées par des déjections peuvent indiquer une atteinte digestive ou une débilitation avancée.
- La présence de sang dans les plumes, des plumes cassées ou arrachées peuvent avoir de nombreuses origines traumatiques. La présence de sang même très légère, ou de traces de salive sur le plumage peut indiquer une prédation avec plaie profonde mais peu productrice, et doit encourager à un examen clinique détaillé pour chercher les sites d'effraction cutanée.
- Les dystrophies de plumes atteignant tout le plumage peuvent être multifactorielles. Elles sont principalement une conséquence de malnutrition chronique, par abandon par les parents ou débilitation, ou en captivité par un régime alimentaire inadapté ; et nécessitent absolument un renouvellement des plumes. Tout stress et affection sous-jacente chronique dégradant l'état général peuvent avoir des conséquences sur la synthèse des plumes, et former des dystrophies et anomalies par réallocation énergétique en défaveur de la croissance des plumes.
- Une apparence mouillée chez des oiseaux marins et aquatiques peut venir d'une contamination même légère des plumes par des substances peu reconnaissables. Une fois l'oiseau stable et sec, si à la mise en bain l'eau pénètre de nouveau le plumage un nettoyage classique doit être mis en place.
- Si du prurit est présent, avec du picage et un surlissage, les causes de ce prurit doivent être adressées pour prévenir la perte de plumes, les folliculites, les dégâts folliculaires traumatiques et la contamination des plumes par les sécrétions cutanées anormales.
- Les anomalies de couleur du plumage peuvent avoir comme agent causal des facteurs de stress génétiques et environnementaux, des mutations génétiques, des maladies infectieuses, des blessures, des parasites, l'alimentation, l'âge des individus ou des radiations. Les environnements urbains sont souvent associés à la présence d'aberrations du plumage, bien qu'il semble exister un biais d'observation humaine (Zbyryt et al. 2021).

Les examens complémentaires ciblant les affections des plumes ne sont pas couramment effectués en centres de soins. Pour examiner des lésions microscopiques de plumes, il est nécessaire d'utiliser des plumes propres (fraichement muées, ou prises sur l'oiseau) et manipulées avec soin, sans toucher les vexilles. L'examen sous stéréo-microscope peut permettre d'observer des défauts de barbes et barbules. Pour plus de détails de microstructure il faut utiliser la microscopie électronique. Les plumes perdues en nombre spontanément lors de l'hospitalisation ou la réhabilitation peuvent être utilisées pour la recherche de parasites des plumes ou des follicules si du matériel épithélial est présent, ou pour la détection de métaux lourds.

Lors de repousse anormale de plumes, il est peu probable que les plumes des générations suivantes soient de bonne qualité. Pour explorer les causes d'une repousse anormale il est possible de réaliser des cytologies de biopsies de follicule plumeux ou des cellules résiduelles présentes au bout d'une plume perdue ou arrachée (Cooper 2002).

2. Limiter les dommages aux plumes lors de l'hospitalisation

Les principales causes de dommages aux plumes, et particulièrement aux plumes de vol, en hospitalisation sont d'origine traumatique, suite à des contentions non optimales ou des hébergements dans des contenants solides et abrasifs.

Les dommages aux rémiges primaires arrivent principalement aux sites de faiblesse tels que les barres de stress, et sont augmentés par l'hospitalisation via la contention, le logement, la contamination par les excréments, les bandages et adhésifs.

2.1. Précautions lors de la capture et contention

Les traumatismes de capture et de contention ont lieu lorsque l'oiseau est stressé et tente de fuir ou de se défendre. Une capture et une contention sont réussies lorsqu'elles permettent d'attraper l'oiseau rapidement et en infligeant le moins de stress possible, afin de limiter les traumatismes par choc avec l'environnement, auto-infligés avec le bec et les serres, et les blessures sur l'opérateur. Une fois une bonne contention réalisée, l'oiseau se relaxe et arrête de se débattre. De plus, une corrélation entre l'apparition de barres de stress sur des plumes en croissance et les manipulations humaines a été observée. Diminuer le stress d'une capture pourrait donc permettre la production d'un plumage de meilleure qualité (Murphy et al. 1988; Negro et al. 1994).

Pour les espèces diurnes, réaliser une capture par basse luminosité et/ou en lumière rouge permet de diminuer le stress et faciliter la capture. Pour la majorité des espèces, il est préférable de capturer les oiseaux à l'aide d'un tissu de taille adaptée (drap, serviette...) en le couvrant et en l'enfermant à l'intérieur, tout en maintenant les ailes et les pattes proches du corps à travers le tissu. Placer une serviette pour couvrir la tête lors de la contention permet de réduire le stress chez toutes les espèces. Cependant il faut faire attention au manque de ventilation et à l'hyperthermie induite. Une bonne contention est ferme mais douce.

Lors de contention, des substances huileuses peuvent être déposées dans les plumes par les mains de l'opérateur. Le lavage des mains avant des soins et entre les oiseaux, ainsi que l'utilisation de gants à usage unique, permet entre autre de diminuer ce transfert sur les plumes. La contention à l'aide de tissu permet de minimiser la perturbation physique du plumage mais aussi chimique, par la prévention de l'application de sécrétions cutanées sur le plumage. Il est conseillé donc d'avoir une serviette par oiseau pour la capture et la contention, réutilisable tant qu'elle n'est pas souillée. Ces précautions sont particulièrement importantes pour les espèces aquatiques, beaucoup plus sensibles aux conséquences d'une atteinte des plumes sur leur état général (Mullineaux et al. 2016; Hernandez et al. 2020).

Les considérations et techniques dépendent du type d'oiseau :

- Les petits passereaux stressent très facilement, les manipulations doivent donc être limitées au maximum. Ils peuvent être tenus avec la méthode bagueur (Figure 45) : le cou est placé entre l'index et le majeur, et la paume de la main englobe le dos et les ailes, ce qui prévient les mouvements intempestifs d'ailes. Lorsque les manipulations d'un oiseau doivent être fréquentes ou longues, la contention dans les mains peut à terme abîmer la structure des plumes. Dans ces cas, il est recommandé d'utiliser des tissus fins pour protéger l'intégrité du plumage lors de la contention. De part leur taille et surtout chez les poussins possédant peu de plumes, ces oiseaux sont sensibles à l'hypothermie, il faut donc s'assurer que les mains du manipulateur ne soient pas froides.
- Pour les oiseaux de taille moyenne, il est préférable de favoriser la contention avec un tissu, en plaçant une main autour de chaque aile et en

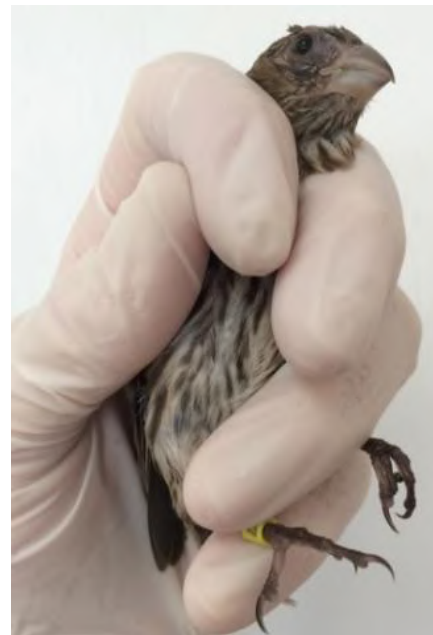


Figure 45 : Prise de contention de bagueur (Hernandez et al. 2020), permet de restreindre tout mouvement (particulièrement les battements d'aile) tout en ayant accès aux différentes parties du corps.

enroulant l'oiseau dans la serviette de sorte à immobiliser les pattes et les ailes contre le corps. Pour minimiser les risques de blessure, il est préférable de se faire aider par une autre personne. Les colombiformes et galliformes sont particulièrement sensibles à la perte de plumes lors de capture et de contention par mue de stress. Connaître les espèces susceptibles d'avoir ces réactions permet d'anticiper et de réduire le taux d'échec de capture et la perte de plumes.

- Pour les grands oiseaux tels que les cygnes, les oies (...), il est conseillé de les attraper par le cou avec des gants de contention puis de restreindre les ailes et les pattes avec un grand drap. Ils peuvent être maintenus sous un bras contre le corps, la tête de l'oiseau vers le dos du manipulateur.
- Pour les rapaces, des gants de contention sont nécessaires. La plupart des rapaces vont utiliser leurs serres comme premier moyen de défense ; ils cherchent donc à les projeter en avant tout en s'acculant dans un coin, salissant et usant leurs plumes. La technique de capture est donc très importante pour le maintien de la condition des plumes : l'oiseau doit voir l'opérateur le moins possible, et la capture doit être rapide en sécurisant les pattes. Il est possible pour la capture de faire tomber un large tissu ou un filet sur l'oiseau pour le couvrir entièrement, y compris la tête. Les serres sont à l'origine des dégâts auto-infligés sur les plumes et les yeux, les pattes nécessitent donc d'être attrapées et restreintes à tout moment avec une main, en les maintenant avec l'index entre elles le plus proche du corps possible.

2.2. Transport

Pour transporter un oiseau tout en prenant soin de ses plumes, quelques principes sont à respecter (DeLaine 2007) :

- Le contenant doit être atraumatique pour les plumes, c'est-à-dire que les parois doivent être pleines plutôt que constituées de barreaux ou de grillage. En effet avec le stress de la capture et du transport, l'oiseau va sans doute frotter ses plumes de vol contre les parois. Le grillage ou les barreaux vont porter atteinte à la cohésion des vexilles voire peuvent tordre et briser des barbes causant des dommages permanents (Figure 46).



Figure 46 : Torsions et sections des extrémités des rémiges primaires d'un Faucon émerillon (*Falco columbarius*) en sortie d'une caisse de transport (source personnelle).

- Le contenant doit être sombre pour limiter le stress et le choc de l'oiseau contre les parois s'il tente de s'échapper. Si la porte du contenant est ajourée et/ou grillagée, elle doit être couverte avec une serviette pour diminuer le contact visuel générant du stress, ainsi que pour prévenir l'abrasion des plumes contre celle-ci.
- Le contenant doit avoir une taille adaptée à l'espèce : en hauteur, l'oiseau doit pouvoir se tenir debout sans fléchir ; en longueur et en largeur l'oiseau doit pouvoir se placer de sorte que les rémiges et rectrices ne touchent pas les parois.
- Les oiseaux adultes de toutes espèces doivent être transportés individuellement.
- Il est fortement conseillé de fournir un tapis ou du papier journal au sol du contenant pour limiter le côté glissant et absorber un maximum de déjection pour limiter la contamination des plumes.

Exemples :

- Lors de trajets courts, il est possible de transporter les oiseaux en contention sécurisée, emmaillotés dans une serviette avec tête cachée ; attention cependant à l'hyperthermie possible.
- Pour toutes les espèces d'oiseaux, le transport dans des boîtes en carton de taille adaptée est possible. Cependant, elles sont facilement abimées et salies et doivent être changées pour chaque animal et entre les trajets.
- Pour les passereaux, le transport peut se faire dans des sacs en tissu sombres fermés étroitement. L'obscurité, le soutien et le contact visuel absent leur permet d'y être calmes. De plus, la recapture est moins stressante et traumatisante que dans une boîte, l'oiseau étant confiné dans une structure souple et un environnement assombri dans lequel seule la main passe. Les sacs doivent être changés lorsqu'ils sont souillés.
- Les cages de transport destinées aux animaux domestiques peuvent être utiles. Si elles comportent des barreaux ou des zones potentiellement traumatiques, des serviettes peuvent être placées sur les parois pour protection.
- Pour les rapaces stressés, la fabrication d'une protection de queue (Figure 47) pour le transport peut être utile.
- Pour les ansériformes et espèces aquatiques, il est intéressant de fournir un moyen de transport avec un filet légèrement surélevé pour éviter toute contamination avec des déjections, surtout lors du transport pour le relâché.

2.3. Logement en hospitalisation

Les oiseaux en captivité présentent des abrasions excessives des plumes de vol, et notamment des rectrices lors de séjours en cage. Les plumes en croissance sont particulièrement fragiles et sensibles aux contaminations. Les principes de préservation des plumes en hospitalisation sont les mêmes que pour le transport (Hernandez et al. 2020; Mullineaux et al. 2016; Gartrell et al. 2009).

- Pour limiter l'usure et les plumes cassées, il faut utiliser des cages ou boîtes atraumatiques (boîtes en carton bien ventilées, contenant à parois pleines en bois, en plastique ou en filet, protection vis à vis des parois grillagées).
- Afin de diminuer les contacts visuels et les réactions traumatiques de stress, il est possible de couvrir les zones exposées avec un drap clair pour laisser la lumière passer.
- Le logement doit être individuel chez les adultes, et suffisamment large pour que l'oiseau puisse avoir des postures normales sans endommager ses plumes, idéalement, il doit pouvoir faire demi-tour dans la cage sans que sa queue ne touche les bords.
- Si la condition de l'oiseau le permet, ajouter un perchoir permet d'améliorer le bien-être de la plupart des espèces et la condition des plumes par moins de contamination et moins de frottements. Il doit être suffisamment bas pour que l'oiseau se tienne droit sans baisser la tête, et assez loin des parois pour que même en se tournant dessus les plumes ne frottent pas. Attention aux espèces à queue longue, le perchoir doit aussi être assez haut pour que la queue ne touche pas le sol.
- Chez les rapaces et les espèces très stressées, il est conseillé de mettre une protection de queue dès leur admission (Figure 47). La protection est réalisée avec un matériau assez solide (film radiographique, pochette plastique, cartons de dossiers épais) replié sur lui-même et scotché de sorte à former un contenant pour la queue : il doit être légèrement plus large que les rectrices lorsque la queue est fermée et doit couvrir les 50% les plus distaux des rectrices (à adapter selon l'espèce et la longueur de queue). L'adhésif utilisé pour fixer la protection à la queue doit être un adhésif léger non traumatique pour les barbes, apposé sur les rectrices et les plus longues sous caudales et sus



Figure 47 : Protection de queue (Lacasse 2015) réalisée ici avec du papier à enveloppe épais. Le matériau n'étant pas étanche il doit être changé lorsqu'il est souillé.

caudales pour maintenir la protection en place. Il ne faut pas mettre de protection si la queue est humide ou souillée, des moisissures peuvent se développer. Attention à ne pas prendre les plumes de cloaque avec, de sorte à ne pas boucher celui-ci et que les déjections ne rentrent dans la protection. La présence d'une contamination à l'intérieur de la protection doit être vérifiée régulièrement. Elle ne doit pas être gardée trop longtemps sans être changée. Si des retrices sont en croissance, une protection de queue peut provoquer des malformations (Lacasse 2015; Mullineaux et al. 2016).

- Le sol de la cage doit être couvert de matériaux absorbants et celle-ci doit être gardée propre, les boîtes en carton doivent être changées régulièrement. En plus de contaminer l'ensemble des plumes, une propreté insuffisante de la cage entraîne la souillure du cloaque pouvant dans les cas sévères aller jusqu'à une obstruction par les plumes formant alors un bouchon.
- Chez les espèces aquatiques hors ansériformes, la difficulté en hospitalisation est de garder le plumage intact pour :
 - o conserver ses propriétés d'imperméabilité : une contamination du plumage ne peut que rallonger la période de réhabilitation.
 - o éviter une impaction chronique du cloaque suite à une obstruction par les plumes souillées, plus fréquent chez ces espèces, qui s'accompagne ensuite d'une atonie et une incapacité au retour en milieu naturel. La zone peut être nettoyée à l'eau tiède pour éviter l'obstruction par les plumes et les dermatites lorsque des souillures apparaissent.

Les différentes espèces aquatiques requièrent des logements différents selon leurs besoins, leur âge et leur affection. Les adaptations spécifiques et des exemples de structures détaillés peuvent être trouvés dans la littérature (Miller 2012; Hernandez et al. 2020; Duerr et al. 2020). Les serviettes et toutes sortes de sols induisent une contamination par les fèces même avec un nettoyage régulier, et une perte de la qualité du plumage. Il est donc nécessaire de changer le sol au moins deux fois par jour. Pour une hospitalisation supérieure à du très court terme, il est préférable d'équiper la structure de logement avec un filet en fond de cage sur lequel l'oiseau peut se tenir pour le surélever et limiter la contamination du plumage (Figure 48). Cela est de plus préférable pour les espèces n'ayant que très peu d'activité terrestre et risquant des troubles des pattes si elles restent trop longtemps sur du sol plein.



Figure 48 : Exemple d'installation d'hospitalisation avec un filet laissant passer les déjections (Hernandez et al. 2020), installé sur un cadre en PVC posé sur des fixations au mur.

2.4. Alimentation et complémentation

La nutrition est l'une des clés les plus importantes pour une réhabilitation réussie, si ce n'est la première clé. Si l'oiseau subit des contraintes nutritionnelles alors qu'il mue, le premier ajustement chez les adultes est une diminution de l'intensité de mue et possiblement de la vitesse de croissance, et pour la mue juvénile une diminution de la vitesse de croissance. Puis la qualité des plumes diminue avec une perte de longueur et de densité, et enfin des malformations apparaissent.

L'état des plumes est un bon indicateur lors de fortes carences si des dystrophies apparaissent (partie II-2.1). En effet le plumage est une priorité dans le développement des oiseaux y compris lors de la croissance des jeunes, bien qu'il y ait d'autres fortes demandes énergétiques en même temps. Ainsi les plumes poussent malgré des périodes de jeûne ou de malnutrition. L'état général et le développement osseux chez les juvéniles sont des indicateurs pouvant donc subir des altérations avant l'apparition de dystrophies. Une malnutrition, même sans atteinte du plumage, peut donc tout à fait réduire les chances de survie à l'état sauvage (MacLeod et al. 2001; Boag 1987). Nous n'allons pas revoir ici les différents régimes alimentaires spécifiques. Seuls les principes pour assurer une bonne nutrition et le développement d'un plumage suffisant pour la réhabilitation seront mis en avant.

Les aliments donnés en centre de soins pour la faune sauvage peuvent être équivalents du point de vue nutritionnel au régime alimentaire naturel, cependant les espèces sont adaptées à des formes d'aliments qui leur sont propres. Une alimentation avec des formulations de

substitution, même équilibrées, offrent moins de possibilité d'assimilation et de métabolisation (MacLeod et al. 2001).

Un régime avec tous les nutriments et l'énergie nécessaire peut donc en réalité être nutritionnellement inadapté. Pour les régimes insectivores par exemple, il est possible qu'il y ait des nutriments ou des propriétés spécifiques de certains insectes qui ne soient pas identifiées et qui ne peuvent pas être remplacées par des aliments de substitutions, même formulé comme étant un substitut d'insectes (Perlman et al. 2011). Il existe de plus des changements de régime alimentaire selon les saisons.

Ainsi, des régimes a priori adaptés du point de vue des nutriments et des complémentations chez des martinets ont causé, en plus des mauvais développements corporels, des déficiences de plumage avec des rétentions de fourreaux nécessitant un retrait manuel, des barbes sans maintien formant des vexille non intègres et faibles, des strictions et des barres de stress (Fusté et al. 2013) (Figure 49). Les différentes espèces de corvidés vont présenter un développement de qualité différente avec un régime alimentaire identique basé sur leur caractère omnivore (van Grouw 2018). Un dernier exemple est le cas des ansériformes sauvages assimilés aux ansériformes domestiques et qui sont donc souvent nourris avec des aliments issus du commerce ; or les espèces sauvages ont chacune des besoins différents qui sont différents de ceux des animaux d'élevages, comme le ratio énergétique et protéique et le besoin en vitamines B (Hernandez et al. 2020).



Figure 49 : Dégâts généralisés du plumage obtenu suite à une alimentation à base de viande hachée (Haupt 2007).

La meilleure solution à tout type de malnutrition pour une bonne réhabilitation n'est pas la complémentation en nutriments, mais l'alimentation identique à celle rencontrée à l'état sauvage. Si le régime alimentaire est adapté à l'espèce cible et apporté en quantité suffisante, l'oiseau va réguler lui-même ses apports nutritionnels, y compris chez les juvéniles. Il est donc fortement conseillé de fournir des aliments variés basés sur le régime naturel de l'espèce.

Chez les rapaces par exemple, il est possible de varier le régime alimentaire avec des poussins de un jour, des rats et souris, des cailles, du lapin et des pigeons. Pour les ansériformes, des apports en végétaux et insectes permettent d'équilibrer la ration. Pour les espèces granivores dont la composition en graines du régime n'est pas forcément très connue, il est intéressant de proposer des mélanges de graines variés et en période de mue (même sans mue active) ou si l'oiseau doit faire pousser des plumes, un apport insectivore riche en protéines et calories. Des compléments vitaminiques spécialement conçus pour améliorer la croissance de la plume et la solidité de la kératine existent, mais ne peuvent pas se substituer à un régime alimentaire adapté et nécessitent d'être vigilant vis-à-vis des excès de supplémentation.

De même, varier les espèces de poissons données aux piscivores permet un meilleur apport. Cela doit être accompagné de supplémentations vitaminiques et calciques surtout si les poissons fournis ne sont pas vivants. Bien qu'il soit en effet très préférable de fournir des poissons vivants, cela n'est pas facile selon les structures et des poissons congelés sont donc souvent l'aliment proposé. Il est cependant nécessaire de veiller à deux choses :

- Le poisson décongelé à température ambiante perd ses vitamines solubles, il est donc recommandé de le faire décongeler lentement au frigo pendant 24-48h dans un contenant fermé.
- Les poissons décongelés doivent être proposés entiers dans de l'eau pour stimuler la prise alimentaire et limiter la contamination des plumes de la face avec les huiles. Si l'oiseau se baigne dans l'eau contenant les poissons, même entiers, il peut contaminer son plumage et perdre son imperméabilité, il est donc important si la nourriture est fournie dans l'eau d'un bain de surveiller la qualité de l'eau et retirer les poissons si nécessaire.

Parmi ces espèces, les grèbes présentent la particularité de manger des plumes, qui peuvent constituer jusqu'à plus de 50% de la capacité de leur estomac, pour aider leur digestion. Des petites plumes de contour propres obtenues d'oiseaux décédés de maladie non infectieuse peuvent être proposées dans l'eau. Cela est indispensable pour les juvéniles, qui n'ont pas l'apport de plumes fourni normalement par leurs parents (Duerr et al. 2020).

Enfin, surtout lors du nourrissage des jeunes ou de gavage, les aliments peuvent former des concrétions dans les plumes de la face et du cou. Cette souillure des plumes peut accroître le risque d'hypothermie chez les juvéniles et les oiseaux débilités, et former un point d'entrée pour l'eau, donc une perte d'imperméabilité chez les espèces aquatiques. Il faut ainsi garder les oiseaux propres, en premier lieu en faisant attention lors du nourrissage et si il y a une

souillure des plumes, les nettoyer rapidement à l'eau tiède en prenant garde de ne pas étaler et enfoncer la nourriture dans les couches profondes des plumes (Gartrell et al. 2009).

2.5. Considérations lors d'actes

2.5.1. Considérations pré- et post-opératoires

Le retrait des plumes augmente les besoins énergétiques par la thermorégulation et la repousse des plumes, en parallèle de la récupération chirurgicale ou des autres affections. Limiter le nombre de plumes arrachées pour une chirurgie favorise un meilleur rétablissement post-opératoire. Il est conseillé d'arracher les plumes sur 0,5-1 cm autour du site d'incision, afin d'avoir une zone stérile tout en limitant les pertes énergétiques. Les plumes autour du site chirurgical peuvent ensuite être maintenues en dehors du champ opératoire grâce à de l'adhésif peu traumatique.

Il est fortement déconseillé d'arracher les rémiges et rectrices en vue d'une chirurgie, de part :

- Les besoins énergétiques supplémentaires requis pour la repousse de ces plumes.
- L'augmentation du risque de dystrophie lors de la repousse par dommages folliculaires et folliculites notamment induite par la chirurgie.
- Les traumatismes potentiels sur les futures plumes en croissance lors des manipulations et durant l'hospitalisation.
- L'augmentation de la durée de réhabilitation.

Les petites plumes de contour et duvets peuvent être arrachés en petits groupes de 3-4 plumes, en tirant dans la direction opposée à la pousse de la plume, et en maintenant la peau et les tissus mous avec l'autre main afin de limiter les dégâts aux follicules et la formation d'hématomes. Si la peau est abîmée et qu'une extraction des plumes risque d'entraîner un défaut de vascularisation ou de cicatrisation de la plaie chirurgicale, il est possible de couper les plumes à leur base. Ces plumes devront être par la suite remplacées par une mue, naturelle ou induite. La coupe de plumes et la durée nécessaire pour une repousse doivent être prises en compte dans la durée de réhabilitation.

Si possible, les incisions chirurgicales doivent être réalisées sur les régions aptères ou de manière à limiter au maximum les dégâts sur les follicules plumeux. En post-opératoire, le sang et les exsudats peuvent être nettoyés des plumes autour du site à l'eau tiède.

Comme vu précédemment, les oiseaux aquatiques sont très sensibles aux atteintes du plumage à court terme. Pour diminuer le point d'entrée d'eau dans le plumage, la marge de plumes arrachées est de 3mm autour du site. Il est aussi préférable que leur plumage soit le plus imperméable possible avant une chirurgie pour envisager un accès à l'eau rapide, ce qui permet de garder les incisions plus propres et rencontrer moins de problèmes secondaires.

Dans le cas des oiseaux aquatiques ne pouvant pas se baigner suite à une chirurgie, il est possible de les brumiser avec de l'eau claire après les avoir nourris ou manipulés pour les encourager à réorganiser et nettoyer leurs plumes (Hernandez et al. 2020; Gartrell et al. 2009). Enfin lors de chirurgie, particulièrement sur ces oiseaux, il faut veiller à ce que du sang n'aille pas sur les plumes, et que la plaie soit suturée de manière étanche, sans prise de gras sous-cutané dans la plaie. Les exsudations d'une plaie mal fermée, séreuses et lipidiques peuvent contaminer le plumage, de même que les désinfectants.

2.5.2. Soins divers

Lors de soins de plaie, il faut éviter de détremper l'oiseau avec les solutions antiseptiques pour garder les propriétés d'isolation et d'imperméabilité des plumes. De même, les pommades et autres agents topiques huileux vont laisser des résidus altérant la structure des plumes, il est donc préférable si possible d'utiliser des produits solubles dans l'eau pouvant être facilement nettoyés.

Les bandages d'ailes sont utiles dans de nombreuses atteintes. Ils permettent aussi lorsqu'une blessure rend l'aile pendante de la maintenir pour éviter que cette dernière ne traîne au sol et que les rémiges s'abîment. Les adhésifs utilisés ne doivent pas être directement appliqués sur les plumes, car lors du retrait ils peuvent fortement endommager les barbes et barbules. Les bandages ne doivent pas compromettre le développement des rémiges en croissance, il faut donc prendre en compte la régénération des plumes manquantes ou la présence d'une mue. Enfin, ils doivent être changés régulièrement, et systématiquement lorsqu'ils sont mouillés ou salis, les plumes pouvant moisir en dessous.

Les adhésifs par pression sont couramment utilisés dans la pratique pour certaines situations, comme lors du positionnement pour des radiographies, des chirurgies ou lors de soins. Ces adhésifs sont conçus pour rester plus ou moins bien attachés malgré l'humidité, et laissent des résidus ou créent des dommages variables. Ces dommages peuvent être limités grâce aux propriétés de déformation des plumes et réversibles avec du lissage par l'oiseau, bien que l'augmentation d'énergie nécessaire pour rétablir son plumage entraîne l'augmentation de ses besoins quotidiens. L'arrachement des barbes est par contre un dommage permanent, et se

produit lorsque le pouvoir adhésif est trop puissant. Une étude a permis de considérer certaines caractéristiques des adhésifs pour évaluer leur caractère traumatique. Il semble préférable de privilégier (Hill 2020) :

- Une propriété adhésive la plus faible possible.
- Une forte flexibilité (en papier ou tissu) : les adhésifs plus flexibles ont causé moins d'arrachement des barbes et barbules.
- L'absence d'additifs notamment plastifiants : ceux possédant une surface non collante plastifiée possèdent moins de flexibilité.

3. Réhabilitation et plumage

3.1. Considérations en volière pour maintenir et entretenir les plumes

3.1.1. Eviter les dégâts traumatiques et le stress

En volière les dégâts traumatiques sur les plumes ont lieu principalement par collision et frottement contre les parois des volières, les perchoirs ou le sol. Les matériaux de construction des volières dépendent des besoins des espèces. Avec les matériaux grillagés, les plumes passent dans les mailles et s'abîment rapidement voire se cassent. Pour limiter les dégâts contre les murs, il est conseillé que ces derniers soient : (i) faits de lattes de bois ou matériel similaire, plein et solide, (ii) disposés de façon verticale afin que les plumes de queue ne puissent pas passer entre et se cassent lorsque l'oiseau s'accroche aux parois, (iii) se chevauchent pour permettre à la lumière de rentrer sans visibilité sur l'extérieur. Les grillages peuvent être utilisés comme couche de protection extérieure.

Au contraire, certaines espèces comme les picidés ne peuvent pas être gardées dans des structures en bois, les surfaces intérieures doivent plutôt être en plastique ou métal. Chez les petits passereaux, l'utilisation de volières grillagées permet une réhabilitation sans dommages supplémentaires aux plumes (Miller 2012).

Ces traumatismes des plumes ont lieu lorsque l'oiseau est stressé notamment par la présence humaine. La diminution de ce stress passe par une protection visuelle : brise-vue, refuges et cachettes adaptés à l'espèce dans les volières. Les parois pleines conseillées pour limiter les dégâts d'usure permettent aussi un isolement visuel. Les abris peuvent être formés par toute sorte de matériaux : troncs creux, imitation de buissons avec des branches, kennels pour animaux domestiques... Les jeunes corvidés par exemple ont besoin d'une aire de repos en hauteur où dormir le soir : au crépuscule, ils cherchent un endroit à l'abri pour la nuit de façon

frénétique, en volant dans les parois de l'enclos au point de s'abimer les plumes (Duerr et al. 2020). Un environnement moins stressant grâce aux refuges et brises-vue permet aussi une meilleure qualité des nouvelles plumes produites, par une diminution de création de barres de stress (Witter et al. 1995) et un plus faible risque de traumatismes sur les plumes encore vascularisées.

La présence de perchoirs permet de diminuer le temps au sol et sur les parois, et de limiter l'abrasion des plumes. Ils nécessitent d'être régulièrement renouvelés et nettoyés pour éviter la contamination des plumes. Beaucoup d'oiseaux ne sont pas capables de voler en début de réhabilitation et donc d'atteindre les perchoirs. Ils doivent tout de même avoir une possibilité de se tenir en hauteur ou avoir accès à des systèmes d'échelle pour atteindre les points de repos élevés.

Enfin, le logement en réhabilitation de plusieurs oiseaux doit se faire avec des individus de la même espèce, et chez des espèces supportant leurs congénères. Attention à ne pas mettre trop d'oiseaux dans la même volière : la surpopulation d'oiseaux, même chez les juvéniles, peut conduire à du stress et des combats liés à la compétition pour la nourriture ou au manque d'espace, induisant des dommages aux plumes. Le nombre d'oiseaux pouvant être logés ensemble dépend aussi du comportement individuel de ceux-ci, de la saison (en saison de reproduction les comportements de territorialité peuvent être plus présents), et de la capacité à maintenir les éléments intérieurs propres.

Si un oiseau présente une perte de plumes localisée en réhabilitation, bien que rare il est possible que cela soit du picage. Les causes infectieuses et les douleurs résiduelles suite à un traumatisme sont à investiguer. Le picage comportemental est très rare chez les oiseaux européens d'origine sauvage, gardés en captivité dans un but de réhabilitation. Il a été décrit chez des rapaces et des corvidés et peut apparaître lors d'une longue captivité, d'un manque de stimulation et de contacts sociaux, ou chez les individus placés régulièrement dans des situations stressantes ou subissant des stimulations stressantes (contacts avec des chiens, proximité de route) (Smith et al. 2009; Duerr et al. 2020).

3.1.2. Eviter les contaminations

La contamination des plumes lors de la réhabilitation entraîne une augmentation des pertes thermiques et du comportement d'entretien des plumes et donc une plus forte dépense d'énergie. D'un autre côté, des conditions de logement non adéquates peuvent entraîner l'abandon de l'entretien du plumage de l'oiseau. Lorsque les corneilles et corbeaux sont plus de deux dans une volière, ils peuvent être incapables de suffisamment se détendre pour avoir des comportements d'entretien des plumes (Stocker 2005).

Pour permettre à l'oiseau d'entretenir ses plumes, il est conseillé si son état le permet de mettre à disposition des bacs d'eau adaptés à l'espèce pour des bains, renouvelés régulièrement. Pour les espèces à mode de vie terrestre, le bassin doit être suffisamment profond pour que l'oiseau puisse tenir debout dans l'eau, et d'un diamètre minimum pour permettre le bain sans percuter les bords avec les plumes. Il est préférable que le bassin ait un bord suffisamment épais pour permettre à l'oiseau de s'y percher, et avoir donc un meilleur accès au bain. D'autres formes d'enrichissement des volières peuvent encourager l'oiseau à nettoyer ses plumes, comme chez les petits passereaux qui utilisent l'eau sur la végétation. Un manque d'entretien du plumage une fois en réhabilitation est un signe de mauvaises conditions de logement, de stress ou d'affection sous-jacente.

Pour les espèces aquatiques, les recommandations de format des piscines sont très différentes selon les modes de vie, d'alimentation et de prise de boisson, et doivent être prises en considération lors de la conception des piscines (Miller 2012). L'eau doit être renouvelée continuellement avec de l'eau propre pour éliminer les résidus de nourriture et de poisson, de déjections, avec par exemple des systèmes de trop-plein ou de filtres. L'absorption des contaminants par les plumes est très rapide et une contamination du plumage, même très fine, peut avoir des conséquences importantes sur la réhabilitation de l'oiseau au point de nécessiter une nouvelle intervention de nettoyage des plumes, comme pour les huiles de poissons dont les oiseaux pourraient ne pas être capables de se débarrasser par eux-mêmes (Morandin et al. 2014). Certaines espèces sont plus sensibles à la perturbation des plumes par des contaminations, probablement de par la nature de leurs plumes.

Les piscines doivent aussi avoir des rampes et des espaces de repos au sec avec des substrats adaptés à l'espèce, notamment pour permettre aux oiseaux d'exprimer les comportements d'entretien ou de se mettre au sec en cas de perte d'imperméabilité du plumage (Figure 50). Ainsi lorsque les structures adéquates pour une réhabilitation d'une espèce ne sont pas disponibles, les besoins étant spécifiques et leurs réponses difficiles à mettre en place il est

préférable d'envoyer les individus vers des structures adaptées. Les piscines doivent être au minimum nettoyées tous les trois jours, il est cependant préférable de le faire tous les deux jours. De même les perchoirs doivent être très régulièrement nettoyés en profondeur, et doivent être nettoyables sans utilisation de détergent, par exemple au karcher (Dauteloup 2010).



Figure 50 : Exemple d'installation en réhabilitation pour des grèbes pour maintenir ou retrouver l'imperméabilité des plumes (Duerr et al. 2020). Une plateforme avec matériau adapté est installée avec un angle pour permettre un accès facile, avec une lampe chauffante ; des gamelles permettent d'apporter différents types de nourriture sans polluer l'eau.

La réhabilitation de juvéniles d'espèces aquatiques nécessite beaucoup d'attention et de précautions. En général, leur plumage n'est pas imperméable à l'admission, et placés dans l'eau ils peuvent se refroidir rapidement. A l'état sauvage, les moments de couvaison et de repos au sec sont très importants pour permettre aux poussins de se sécher et à leur duvet de retrouver sa capacité de résistance à l'eau, plus faible que celles des plumages adultes. Ils doivent donc avoir un accès limité à l'eau qui est progressivement augmenté pour obtenir leur imperméabilité, et ce toujours en laissant à disposition un accès hors de l'eau. Les sessions de bain les encouragent à entretenir leur duvet et nouvelles plumes. L'installation doit être nettoyée deux fois par jour pour prévenir la contamination du plumage.

Les protocoles de réhabilitation pour permettre la récupération ou la mise en place de l'imperméabilité chez les juvéniles dépendent de l'espèce concernée. Ces protocoles par famille, les consignes détaillées et l'évolution des structures selon l'âge ont été précisément décrits (Duerr et al. 2020).

3.2. Enture

3.2.1. Conditions

L'enture ou empennage se réalise principalement sur les rémiges primaires et les rectrices. Les plumes doivent être réparées pour le vol mais aussi pour la protection des plumes encore intactes : les plumes adjacentes à une plume cassée ont plus de risques de se casser à leur tour. L'impact de rémiges secondaires endommagées sur le vol est moins important, l'enture est donc beaucoup moins pratiquée pour ce groupe de plumes. Suite à l'enture, la plume greffée sera muée à la prochaine mue naturelle. Lorsque la procédure est correctement réalisée, elle semble n'avoir que des impacts négligeables sur les performances de vol (Bridge 2008).

L'enture ne peut pas être réalisée si la plume est arrachée. Il n'est pas possible non plus de réaliser cette procédure sur des plumes en croissance, la vascularisation devant être complètement interrompue pour pouvoir procéder à une enture (Samour 2016). De plus, bien que ce ne soit pas une procédure lourde, elle nécessite une anesthésie générale de l'oiseau. Il est donc préférable que celui-ci ait entièrement récupéré de sa maladie ou de ses blessures avant de procéder à une enture, voire si possible il est même recommandé de réaliser l'enture peu de temps avant le relâché pour limiter le risque d'endommager les plumes en volière. Une surveillance de quelques jours permet de confirmer la réussite de la greffe (Parks et al. 2015). En effet, une plume mal greffée (par exemple fixée avec un angle inadéquat) peut entraîner une irritation intense et un hématome à la base du calamus, allant jusqu'à l'arrachage des greffes voire des calamus d'origine par l'oiseau, créant en plus un défaut de portance.

Les plumes utilisées peuvent être issues de la mue d'oiseaux, à condition d'être capable de reconnaître précisément la position des plumes dans l'aile, et ne doivent pas être usées. En centre de soins pour la faune sauvage, elles sont principalement prélevées sur des animaux décédés de causes a priori non infectieuses et présentant un plumage en bon état. Cependant, afin d'assurer un risque minimal de transmission d'agents pathogènes, il est possible de stériliser les plumes avec de l'oxyde d'éthylène, du formaldéhyde, un autoclave ou par congélation (élimination des parasites externes, Lierz et al. 2011).

Il est conseillé de prélever toutes les plumes de vol par conservation des ailes et de la queue entières, congelées ou séchées, afin d'être certain de la position de chaque plume. Sinon, il faut préciser pour chaque plume prélevée individuellement l'espèce, le sexe, le type de plume, sa latéralité et sa position dans l'aile. Les plumes d'un même oiseau doivent être stockées ensemble à l'abri des mites et de la lumière, à plat dans des boîtes ou des enveloppes. Les plumes peuvent être retirées du donneur par arrachage ou par coupe au plus proche de la peau.

3.2.2. Matériel

a) Colle

La colle époxy cinq minutes est composée d'une résine à temps de séchage de cinq minutes. Elle est préférée à d'autres car elle donne plus de temps pour correctement aligner les plumes. La prise de la résine peut être accélérée avec un sèche-cheveux. Elle permet un remplissage de cavité si jamais les surfaces à coller ne sont pas homogènes. Il est aussi possible d'utiliser de la superglue cyanoacrylate pour les opérateurs expérimentée, elle est à prise très rapide et solide à condition que les deux surfaces soient très ajustées, et qu'il n'y ait pas trop d'espace entre elles.

b) Implants

Plusieurs matériaux sont proposés pour les implants, ils doivent être solides et légers. Le plus utilisé est l'implant en bambou : il est léger et possède une résistance et une flexibilité comparable à la kératine des plumes. Il peut être trouvé en tailles différentes dans le commerce (baguettes...) et peut être assez facilement retaillé pour être ajusté à la plume. Idéalement le bambou jeune est préférable, sinon il faut immerger les implants dans l'eau pour vérifier qu'ils ne deviennent pas friables. Sont aussi proposés des implants en aluminium à partir d'aiguilles à tricoter pour les grandes espèces, ou en plastique, en carbone ou en fibre de verre. Pour les plus petites espèces, il est possible d'utiliser des cordes de guitare, des aiguilles de couture légèrement poncées, ou le calamus/rachis de la plume greffée poncé de façon à être ajusté. Il est aussi possible de réaliser l'implant avec le rachis d'une tierce plume.

c) Outils

- Coupe-griffes de taille adéquate ou assortiment de coupe-griffes de tailles différentes
- Ciseaux, petits et pointus
- Feutre
- Fines limes à ongles
- Carrés de carton fin ou de papier de 5x5 cm
- Adhésif type scotch de peintre/ de masquage
- Bicarbonate de sodium en poudre ou talc fin
- Pincettes à cheveux
- Tenaille droite, pincettes
- Coton
- Instrument pour fraiser l'intérieur des rachis : foret fin, trombone...
- Outils de taille : lames fines, papier-ponce
- Chiffons
- Seringues de 1 mL ou à insuline
- Pincettes courbées et à bout fin
- Règle et pied à coulisse
- Dremel

3.2.3. Préparation pré-intervention

a) Examen des plumes

Lors de l'examen clinique, les plumes doivent être examinées et évaluées : leur état, position, longueur, et une liste des plumes à remplacer doit être faite en déterminant à quelle hauteur l'enture aura lieu, sous anesthésie ou non. Les marquages nécessaires peuvent se faire au feutre. Les plumes ne doivent pas être cassées trop près de la peau pour permettre l'enture avec une projection suffisante de l'implant dans le calamus. La règle générale de projection nécessaire minimale dans le calamus est de cinq fois le diamètre de l'implant. On considère pour un oiseau de taille moyenne un minimum de 1 cm, et plus de 2 cm pour les très grandes espèces.

Si l'oiseau a les plumes intègres opposées à celles devant être remplacées, il est possible de mesurer ces plumes afin d'anticiper l'enture simplement avec une règle. De même, pour avoir une idée précise du diamètre des plumes de remplacement et des implants, on peut mesurer avec un pied à coulisse le diamètre des rachis à 1,5-2,5 cm de la base de la plume selon la taille de l'oiseau.

b) Adéquation des plumes

Le type, la position, la taille et la forme des plumes doivent correspondre aux caractéristiques des plumes de l'espèce. Le mieux est donc d'avoir des plumes issues de la même espèce, et des mêmes sexe et âge. En effet les caractéristiques des plumes (densité des barbes, largeur de rachis...) dépendent du vol, de l'habitat, et de la stratégie de mue de l'espèce (Pap et al. 2015). Il faut notamment faire attention à la différence de taille entre les mâles et les femelles chez les rapaces. Il est éventuellement possible d'utiliser des plumes de mâles d'une espèce pour une femelle d'une plus petite espèce de rapace par exemple, si les formes des plumes sont identiques. Un critère de plus pour un meilleur choix des plumes est la similarité de poids entre les oiseaux, en effet il existe une corrélation entre la masse corporelle et le diamètre des rachis (cf partie I-2).

c) Préparation des entures

Afin de diminuer le temps d'anesthésie, certains ouvrages recommandent de préparer les entures en avance. Lors du premier examen de l'oiseau pour déterminer les plumes à remplacer, des mesures peuvent être prises sur les plumes symétriques pour prévoir les longueurs de coupe selon : Longueur enture B = Longueur plume A - Longueur calamus restant A. Lors de la coupe de l'enture il est conseillé de conserver quelques millimètres de

plus à retailer par la suite pour l'ajustement. Cependant si plusieurs plumes sont à remplacer et qu'il n'y a pas de plume symétrique pour comparaison, il est compliqué de préparer la bonne longueur de toutes les plumes avant la procédure. Il est possible de pré-préparer la première plus proximale, pour les suivantes, elles devront être ajustées au fur et à mesure.

D'autres praticiens préconisent de ne pas préparer en avance les greffes et implants car les diamètres ne sont peut être pas ajustés à l'oiseau greffé. Ils réalisent donc ces étapes sur l'oiseau déjà anesthésié pour un maximum de précision.

Lors de la coupe des plumes à greffer, il faut veiller à ne couper que l'axe de la plume et pas les vexilles. Une coupe en biseau permet d'augmenter la surface de contact lors du collage et d'éviter les rotations (attention à couper en biseau de façon complémentaire). Il faut ensuite nettoyer l'intérieur du rachis en curant légèrement avec un foret de taille adéquat (pour ne pas créer de fissure) ou une tige de trombone.

Les implants doivent être choisis avec une longueur adaptée à l'espèce concernée. Ils sont classiquement choisis de 2,5 à 5 cm de long. La moitié allant dans la plume greffée peut subir un premier ajustement par taille et ponçage, et testée dans le rachis associé (Figure 51). L'implant doit pouvoir rentrer dans le rachis sans forcer, mais de manière ajustée.



Figure 51 : Plume montée sur implant (source personnelle).

3.2.4. Intervention

La procédure doit être réalisée sous anesthésie pour la gestion du stress de l'oiseau et l'immobilité nécessaire pour le positionnement correct des plumes. L'organisation du plan de travail est primordiale pour la diminution de temps de procédure. Si de nombreuses plumes doivent être greffées, il est préférable de le faire en plusieurs fois pour diminuer la durée d'anesthésie.

Tout le matériel et les équipements doivent être prêts avant de prendre l'oiseau pour la procédure afin de réduire au maximum le temps de manipulation. Ce dernier doit être en condition physique pour subir une longue anesthésie.

Les tâches à effectuer lors de la procédure sont la contention et l'anesthésie, la gestion de la résine, la taille des implants, et l'enture (mesures des plumes, alignement, greffe par collage). Il semble donc que trois opérateurs permettraient une réalisation optimale.

a) Ordre de greffe

Si plusieurs plumes sont impliquées, il faut commencer par la plus proximale puis pour chaque plume utiliser la précédente comme référence. Il faut donc les enturer les unes après les autres et ne pas les mélanger. Il est préférable de greffer à la base de la plume que plus distalement car le risque de fracture est plus important. Dans le cas d'oiseaux sauvages, une fois relâché le suivi ne sera pas réalisable, la technique la moins risquée est donc à favoriser.

b) Sécurisation

L'oiseau doit être anesthésié et positionné en décubitus dorsal, bien que le décubitus ventral soit parfois plus pratique pour l'enture des rectrices. Une fois l'aile en place, il faut rabattre les plumes de couverture et les maintenir avec de l'adhésif peu traumatique et sans résidus, de sorte à exposer la base de la plume à enturer. Faire glisser les cartons ou papiers de protection (Figure 52) sous le calamus pour protéger des débordements de colle.



Figure 52 : Installation de l'aile en décubitus dorsal, et protection des plumes adjacentes (source personnelle).

c) Coupe du receveur

Puis on coupe la plume à remplacer avec en dessous de la zone abimée, idéalement à la base du vexille, sinon en laissant au moins 1 à 2,5 cm de longueur selon l'espèce. La coupe peut se faire avec un coupe-griffe de taille adaptée ou à la Dremel (moins d'écrasement du rachis mais précision nécessaire) ; en biseau complémentaire à celui de la greffe s'il a été choisi d'en faire un.

Si le choix a été fait de réaliser un remplacement partiel avec une coupe distale au niveau du rachis, il faut faire attention à ne couper que le rachis et pas les vexilles. Il est possible de lisser légèrement le bout coupé avec des ciseaux fins ou une lime à ongles, afin d'avoir une meilleure apposition des plumes. Puis curer très légèrement l'intérieur du calamus.

d) Mesure et vérification en place

La vérification de la longueur, de l'alignement et de la symétrie de la plume, et l'ajustement du rachis en conséquence, sont primordiaux et doivent être réalisés plusieurs fois si un doute persiste (Barsony 2018).

Si la plume correspondante du côté opposé est présente, on peut mesurer la longueur nécessaire de plume à greffer par comparaison directe en prenant en compte la longueur de calamus restante sur la plume à greffer. Les traits de coupe peuvent être faits avec un feutre. Avant de recouper à la taille adéquate, maintenir la plume en place avec la ligne de coupe superposée à la fin du calamus et comparer la symétrie avec l'autre côté et les plumes adjacentes (Figure 53). Avec un pied à coulisse, il est possible de mesurer très précisément l'ajustement de longueur vis-à-vis des plumes adjacentes. Il ne faut couper qu'une fois la certitude acquise que la longueur est bonne. Il est préférable de couper légèrement plus long que nécessaire puis d'ajuster jusqu'à avoir la longueur requise.

Si la plume opposée est aussi absente, il faut prendre comme référence les tendances d'écarts de longueur de l'espèce, soit par comparaison avec les plumes adjacentes, soit en prenant l'aile de l'oiseau donneur comme référence.

Lors des coupes, il ne faut pas oublier de faire concorder au mieux les diamètres de rachis et calamus. A chaque coupe ou recoupe, il faut curer le rachis et si besoin ajuster l'implant en conséquence.



Figure 53 : Marquage des traits de coupe pour obtenir la longueur voulue de plume (source personnelle).

e) Ajustement de l'implant

Environ la moitié de l'implant doit se trouver dans la plume greffée et l'autre moitié dans le calamus. Tailler et poncer l'implant de sorte que chaque moitié soit ajustée à son site d'insertion. Une fois l'implant ajusté, le monter dans la plume, sans le coller, puis dans le calamus (Figure 54). Attention forcer risque de casser la tige de la plume, rendant l'enture impossible.

Une fois l'implant ajusté aux diamètres, le monter sur la nouvelle plume, puis installer cette dernière sur le calamus receveur pour vérifier une dernière fois la concordance de la longueur de la plume. Cette procédure doit être réalisée pour toutes les plumes à enturer en les positionnant toutes en même temps mais sans les coller. Le collage doit être fait une fois toutes les plumes prêtes.



Figure 54 : Vérification avant collage de l'ajustement de l'implant dans les deux parties et de la longueur de la plume vis-à-vis des autres une fois en place (source personnelle).

f) Collage

Une fois la longueur et la position de la plume vérifiée avec certitude, on passe à l'enture.

On commence par coller l'implant dans la plume greffée. Le côté allant dans la plume est roulé dans un peu de résine époxy en tournant pour bien la répartir, puis la moitié de l'implant est insérée dans le rachis.

Du côté du calamus, on peut de la même manière enduire l'implant, ou insérer de l'époxy dans le calamus à l'aide d'une seringue de 1 mL ou à insuline (prévoir plusieurs seringues car la colle sèche vite). Puis insérer l'implant dans le calamus et finir de positionner correctement la plume : elle doit être parallèle avec la précédente et les barbes doivent être parallèles avec celles des plumes adjacentes (Figure 55). Les rainures du rachis peuvent aider à l'alignement.



Figure 55 : Plume greffée avec bonne apposition de la greffe, et parallèle aux plumes adjacentes (source personnelle).

Nettoyer ensuite la colle excessive avec du coton, et saupoudrer légèrement avec du bicarbonate de soude au niveau de l'enture pour inactiver la résine restante. L'aile ou la queue doivent être maintenues en position anatomique fermées le temps que la résine sèche, soit en les maintenant à la main, soit en maintenant les plumes ensemble avec des pinces à cheveux. Une fois le montage sec, on peut retirer la protection sous la plume et le scotch maintenant les plumes de couverture, vérifier l'absence de colle sur les plumes et réveiller l'oiseau.

Si la cassure est proche de la base, l'implant de bambou fait office de bouchon car il ne peut pas être profondément enfoncé dans le calamus. Pour un meilleur maintien, il est possible après avoir collé la plume de remplacement, de la coudre afin d'assurer la tenue de la plume (Naisbitt et al. 2006).

g) Cas d'un remplacement partiel

Si l'enture est réalisée au milieu du rachis ou sur la partie distale on parle de remplacement partiel de la plume. La procédure est identique mais le résultat plus fragile. La plume cassée peut être utilisée si elle est disponible et en bon état, en recoupant son extrémité avec des ciseaux pour la rendre droite, et en minimisant la perte de longueur. Sinon, une plume doit être choisie de la banque et coupée à exactement la même longueur que la plume d'origine.

L'implant utilisé dans ces cas là est plus souvent une aiguille à coudre, de diamètre adéquat selon la plume, recoupée en longueur, et dont les extrémités sont limées à la Dremel.

L'aiguille est recouverte de colle et insérée plusieurs fois dans le rachis pour le remplir de colle. Elle est ensuite collée à la plume de remplacement puis insérée dans le rachis receveur après que son extrémité ait été elle aussi enduite de colle. Attention, il ne faut pas mettre de colle sur les vexilles. Une pression peut être appliquée avec un pince, puis l'excès de colle est retiré par limage une fois la colle séchée

Après le collage, il faut maintenir une pression au site de l'enture à l'aide de pinces d'électricien le temps du séchage. Les faces ventrale et dorsale de la jonction sont ensuite limées avec une lime à ongles. Il est recommandé pour solidifier le montage de créer une attelle sur la face ventrale par application de couches de glue cyanoacrylate et bicarbonate de sodium

h) Cas des plumes en croissance

Dans le cas d'une fracture d'une plume en croissance, il est possible de réaliser cette procédure suite à l'arrêt de saignement par application d'un bouchon en coton pendant

plusieurs jours, à condition que le rachis ou le calamus restant ait fini leur croissance, qu'ils soient secs et solides, et que la vascularisation ait disparu.

3.2.5. Post-enture

Suite à l'anesthésie, le réveil doit se faire en hospitalisation dans un milieu calme, sombre et atraumatique (par exemple en couvrant les parois de tissus). Il est conseillé d'attendre avant de proposer à l'oiseau de voler, et de prévenir les mouvements d'aile jusqu'à 24h après la procédure. Quelques jours de surveillance avant le relâché permettent de s'assurer de la solidité de l'enture et de l'absence de rejet de la greffe par l'oiseau.

3.3. Redressement des plumes

Lorsque les plumes sont tordues sans cassure et sans dommage très profond, il est possible de les redresser. Les plumes tordues peuvent se réparer de deux façons : par hydratation avec de l'eau chaude ou par consolidation avec une attelle qui permet de diminuer les risques de cassure des plumes fragilisées par la torsion. Le choix dépend de l'étendue des dommages sur la plume. Comme pour l'enture, la procédure se réalise sous anesthésie générale pour plus de confort pour l'oiseau et le praticien. Dans le cas d'une réparation de torsion, il est possible pour les retrices de mettre l'oiseau en décubitus ventral (Samour 2016; Muller 2009; Lierz et al. 2011).

- Dans le cas de torsion légère sans atteinte du rachis, la technique avec de l'eau chaude à 60-80°C peut être utilisée. L'eau peut être appliquée sur la plume à l'aide d'une éponge imbibée posée au niveau de la courbure anormale, de sorte à maintenir la zone comme immergée pendant au moins une minute. La matrice de kératine se gorge d'eau et s'assouplit. La plume peut alors être redressée à la main et les fibres se réorientent dans leur position d'origine par l'hydratation. En séchant, la solidité de la kératine est restaurée. Les traitements à l'eau peuvent permettre au calamus et au rachis tordus de retrouver respectivement 80% et 70% de leur solidité et rigidité d'origine même avec une torsion jusqu'au point de cassure (Sullivan et al. 2018).
- Dans le cas d'une torsion très légère du rachis et chez les petites espèces, l'application de vapeur d'eau chaude pendant 2 minutes peut permettre d'assouplir suffisamment la plume pour la redresser.
- Si le rachis est abimé et tordu avec un angle ou fracture, une attelle de consolidation est nécessaire pour le maintenir en position normale (Figure 56).



Figure 56 : Exemple de torsion avec lignes de fractures prononcées sur des rémiges primaires de Faucon sacre (*Falco cherrug*) nécessitant la réalisation d'attelle (Samour 2016).

Ces attelles peuvent être faites à partir de restes de plumes suite à une enture, ou avec des plumes non utilisables pour une enture pour les recycler. Les rachis de ces plumes peuvent être coupés en morceaux de 3-4 cm de longueur et 1-2 mm d'épaisseur, qui seront utilisés comme attelles. La réalisation de la procédure se réalise comme suit :

- Redresser délicatement le rachis tordu avec des tenailles droites sur les axes dorsoventral et latérolatéral.
- Placer un morceau de papier sous la plume endommagée pour protéger le reste du plumage.
- Poncer/limer très doucement le rachis de la plume au niveau du site de l'apposition de l'attelle avec une lime à ongle, du papier verre ou une Dremel (attention à l'excès de ponçage avec la Dremel) pour améliorer l'adhérence de la glue.
- Faire une incision légère au scalpel de 1-2 cm en longueur au centre de la face ventrale du rachis, avec le site de torsion au centre de l'incision.
- Sélectionner une attelle et la tailler de sorte à couvrir la zone tordue et à dépasser légèrement des deux côtés.
- Appliquer de la glue cyanoacrylate dans le rachis au lieu d'ouverture avec une aiguille à coudre ou une broche coupée à la longueur nécessaire. Dans les cas les plus sévères, l'aiguille ou la broche peuvent ensuite être insérée dans le rachis pour plus de maintien. Puis coller l'attelle et la maintenir doucement mais fermement avec les tenailles sur l'axe ventro-dorsal du rachis.
- Une alternative consiste à remplir le rachis de coton au site de l'incision puis de l'imbiber de glue jusqu'à saturation, puis de fermer l'incision par pression médio-latérale avec une pince jusqu'à séchage de la glue.
- Aux extrémités de l'attelle, de la colle cyanoacrylate est légèrement déposée, puis du talc ou du bicarbonate de sodium peuvent être appliqués sur la colle non sèche afin de former une sorte de ciment.

- Une fois toute la structure solidifiée, la colle mélangée avec le talc et l'attelle sont légèrement limés pour éliminer les bords rugueux et les excès de colle.
- Répéter cette procédure sur la face dorsale du rachis.

3.4. Evaluation en réhabilitation

La qualité des plumes est un facteur pronostic de la survie à court, moyen et long terme : leur état se reporte sur le cycle de vie entier et sur celui de la mue suivante. La condition des plumes est donc l'un des éléments à évaluer avant d'envisager la préparation pour le relâcher. Pour permettre la survie, le plumage doit permettre à l'individu de voler (fuite et chasse), d'être isolé thermiquement et être imperméable avec une flottaison adéquate. Lors du suivi du poids des oiseaux en réhabilitation, il est recommandé de vérifier aussi l'état d'usure et de contamination du plumage pour :

- Séparer si besoin des oiseaux.
- Revoir les conditions de logement.
- Evaluer l'état de santé dont l'entretien des plumes est un indicateur.

Chez les juvéniles en période de réhabilitation, un relâché avec des plumes en mauvais état alors que les techniques de chasse et de recherche de nourriture ne sont pas optimales, est un facteur négatif en terme de chances de survie, d'autant plus que ce plumage ne sera pas naturellement changé avant un an au moins.

3.4.1. Evaluation pour le vol

Il est difficile d'évaluer le degré de handicap généré par les dommages aux plumes sur l'individu à relâcher de façon objective. De plus la qualité de vol dépend d'autres facteurs (espèce, séquelles, gestion du stress vis-à-vis de l'observateur). L'appréciation des capacités de vol en expérimentation est réalisée à l'aide de dispositifs de tunnels et caméras. En centre de soins, elle est couramment réalisée de manière visuelle à partir de l'expérience des soigneurs. Le vol doit être évalué dans les plus grandes volières possibles ou hors volières si d'autres méthodes sont disponibles. L'oiseau est capable d'être relâché lorsque :

- L'angle et la vitesse de décollage sont corrects pour l'espèce.
- La manœuvrabilité correspond aux besoins de l'espèce.
- Le vol plané ou battu est maintenu.
- Il n'y a pas d'effort physique et respiratoire visible fourni pour voler.

L'impact de l'état du plumage sur le vol dépend de la localisation et de la nature des altérations. Des plumes de vol contaminées par de la boue ou des déjections forment un handicap de par le poids ajouté et la perte de portance. D'autres facteurs peuvent jouer : mauvaise consolidation de fractures, perte musculaire (...). Des blessures dorsales sur les ailes ou au niveau des follicules des rémiges, et de l'alula peuvent altérer la proprioception du vol. Un défaut d'extension des rémiges peut venir d'une atteinte des ligaments et muscles de l'aile (principalement le ligament inter-rémigial et le muscle fléchisseur ulnaire du carpe, Beaufrère 2009).

Des dommages extensifs des rémiges primaires interfèrent avec la portance (rémiges primaires internes) et la poussée (rémiges primaires externes). Les dommages extensifs des rémiges secondaires ne semblent pas avoir de conséquences notables sur le vol chez les petites espèces (Beaufrère 2009). De plus, des expériences ont montré que les espèces d'oiseaux étudiées sont globalement capables de s'adapter aux manques de plumes lors de la mue ou de mue simulée, ainsi qu'aux diminutions d'aire alaire et à des asymétries de rémiges (simulant de l'usure) bien que ces défauts augmentent l'énergie dépensée pour le vol (cf parties I et II). Cela suggère qu'au moins chez les oiseaux de taille petite à moyenne, il est possible voire préférable pour les chances de survie de relâcher un oiseau en mue ou avec quelques plumes endommagées ou absentes, sous condition d'un passage de rééducation en volière suffisant pour l'adaptation de la masse musculaire et du comportement de vol. L'absence de quelques plumes de vol est plus impactant chez les plus grandes espèces, qui tolèrent moins le manque de rémiges. L'enture est alors le moyen le plus rapide pour restaurer les ailes.

Une abrasion générale importante des plumes de vol avec perte de portance ou réduction de l'aire alaire pourrait au contraire être plus délétère qu'un manque de quelques plumes. Il est difficile de quantifier l'usure des plumes et de la relier aux chances de survie de l'oiseau. L'observation des performances en volière et la connaissance des espèces par l'expérience sont les seuls moyens de déterminer si les plumes sont trop usées au point de nécessiter une enture ou une captivité pour muer (Bridge 2008).

Chez les strigiformes, une usure de certaines structures spécialisées des plumes particulièrement importantes et développées chez les espèces plus nocturnes pourrait contribuer à un vol bruyant. Notamment, les franges dentelées du bord d'attaque des ailes et particulièrement de la rémige primaire la plus externe sont en contact direct avec les flux d'air et exposées aux impacts mécaniques avec l'environnement : leur perte entraîne des perturbations d'air, pouvant provoquer du son (Geyer et al. 2016). Il ne semble pas y avoir eu

de quantification des dommages des plumes en relation avec la formation de son lors du vol et des usures assez importantes des dentelures de la rémige primaire externe ont été observées chez des oiseaux sauvages. Il existe donc probablement une marge d'usure acceptable, inconnue aujourd'hui, permettant aux oiseaux de réussir à chasser. Un vol bruyant peut avoir plusieurs origines, et les autres causes doivent être exclues avant d'avoir une certitude de l'origine par usure des plumes. Un examen visuel peut permettre d'évaluer l'usure du bord d'attaque dentelé des rémiges primaires : barbes cassées ou manquantes par époinçage, barbules usées entraînant un aspect anormal poreux. L'état de la dernière rémige primaire est le plus important à évaluer (Piedrahita et al. 2021). Si le vol est vraiment bruyant pour l'espèce et que toutes les autres causes ont été exclues sauf l'usure des plumes, une mue ou un remplacement des rémiges est nécessaire.

3.4.2. Evaluation pour l'imperméabilité et l'isolation

Si un oiseau n'est pas étanche, il est soit : (i) mal lavé ; (ii) mal rincé ; (iii) re-contaminé par l'eau des piscines ou l'environnement ; (iv) a subi des dommages de la microstructure des plumes. Si l'oiseau n'est pas étanche après le lavage et le séchage, on peut de nouveau le rincer avec de l'eau déminéralisée. Si l'imperméabilité n'est pas restaurée quelques jours plus tard, on relève uniquement la zone concernée si tel est le cas, ou alors tout le plumage.

a) Examen à distance

Il est possible d'observer :

- Le perllement de l'eau sur le plumage.
- Le comportement : en effet les oiseaux souffrant de perte d'imperméabilité et d'isolation thermique :
 - o Passent plus de temps à se reposer perchés ou au sol et moins à nager, voler ou se nourrir.
 - o Prennent plus de bains et se lissent les plumes plus fréquemment voire frénétiquement (ce qui dans le cas d'une contamination peut étaler l'agent contaminant dans les plumes).
 - o Présentent une réticence à aller dans l'eau et à y rester.
 - o Peuvent développer un comportement agressif vis-à-vis des congénères.
 - o S'agitent lors du retrait des perchoirs dans les piscines.
- La flottaison : la ligne de flottaison doit être haute, les ailes et rectrices hors de l'eau. Un plumage étanche repousse l'eau.

b) Examen manuel de l'imperméabilité du plumage

La pratique standard d'évaluation de l'imperméabilité du plumage est l'évaluation visuelle et manuelle. L'oiseau est exposé à l'eau dans une piscine sans possibilité de sortir de l'eau pendant un temps déterminé, qui dépend des protocoles et pratiques en centres de soins (Dauteloup 2010). Son statut est évalué par sa flottabilité sur cette période puis par l'examen manuel : l'oiseau est attrapé et manipulé à l'aide d'une serviette propre et on évalue :

- La quantité de plumage superficiellement mouillé (présence de plumes de contour imbibées d'eau).
- La présence de peau et de duvet mouillés sous les plumes de contour, que ces dernières soient elles-mêmes mouillées ou non.

Le pourcentage de peau et de plumes mouillées doit idéalement être nul. Cette évaluation est subjective et nécessite de l'expérience par l'opérateur pour un examen réussi et une prise de décision de relâcher l'oiseau. Chez les cormorans, l'apparence mouillée de la partie externe des plumes de contour est normale, mais le duvet et la peau doivent rester secs.

c) Utilisation de la thermographie

D'autres méthodes d'évaluation de l'imperméabilité du plumage ont été proposées et font l'objet de recherche, notamment en ce qui concerne l'utilisation de la thermographie infrarouge. Cette méthode permet de déterminer si le plumage est isolant (il doit être froid, Figure 57), ou si des zones de plumages sont toujours contaminées et laissent s'échapper la chaleur corporelle (zones plus chaudes). Des connaissances des températures normales émises par les oiseaux et des différences de caractéristiques isolantes normales selon les parties du corps et l'espèce doivent être connues en amont. La thermographie pourrait aussi permettre de diminuer la manipulation par l'être humain et ne nécessite pas de réorganisation des plumes par l'oiseau (Horak et al. 2020; Henkel 2022).

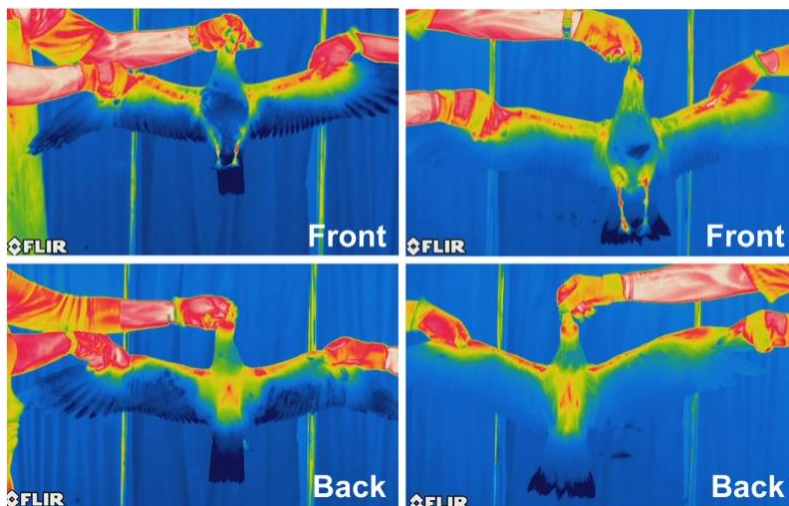


Figure 57 : Images thermiques d'un oiseau contrôle (à gauche) et d'un oiseau mazouté expérimentalement puis réhabilité (Horak 2020) (images prises 8 jours après nettoyage des plumes). Les zones récemment manipulées apparaissent plus chaudes par contact avec les opérateurs. Ici, il n'y a pas de différences de pertes de chaleur entre les deux individus, indiquant une restauration de l'isolation du plumage.

d) Agglutination des barbules

Une dernière technique d'évaluation de la présence de contaminant et de perturbation de la microstructure est l'observation de l'agglutination des barbules. Cette méthode est utilisée dans les études expérimentales de contamination, dans lesquelles même de très faibles contaminations ont causé une agglutination de barbules, permettant la pénétration de l'eau.

Quelques plumes de contour de la poitrine sont prélevées, manipulées par le calamus, mises en contact avec de l'eau puis observées entre lame et lamelle au microscope optique à un grossissement de 60 pour quantifier l'agglutination de barbules (Morandin et al. 2014, Figure 58).

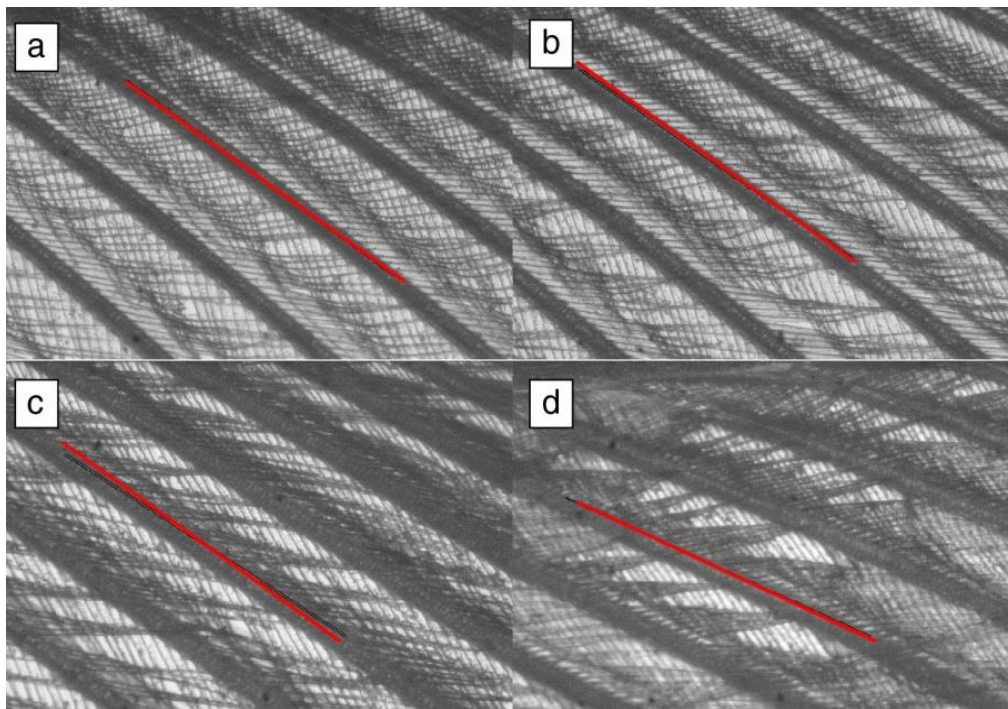


Figure 58 : Photos de microscopie x60 de plumes d'un guillemot de Troïl exposées à a) de l'eau de mer, ou une couche d'huile de sardine dans de l'eau de mer de b) 0,04 µm, c) 0,1 µm et d) 3µm (Morandin et al. 2014). Les sections de barbes utilisées pour calculer un index d'agglutination sont repérées par les traits rouges. Une agglutination des barbules est visible dès la faible exposition à l'huile de sardine.

e) Microscopie électronique

L'utilisation de la microscopie électronique serait difficile à utiliser en routine en centre de soins. Cependant elle peut permettre d'évaluer le plus finement possible la présence de résidus de contaminants ou l'intégrité de la microstructure. Ainsi il serait possible de déterminer l'origine d'une perte d'imperméabilité, d'évaluer les dommages permanents aux barbules et barbicelles pouvant expliquer l'inefficacité des méthodes de réhabilitation habituelles, et de prendre une décision sur la marche à suivre.

4. Muer en centre de soins

Lors d'une mue une infestation parasitaire peut s'exacerber, il est donc recommandé de réaliser un dépistage des parasites internes et éventuellement de traiter avant un début de mue, naturelle ou induite. L'administration de compléments vitaminiques et minéraux lors de la mue peut conduire à une croissance de la kératine du bec et des serres notamment chez les rapaces, il est donc conseillé d'effectuer un limage avant la période de mue (Muller 2009).

4.1. Mue naturelle

Une réhabilitation en logement extérieur permet à l'oiseau de pouvoir muer de façon naturelle grâce à la photopériode, la température et la diminution du stress, à condition d'être en saison de mue naturelle. Cependant même en extérieur, la mue postnuptiale en captivité peut présenter un déroulement différent de celle en milieu sauvage. Par exemple, chez des hiboux moyen-duc elle peut débuter trois semaines plus tôt et être plus longue (Wijnandts 1984), et chez des choucas des tours elle peut durer 51 jours de plus que la norme (Seel 1976).

Le début précoce d'une mue postnuptiale en captivité n'est pas rare, et peut être lié au statut reproducteur. Un oiseau ne réalisant pas son cycle sexuel à cause de la captivité verra ses gonades régresser plus tôt et sa mue devrait commencer de façon précoce. En théorie, cette mue précoce devrait permettre à l'oiseau d'exprimer une mue plus lente et avec une production de plumes de bonne qualité si ses besoins énergétiques et nutritionnels sont couverts. Une mue naturelle et lente est aussi bénéfique en permettant aux plumes en croissance d'être protégées des potentiels traumatismes par les plumes adjacents encore présentes.

A l'état sauvage, une mue postnuptiale complète des rémiges peut se réaliser en quelques semaines chez les petits passereaux longs migrateurs (Annexe 3). Cette durée augmente avec la taille de l'espèce et la sédentarité, sauf pour les espèces ayant une mue simultanée. En période de mue postnuptiale, pour un petit passereau on peut estimer la pousse d'une rémige primaire de 70 mm en une vingtaine de jours, alors que pour un moyen à grand rapace elle nécessite environ deux mois de croissance, et il faut plus de trois mois pour les grands vautours (Jenni et al. 2020; Rohwer et al. 2013). Si possible, il est indiqué de mesurer les rémiges actuelles de l'individu et d'utiliser les données d'une espèce de même ordre de taille et avec la même stratégie de mue pour estimer la vitesse de croissance des plumes (Tableau 1). Les valeurs obtenues peuvent grandement différer de la durée réelle, comme pour le Gypaète barbu chez qui la vitesse de croissance d'une rémige primaire varie de 90 à 180 jours

selon les auteurs. Pour la prise de décision, ces estimations sont à mettre en regard de l'intensité de la mue, des délais de départ en migration et de l'extension de la mue postnuptiale sur sites estivaux (Annexe 1).

Il est aussi préférable que la mue se déroule en volière extérieure pour permettre l'exercice physique et diminuer le stress. S'il est nécessaire qu'une mue naturelle se déroule en intérieur, comme ce peut être le cas chez les petites espèces à mue rapide, il faut alors reproduire les conditions environnementales (évolution de photopériode et température) pour qu'elle se déroule au mieux. Des changements de comportements normalement liés à la mue sont aussi exprimés en captivité, comme l'augmentation des périodes de repos chez les ansériformes (Portugal 2010).

Lors d'une mue en captivité, le poids doit être suivi. Une mue intense augmente les besoins de l'oiseau et un apport alimentaire supplémentaire peut être nécessaire, ainsi que des complémentations vitaminiques et minérales. Le suivi d'une mue se fait par le ramassage des plumes perdues en volière au fur et à mesure, et par un examen des repousses lorsque l'oiseau est attrapé pour le suivi du poids ou un examen clinique.

4.2. Induction de la mue

Si la réhabilitation a lieu hors saison de mue, il est possible de tenter d'induire une mue pour relâcher plus rapidement. Cependant, la réussite de l'induction n'est pas certaine, et une mue artificielle comprend des risques sur le déroulement de séquence, la qualité de plumes obtenues et les conséquences endocriniennes à plus long terme.

La volonté d'induire une mue dépend de la nécessité de relâcher le plus précocement possible l'oiseau, au point de ne pas pouvoir attendre une mue naturelle en volière extérieure (voir aussi discussion partie II-1.1.2). Cela se présente en centre de soins en France dans deux cas de figures :

- Pour le renouvellement d'un plumage de qualité globalement insuffisante, notamment dans le cas d'oiseaux aquatiques très sensibles à la contamination en captivité, ou pour les oiseaux très stressés ne pouvant pas supporter une longue captivité. Dans ce cas, on peut vouloir induire la mue à tout moment de l'année.
- Pour le renouvellement principalement des plumes de vol (si l'option de l'enture n'est pas possible ou a échoué), chez les espèces migratrices qui nécessitent d'être relâchées avant la migration automnale ou chez les grandes espèces qui muent sur plusieurs années. Dans ce cas on est en saison proche de la mue naturelle, qui a pu déjà avoir eu lieu.

4.2.1. Arrachage

L'arrachage des plumes nécessitant un remplacement permet d'éviter les risques d'une mue induite. La procédure étant douloureuse, elle doit être réalisée sous anesthésie générale y compris pour les plumes de contour. Les plumes sélectionnées pouvant commencer à repousser en moins d'une semaine, le renouvellement nécessaire pour un relâché peut être rapide. Il est possible que la vitesse de régénération des plumes après avoir été arrachées soit liée aux niveaux endogènes de thyroxine au moment de la procédure et dépende donc de la période de l'année (Pati et al. 1986; Hosker 1936). Cependant même chez les petites et moyennes espèces chez qui l'arrachage est envisageable (partie II-1.1.2.d), des risques existent :

- Les plumes peuvent se casser lors de l'extraction, il n'y aura alors pas de repousse avant la prochaine mue, naturelle ou induite (Webster et al. 2016) ;
- Un risque accru de dystrophie par dommages traumatiques aux follicules ;
- Il y a un risque de non-repousse jusqu'à la prochaine mue ou, particulièrement hors saison de mue. L'administration d'hormones thyroïdiennes (thyroxine, glande thyroïde) pourrait stimuler la repousse après un arrachage (Payne 1972; Hosker 1936).

4.2.2. Manipulation de la photopériode

La manipulation de la photopériode est depuis longtemps utilisée dans l'élevage de volailles et d'oiseaux domestiques pour en contrôler la reproduction. C'est principalement dans ces cadres que les études sur la photosensibilité ont été réalisées.

Le message photopériodique est aussi utilisé par les oiseaux de manière subtile dans l'initiation de la mue, qui dépend, plus que de la photopériode absolue, de l'incrémentation de la photopériode. A ce jour, on ne connaît pas les mécanismes précis de l'induction d'une mue postnuptiale, bien que cela soit lié à la mise en place de la photoréfraction (partie I-4.1.2). Cependant, les expériences de manipulation de la photopériode pour tenter de comprendre l'intégration du signal ont permis des inductions de la mue. De même, la manipulation de la photopériode est historiquement utilisée en fauconnerie pour stimuler la mue postnuptiale. Il semble que la photoréfraction se mettent en place à la suite de l'accumulation du signal lumineux jusqu'à un seuil (Dawson 2015).

Les manipulations de photopériode ont montré qu'il est possible pour les espèces étudiées, issues de différentes familles et réalisant une mue annuelle complète, d'instaurer un état de photoréfraction lorsque l'exposition a lieu alors que les oiseaux ont retrouvé une

photosensibilité. Cet état de photoréfraction est accompagné d'une mue ressemblant à une mue postnuptiale naturelle par l'exposition à de longues photopériodes. La durée d'exposition nécessaire dépend de la longueur de la photopériode utilisée : plus la photopériode est importante, plus l'initiation de la mue est précoce. Une exposition à des photopériodes de 18h de lumière permet chez les espèces à photoréfraction absolue et intermédiaire l'initiation d'une mue au bout d'environ 2 mois (Leshner et al. 1941; Dawson 1998; Mewaldt 1958; Hahn et al. 2004; Dixit et al. 2013). La plupart des espèces de passereaux étudiés présentent un état de photoréfraction absolu ou intermédiaire (Macdougall-Shackleton et al. 2009). Des études sur le Faucon crécerelle, à mue complète annuelle, ont montré des résultats similaires à ceux des passereaux suite à des stimulations par fortes photopériodes (Lawson et al. 1970; Meijer 1989). Les espèces à photoréfraction relative nécessitent une diminution de la photopériode en dessous d'un seuil pour induire la mue, ce seuil est de 13h de lumière chez la Caille du Japon (*Coturnix japonica*) (Follett et al. 1990). Les espèces à photoréfraction intermédiaire peuvent bénéficier d'une diminution de la photopériode après la photostimulation pour initier une mue légèrement plus tôt.

Le retour de la phase de photosensibilité est progressif. Chez l'Etourneau sansonnet qui présente une photoréfraction absolue, un oiseau a besoin de 10 semaines en courte photopériode avant la restauration de la photosensibilité. Mais il y a un retour partiel à partir de quatre semaines, permettant une photo-induction sub-optimale des gonades par de nouvelles longues photopériodes, et un retour à la photoréfraction (Dawson 1991). Cependant, la présence ou non d'une mue lors de la mise en place de la photoréfraction dans ces conditions n'a pas été rapporté. Ainsi :

- Si l'oiseau est déjà photosensible, c'est-à-dire exposé à des jours courts <12h pendant au moins deux mois donc soit en fin d'automne et hiver naturel, soit par une hospitalisation avec une durée d'éclairage adéquat, le protocole d'exposition à une longue photopériode peut commencer.
- Au printemps lorsque les jours se sont allongés, la photostimulation peut avoir commencé naturellement. La photostimulation artificielle peut alors échouer. Un échec de la reproduction par la captivité va cependant permettre une régression précoce des gonades et une mue en début de saison.
- En été ou après que la mue postnuptiale ait déjà eu lieu, les oiseaux sont photoréfractaires. Il semble préférable pour toutes les espèces pour favoriser les chances de réussite d'induction d'une nouvelle mue complète de leur permettre de retrouver une photosensibilité par l'exposition à des photopériodes courtes inférieures à 10h/j pendant au moins 6-8 semaines.

La mue obtenue par la manipulation de la photopériode a une durée assez semblable à la mue postnuptiale naturelle. Avec le temps nécessaire pour le protocole d'exposition, cette méthode ne permet donc pas d'avoir un remplacement des plumes rapide. Cette durée peut être modifiée par le changement de la photopériode après le début de la mue :

- Une augmentation de la photopériode réduit l'intensité de mue.
- Une diminution de la photopériode augmente l'intensité de mue.
- Une diminution vers une trop faible photopériode peut entraîner un arrêt de la mue avant complétion.

Les espèces réalisant une mue pré-nuptiale peuvent la faire lors de l'exposition à la longue photopériode, à ne pas confondre avec une mue postnuptiale.

Des anomalies de séquences et de très fortes intensités peuvent survenir lors de la manipulation des photopériodes. Particulièrement, lors d'une diminution brusque de l'exposition lumineuse (par exemple pour augmenter l'intensité de la mue) la perte de plume peut être accélérée au point d'être délétère (Muller 2009; Lesher et al. 1941) :

- perte simultanée de toutes les rémiges primaires : impossibilité de voler et perte de musculature, attaque par les congénères, traumatismes sur les plumes en croissance.
- métabolisme et besoins énergétiques très augmentés par perte d'isolation thermique, stress, et synthèse de nouveau matériel très important.
- incapacité de compenser ses besoins par l'alimentation à cause de la diminution de photopériode et donc de temps disponible pour se nourrir.
- possibles conséquences sur le long terme (métabolisme, cycle hormonal).

Lors de l'exposition lumineuse :

- Le changement de photopériode peut être réalisé abruptement, réduisant le temps nécessaire pour l'induction. Mais plus l'écart est grand entre les photopériodes plus il y a de risques d'anomalies de séquence.
- L'intensité lumineuse joue sur l'intégration du signal de lumière, il est possible que différents récepteurs soient en cause (Bentley et al. 1998). L'incrémentation et la décrémentation de lumière semblent pouvoir être perçus comme de la période de lumière, elles sont à considérer pour s'assurer que l'oiseau subisse la photopériode voulue.
- Les lumières artificielles utilisées doivent correspondre aux standards pour oiseaux (UVA et UVB, forte fréquence, intensité suffisante).

4.2.3. Manipulation de la température

Lors d'un protocole de stimulation lumineuse de la photopériode (naturelle ou artificielle) pour faire muer un oiseau, l'exposition à des températures estivales a permis une initiation plus précoce chez les rapaces et les passereaux étudiés (Cooper 2002; Chilgren 1978; Blackmore 1969; Dawson et al. 2010; Wingfield et al. 2003). Les fortes températures pourraient cependant avoir des effets différents sur d'autres espèces à mue très tardive, qui muent en basses températures (Thompson et al. 1976; Chilgren 1978).

La température ambiante influe aussi sur le déroulement de la mue obtenue. Chez les rapaces, le maintien de fortes températures peut augmenter l'intensité de la mue (Cooper 2002; Lacasse 2015). Au contraire, il semble que chez la majorité des passereaux étudiés une température basse accélère l'intensité de la mue, telle une simulation de fin de saison de mue (Dawson et al. 2010; Blackmore 1969; Chilgren 1978). Une diminution de la température une fois la mue initiée pourrait donc permettre une mue plus intense, mais la qualité des plumes obtenues pourrait en pâtir.

4.2.4. Hormones thyroïdiennes

Les hormones thyroïdiennes, plus précisément la thyroxine, nécessitent d'être présentes pour l'initiation d'une mue et la croissance des plumes, mais semblent plutôt avoir un rôle passif ou médiateur dans l'induction (cf partie I-4.1.3). Les hormones thyroïdiennes sont historiquement utilisées en fauconnerie pour stimuler la mue en saison normale, mais peu d'informations sont disponibles sur l'origine de la détermination des doses.

En saison (soit avec une stimulation par la photopériode) l'administration de thyroxine permet l'induction d'une mue postnuptiale. Elle a aussi permis cette induction chez des oiseaux subissant une photopériode légèrement inférieure à celle nécessaire. Chez les rapaces à mue annuelle, la supplémentation en hormones thyroïdiennes en association avec la manipulation de l'environnement (photopériode, température, humidité) permet d'initier la mue postnuptiale (Cooper 2002; Harrison et al. 2005). Ainsi il pourrait être possible, en saison normale de mue ou suite à une stimulation par une longue photopériode, d'induire une mue plus précoce par l'administration d'hormones thyroïdiennes.

En dehors de la saison normale, les traitements avec de la thyroxine exogène, des glandes thyroïdes entières (bovine, ovine, porcine) et de l'hypophyse ont permis d'induire

expérimentalement des mues chez des galliformes domestiques, des pigeons, des verdiers (Höhn 1961) et des manchots antipodes (*Megadyptes antipodes*) (Webster et al. 2016). Des mues postnuptiales et post-juvéniles complètes ont pu être induites. La réponse au traitement est rapide : les follicules présentent une activité de mitose dès le premier jour, et la perte des anciennes plumes et l'émergence de nouvelles plumes peut avoir lieu dès une semaine après le début du traitement.

Chez d'autres espèces, même l'administration de fortes doses d'hormones thyroïdiennes n'a pas initié de mue hors saison : canards domestiques, Canard colvert, Moineau domestique, Goéland argenté (Höhn 1961). Hors saison et sans stimulation par la lumière, il semble exister un risque significatif d'échec, en effet :

- Les protocoles actuels de traitement avec thyroxine, levothyroxine ou glande thyroïde pour les espèces sauvages n'ont pas été déterminées pour de l'induction hors saison.
- Des différences de sensibilité de réponse aux hormones thyroïdiennes ont été rapportées selon l'espèce, les doses utilisées avec succès chez certaines espèces pourraient échouer ou être délétères chez d'autres.
- Chez la poule la dose nécessaire est d'autant plus grande qu'on s'éloigne de la date de mue normale dans le cycle annuel, et une mue artificielle induite peut empêcher la mue normale suivante (Assenmacher 1958; Payne 1972).
- L'administration de thyroxine peut ne pas avoir d'effet s'il y a eu une mue récente, cette réfraction pourrait être due à un temps nécessaire de préparation du follicule (Payne 1972).

Les protocoles proposés par les ouvrages ne concernent que les rapaces, et ont été déterminés de manière empirique, sans comparaison disponible des résultats. Bien qu'une forte dose d'hormones thyroïdiennes puisse induire une mue, la présence de thyroxine est nécessaire pour la formation correcte de la microstructure et la mélanisation. Les protocoles permettant de maintenir le niveau de thyroxine élevé sont donc probablement plus indiqués pour garantir la structure de plume obtenue.

Les principaux traitements proposés sont :

- Pour les rapaces (Tableau 2) :

Tableau 2 : Protocoles de traitement aux hormones thyroïdiennes réalisés chez les rapaces.

Levothyroxine	0,2 mg/kg PO q24h ou q12h (Samour 2016) Ou 1 mg/kg PO q24h (Harrison et al. 2005)	Jusqu'à initiation de la mue. Induction et stimulation
Thyroxine	25 µg PO q24h pendant 7 j 50 µg PO q24h pendant 7 j 75 µg PO q24h pendant 7 j 50 µg PO q24h pendant 7 j 25 µg PO q24h pendant 7 j	Pour un oiseau de 750-1000g. Diminuer ou augmenter proportionnellement au poids de l'oiseau jusqu'à 50% de la dose pour 1 kg (Samour 2016). Stimulation
Glande thyroïde (bovin, ovin, porcin)	15 kg/kg q24h pendant 3-5j (Cooper 2002)	Initiation

- Chez des manchots antipodes, 10 g/kg de glande thyroïde de bœuf jusqu'à trois jours après le début de perte de plume a permis une mue complète de qualité suffisante pour un relâché mais avec quelques signes évoquant une hyperthyroïdie (Webster et al. 2016).
- Chez le Bruant hudsonien (*Spizelloides arborea*), des oiseaux thyroïdectomisés ont pu réaliser leur mue postnuptiale avec 1µg de thyroxine par jour suite à une photostimulation (Reinert et al. 1997).

Le recours aux hormones thyroïdiennes reste déconseillé si une solution alternative est présente. Les doses nécessaires n'étant pas finement déterminées, de nombreux risques sont présents ainsi que des effets secondaires rapportés à court et long termes (Muller 2009; Payne 1972) :

- Mue très irrégulière, perte excessive jusqu'à dénudation de l'oiseau.
- Repousse dystrophique des plumes, hypo- ou hypermélánisation.
- Augmentation très forte des besoins énergétiques et perte de poids pouvant entraîner la mort.
- Risque d'anomalie de mue à la saison suivante.
- Diminution de la sécrétion endogène d'hormones thyroïdiennes suite à la supplémentation exogène.

- Chez les espèces muant sur plusieurs années, l'intensité de mue obtenue peut être excessive avec risque de formation de plumes de mauvaise qualité, ou au contraire insuffisante et ne remplaçant pas suffisamment de plumes endommagées.

Tout traitement à la thyroxine doit s'arrêter si se présentent des signes de perte excessive de plumes, une perte de poids, une hyperesthésie, des palpitations cardiaques, un développement d'affections secondaires ou des signes d'hyperthyroïdie (Cooper 2002; Harrison et al. 2005). Une surveillance rapprochée de l'oiseau est donc nécessaire tout au long du traitement et de la mue subséquente. Cela implique une forte logistique, soit par le logement en volière avec éclairage artificiel sans congénère avec capture quotidienne, soit par le retour en hospitalisation le temps du traitement.

4.2.5. Autres molécules inductrices

- Progestérone : l'administration de progestérone a permis d'induire la mue chez des poules rapidement (Shaffner et al. 1954), et chez différentes espèces de manchots avec un protocole hors saison (Reidarson et al. 1999; Webster et al. 2016).
- Aminoloid : molécule utilisée chez les rapaces pour induire la mue. La mue est censée s'initier en deux mois d'administration, 0,25-0,75 mg/kg intramusculaire à répéter tous les 10-14 jours (Samour 2016; Ritchie et al. 1994).

CONCLUSION

En centre de soins pour la faune sauvage, les soigneurs sont confrontés à des oiseaux qui arrivent très souvent avec un plumage abîmé. Une affection des plumes reste rarement la cause primaire d'une arrivée en centre de soins ; les dommages au plumage sont le plus souvent soit une conséquence de l'affection de l'oiseau (traumatisme, malnutrition), soit le résultat d'une débilitation avec incapacité à voler.

La conservation de l'état des plumes est difficile en captivité et leur entretien et leur maintien requièrent des infrastructures d'hospitalisation et de réhabilitation adaptées voire spécialisées, et régulièrement entretenues, qui peuvent demander un fort investissement financier, de main d'œuvre, et d'espace.

Une bonne compréhension du plumage et de la formation des plumes, de leur structure et caractéristiques permet d'appréhender l'impact de ses dégradations sur la survie de l'oiseau.

Des atteintes de la microstructure invisibles à l'œil nu pourraient expliquer l'impossibilité à obtenir parfois un plumage de nouveau imperméable après réhabilitation. Dans le cas d'échec des premières tentatives de réhabilitation du plumage, l'emploi de méthodes diagnostiques à différentes échelles pourrait être intéressant à envisager, dont l'évaluation d'usure des différents types de plume et l'examen microscopique de l'état des barbes et barbules.

Il n'existe actuellement pas de protocole infallible permettant de renouveler le plumage sans risques d'échecs et d'effets secondaires même minimes. La mue est un phénomène qui n'est toujours pas élucidé, difficile à cerner par sa diversité d'expression selon les espèces. En captivité, elle présente de nombreux challenges de part la sensibilité des oiseaux à leur environnement et sa dépendance à des facteurs énergétiques et nutritionnels difficiles à recréer en captivité. Cependant les connaissances actuelles permettent de proposer des pistes de protocoles de mue, et orientent les ajustements des conditions environnementales et d'alimentation nécessaires pour la synthèse d'un plumage de bonne qualité.

Enfin, la communication entre les structures de réhabilitation d'oiseaux sauvages, la mise en commun de l'expérience personnelle des soigneurs doit être fortement encouragée. Les protocoles utilisés diffèrent selon les structures et les auteurs. Très peu d'études comparatives existent et beaucoup de procédures ou astuces sont probablement mises en place dans les centres de soins sans être documentées.

BIBLIOGRAPHIE

- AL RUBAIEE, Zaid, AL MURAYATI, Haider, NIELSEN, Jan Tøttrup et MØLLER, Anders Pape, 2017. Fungi, feather damage, and risk of predation. *Ecology and Evolution*. 8 novembre 2017. Vol. 7, n° 24, pp. 10797-10803. DOI 10.1002/ece3.3582.
- ALAYA-LTIFI, L., HAYDER-BENYAHYA, N. et SELMI, S., 2015. Condition and health of Rufous bush robin (*Cercotrichas galactotes*) nestlings in a polluted oasis habitat in southern Tunisia. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 2015. Vol. 94, n° 6, pp. 732-737.
- ALIBARDI, Lorenzo, 2017. Review: cornification, morphogenesis and evolution of feathers. *Protoplasma*. 1 mai 2017. Vol. 254, n° 3, pp. 1259-1281. DOI 10.1007/s00709-016-1019-2.
- ANGELIER, Frédéric, WINGFIELD, John C., TARTU, Sabrina et CHASTEL, Olivier, 2016. Does prolactin mediate parental and life-history decisions in response to environmental conditions in birds? A review. *Hormones and Behavior*. janvier 2016. Vol. 77, pp. 18-29. DOI 10.1016/j.yhbeh.2015.07.014.
- ANIMAL HELP NOW, 2019. *How to Help Animals Stuck on Glue Traps* [en ligne]. 2019. [Consulté le 25 septembre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://ahnow.org/resources.php#gluetrap>
- ARENT, Lori R., 2007. *Raptors in captivity: guidelines for care and management*. Surrey, B.C., Canada ; Blaine, WA : Hancock House Publishers. ISBN 978-0-88839-613-6. QL677.78 .A73 2007
- ARICAN, Mustafa, PARLAK, Kurtuluş et YALÇIN, Mustafa, 2019. Angel Wings Syndrom in Swans (*Cygnus cygnus* and *Cygnus atratus*) : A retrospective study. *Kafkas Univ Vet Fak Derg*. 2019. Vol. 25, n° 6, pp. 873-877.
- ARNOLD, Jennifer M., TYERMAN, Donald J., CRUMP, Doug, WILLIAMS, Kim L. et OSWALD, Stephen A., 2016. Premature feather loss among common tern chicks in Ontario: the return of an enigmatic developmental anomaly. *PeerJ*. 18 mai 2016. Vol. 4, pp. 13. DOI 10.7717/peerj.1959.
- ARROUBE, Ana Sofia, HALAMI, Mohammad Yahya, JOHNE, Reimar et DORRESTEIN, Gerry M., 2009. Mortality Due to Polyomavirus Infection in Two Nightjars (*Caprimulgus europaeus*). *Journal of Avian Medicine and Surgery*. 2009. Vol. 23, n° 2, pp. 136-140.
- ASSENMACHER, Ivan, 1958. La mue des oiseaux et son détermination endocrinienne. *Alauda Revue internationale d'Ornithologie*. 1958. Vol. 26, n° 4, pp. 241-275.
- ATKINSON, Carter T., THOMAS, Nancy J. et HUNTER, D. Bruce, 2008. *Parasitic diseases of wild birds*. Ames, Iowa : Wiley-Blackwell. ISBN 978-0-8138-2081-1. SF995.6.P35 P37 2008
- BACHMANN, Thomas, EMMERLICH, Jens, BAUMGARTNER, Werner, SCHNEIDER, Jochen M. et WAGNER, Hermann, 2012. Flexural stiffness of feather shafts: geometry rules over material properties. *Journal of Experimental Biology*. 1 février 2012. Vol. 215, n° 3, pp. 405-415. DOI 10.1242/jeb.059451.
- BALMFORD, Andrew, JONES, Ian L. et THOMAS, Adrian L. R., 1993. On avian asymmetry: evidence of natural selection for symmetrical tails and wings in birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 22 juin 1993. Vol. 252, n° 1335, pp. 245-251. DOI 10.1098/rspb.1993.0072.
- BARBOSA, A., MERINO, S., DE LOPE, F. et MØLLER, A. P., 2002. Effects of Feather Lice on Flight Behavior of Male Barn Swallows (*Hirundo Rustica*). *The Auk*. 2002. Vol. 119, n° 1, pp. 213-216. DOI 10.2307/4090025.
- BARBOSA, Lorraine, TOM, Duane et HAN, Sushan, 2019. Successful resection of an osteoma in a great horned owl (*Bubo virginianus*) with subsequent lack of regional feather regrowth. *Veterinary Record Case Reports*. septembre 2019. Vol. 7, n° 3, pp. e000887. DOI 10.1136/vetreccr-2019-000887.
- BARSONY, Melanie, 2018. The Art of Imping - The Dynamics of Raptor Feather Repair. In : *Australian Wildlife Rehabilitation Conference* [en ligne]. Sydney. 2018. pp. 11. Disponible à l'adresse : https://www.awrc.org.au/uploads/5/8/6/6/5866843/15_melanie_barsony_the_art_of_imping_melanie_final.pdf
- BARTA, Zoltán, MCNAMARA, John M., HOUSTON, Alasdair I., WEBER, Thomas P., HEDENSTRÖM, Anders et FERÓ, Orsolya, 2008. Optimal moult strategies in migratory birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 27 janvier 2008. Vol. 363, n° 1490, pp. 211-229. DOI 10.1098/rstb.2007.2136.

- BEAUFRÈRE, Hugues, 2006. *La plume et le vol*. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire. Lyon, France : Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon.
- BEAUFRÈRE, Hugues, 2009. A Review of Biomechanic and Aerodynamic Considerations of the Avian Thoracic Limb. *Journal of Avian Medicine and Surgery*. septembre 2009. Vol. 23, n° 3, pp. 173-185. DOI 10.1647/2007-023.1.
- BEN-HAMO, Miriam, DOWNS, Cynthia J., BURNS, Darren J. et PINSHOW, Berry, 2017. House sparrows offset the physiological trade-off between immune response and feather growth by adjusting foraging behavior. *Journal of Avian Biology*. 2017. Vol. 48, n° 6, pp. 837-845. DOI 10.1111/jav.01252.
- BENTLEY, G. E., GOLDSMITH, A. R., DAWSON, A., GLENNIE, L. M., TALBOT, R. T. et SHARP, P. J., 1997. Photorefractoriness in European Starlings (*Sturnus vulgaris*) Is Not Dependent upon the Long-Day-Induced Rise in Plasma Thyroxine. *General and Comparative Endocrinology*. 1 septembre 1997. Vol. 107, n° 3, pp. 428-438. DOI 10.1006/gcen.1997.6941.
- BENTLEY, George E., GOLDSMITH, Arthur R., DAWSON, Alistair, BRIGGS, Charlotte et PEMBERTON, Miranda, 1998. Decreased Light Intensity Alters the Perception of Day Length by Male European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Biological Rhythms*. 1 avril 1998. Vol. 13, n° 2, pp. 148-158. DOI 10.1177/074873098128999998.
- BENTZ, Gilles et RIGAUDEAU, Nadine, 2014. *Centre de sauvegarde de l'Île Grande - Bilan 2013*. Station LPO de l'Île Grande.
- BERRY, Wd, 2003. The physiology of induced molting. *Poultry Science*. juin 2003. Vol. 82, n° 6, pp. 971-980. DOI 10.1093/ps/82.6.971.
- BLACKMORE, Floyd H., 1969. The effect of temperature, photoperiod and molt on the energy requirements of the house sparrow, *Passer domesticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1 août 1969. Vol. 30, n° 3, pp. 433-444. DOI 10.1016/0010-406X(69)92013-1.
- BLANCO, Guillermo, TELLA, José, POTTI, Jaime et BAZ, Arturo, 2001. Feather mites on birds: Costs of parasitism or conditional outcomes? *Journal of Avian Biology*. 1 septembre 2001. Vol. 32, pp. 271-274. DOI 10.1111/j.0908-8857.2001.320310.x.
- BOAG, Peter T., 1987. Effects of Nestling Diet on Growth and Adult Size of Zebra Finches (*Poephila guttata*). *The Auk*. 1987. Vol. 104, n° 2, pp. 155-166.
- BONSER, R H C et DAWSON, C, 1999. The structural mechanical properties of down feathers and biomimicking natural insulation mae of Feathers. *The Cterials. Journal of Materials Science Letters*. 1999. Vol. 18, pp. 1769-1770. DOI <https://doi.org/10.1023/A:1006631328233>.
- BONSER, Richard H. C., 1995. Melanin and the Abrasion Resistance of Feathers. *The Condor*. 1995. N° 97, pp. 590-591.
- BONSER, Richard H. C., 1996. The mechanical properties of feather keratin. *Journal of Zoology*. 1996. Vol. 239, n° 3, pp. 477-484. DOI 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05937.x.
- BOOTH, David, CLAYTON, Dale et BLOCK, Barbara, 1993. Experimental Demonstration of the Energetic Cost of Parasitism in Free-Ranging Hosts. *Proceedings of The Royal Society of London. Series B, Biological Sciences (1934-1990)*. 23 août 1993. Vol. 253, pp. 125-129. DOI 10.1098/rspb.1993.0091.
- BORMASHENKO, Edward, BORMASHENKO, Yelena, STEIN, Tamir, WHYMAN, Gene et BORMASHENKO, Ester, 2007. Why do pigeon feathers repel water? Hydrophobicity of pennaes, Cassie–Baxter wetting hypothesis and Cassie–Wenzel capillarity-induced wetting transition. *Journal of Colloid and Interface Science*. juillet 2007. Vol. 311, n° 1, pp. 212-216. DOI 10.1016/j.jcis.2007.02.049.
- BORTOLOTTI, Gary, FERNIE, Kim et SMITS, Judit, 2003. Carotenoid concentration and coloration of American Kestrels (*Falco sparverius*) disrupted by experimental exposure to PCBs. *Functional Ecology*. 29 septembre 2003. Vol. 17, pp. 651-657. DOI 10.1046/j.1365-2435.2003.00778.x.
- BORTOLOTTI, Gary R., DAWSON, Russell D. et MURZA, Gillian L., 2002. Stress during Feather Development Predicts Fitness Potential. *Journal of Animal Ecology*. 2002. Vol. 71, n° 2, pp. 333-342. JSTOR
- BOURGEON, Sophie, VIERA, Vanessa M., RACLOT, Thierry et GROSCOLAS, René, 2007. Hormones and immunoglobulin levels in king penguins during moulting and breeding fasts. *Ecoscience*. décembre 2007. Vol. 14, n° 4, pp. 519-528. DOI 10.2980/1195-6860(2007)14[519:HAILIK]2.0.CO;2.

- BOWERS, Veronica, 2020. Appendix C: Songbird Washing Instructions. In : *Hand-Rearing Birds* [en ligne]. John Wiley & Sons, Ltd. pp. 785-787. [Consulté le 16 novembre 2021]. ISBN 978-1-119-16779-2. Disponible à l'adresse : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/9781119167792.app3>
- BRIDGE, Eli S., 2004. The effects of intense wing molt on diving in alcids and potential influences on the evolution of molt patterns. *Journal of Experimental Biology*. 1 août 2004. Vol. 207, n° 17, pp. 3003-3014. DOI 10.1242/jeb.011116.
- BRIDGE, Eli S., 2006. Influences of morphology and behavior on wing-molt strategies in seabirds. *Marine Ornithology*. 2006. Vol. 34, pp. 7-19.
- BRIDGE, Eli S., 2008. How Does Imping Affect Wing Performance? *International Wildlife Rehabilitation Council*. 2008. Vol. 29, n° 2-3.
- BRIDGE, E.S., 2003. Effects of simulated primary moult on pigeon flight. *Ornis Fennica*. 1 janvier 2003. Vol. 80, n° 3, pp. 121-129.
- BROMMER, Jon E., PIHLAJAMÄKI, Outi, KOLUNEN, Heikki et PIETIÄINEN, Hannu, 2003. Life-history consequences of partial-moult asymmetry. *Journal of Animal Ecology*. 2003. Vol. 72, n° 6, pp. 1057-1063. DOI 10.1046/j.1365-2656.2003.00773.x.
- BROWN, C. R. et BRYANT, D. M., 1996. Energy Expenditure during Molt in Dippers (*Cinclus cinclus*): No Evidence of Elevated Costs. *Physiological Zoology*. 1 septembre 1996. Vol. 69, n° 5, pp. 1036-1056. DOI 10.1086/physzool.69.5.30164245.
- BUEHLER, Deborah M., PIERSMA, Theunis, MATSON, Kevin et TIELEMAN, B. Irene, 2008. Seasonal Redistribution of Immune Function in a Migrant Shorebird: Annual-Cycle Effects Override Adjustments to Thermal Regime. *The American Naturalist*. 1 décembre 2008. Vol. 172, n° 6, pp. 783-796. DOI 10.1086/592865.
- BURTT, Edward H. et ICHIDA, Jann M., 1999. Occurrence of Feather-Degrading Bacilli in the Plumage of Birds. *The Auk*. 1999. Vol. 116, n° 2, pp. 364-372. DOI 10.2307/4089371. JSTOR
- BURTT, Edward H. et ICHIDA, Jann M., 2004. GLOGER'S RULE, FEATHER-DEGRADING BACTERIA, AND COLOR VARIATION AMONG SONG SPARROWS. *The Condor*. août 2004. Vol. 106, n° 3, pp. 681-686. DOI 10.1650/7383.
- BUSH, Sarah E. et CLAYTON, Dale H., 2018. Anti-parasite behaviour of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 19 juillet 2018. Vol. 373, n° 1751, pp. 20170196. DOI 10.1098/rstb.2017.0196.
- BUTTEMER, W. A., NICOL, S. C. et SHARMAN, A., 2003. Thermoenergetics of pre-moulting and moulting kookaburras (*Dacelo novaeguineae*): they're laughing. *Journal of Comparative Physiology B*. 1 avril 2003. Vol. 173, n° 3, pp. 223-230. DOI 10.1007/s00360-003-0326-z.
- BUTTEMER, W.A., ADDISON, B.A. et KLASING, K.C., 2020. The energy cost of feather replacement is not intrinsically inefficient. *Canadian Journal of Zoology*. février 2020. Vol. 98, n° 2, pp. 142-148. DOI 10.1139/cjz-2019-0170.
- BUTTEMER, William A., BAUER, Silke, EMMENEGGER, Tamara, DIMITROV, Dimitar, PEEV, Strahil et HAHN, Steffen, 2019. Molt-related reduction of aerobic scope in passerine birds. *Journal of Comparative Physiology B*. août 2019. Vol. 189, n° 3-4, pp. 463-470. DOI 10.1007/s00360-019-01213-z.
- CALLAHAM, Barbara, 2001. Case study of the world's largest rehabilitation effort. . 2001. Vol. 24, n° 1.
- CARLSON, Jenna R., CRISTOL, Daniel et SWADDLE, John P., 2014. Dietary mercury exposure causes decreased escape takeoff flight performance and increased molt rate in European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ecotoxicology*. 1 octobre 2014. Vol. 23, n° 8, pp. 1464-1473. DOI 10.1007/s10646-014-1288-5.
- CHANDOLA-SAKLANI, Asha, NEGI, Kiran et KATHAIT, Atul, 2015. A brief exposure to thyroxine synchronizes the circannual testicular cycle and associated molt in the subtropical spotted munia (*Lonchura punctulata*). *Journal of Ornithology*. 1 décembre 2015. Vol. 156, n° 1, pp. 453-461. DOI 10.1007/s10336-015-1296-0.
- CHATELAIN, M., FRANTZ, A., GASPARINI, J. et LECLAIRE, S., 2016. Experimental exposure to trace metals affects plumage bacterial community in the feral pigeon. *Journal of Avian Biology*. 2016. Vol. 47, n° 4, pp. 521-529.

- CHATELAIN, M., PESSATO, A., FRANTZ, A., GASPARINI, J. et LECLAIRE, S., 2017. Do trace metals influence visual signals? Effects of trace metals on iridescent and melanic feather colouration in the feral pigeon. *Oikos*. 2017. Vol. 126, n° 11, pp. 1542-1553.
- CHEN, Chih-Feng, FOLEY, John, TANG, Pin-Chi, LI, Ang, JIANG, Ting Xin, WU, Ping, WIDELITZ, Randall B. et CHUONG, Cheng Ming, 2015. Development, Regeneration, and Evolution of Feathers. *Annual review of animal biosciences*. 2015. Vol. 3, pp. 169-195. DOI 10.1146/annurev-animal-022513-114127.
- CHEREL, Y., CHARRASSIN, J. B. et CHALLET, E., 1994. Energy and protein requirements for molt in the king penguin *Aptenodytes patagonicus*. *The American Journal of Physiology*. avril 1994. Vol. 266, n° 4 Pt 2, pp. R1182-1188. DOI 10.1152/ajpregu.1994.266.4.R1182.
- CHILGREN, John D., 1977. Body Composition of Captive White-Crowned Sparrows during Postnuptial Molt. *The Auk*. 1977. Vol. 94, n° 4, pp. 677-688. DOI 10.2307/4085264. JSTOR
- CHILGREN, John D., 1978. Effects of Photoperiod and Temperature on Postnuptial Molt in Captive White-Crowned Sparrows. *The Condor*. 1978. Vol. 80, n° 2, pp. 222. DOI 10.2307/1367922.
- CLARK, William S, 2004. Wave Molt of the Primaries in Accipitrid raptors, and its use in ageing immatures. *Proceedings of the 6th World Conference on Birds of Prey and Owls*. 2004. pp. 795-804.
- CLAYTON, Dale H., KOOP, Jennifer A.H., HARBISON, Christopher W., MOYER, Brett R. et BUSH, Sarah E., 2010. How Birds Combat Ectoparasites. *The Open Ornithology Journal*. 1 janvier 2010. Vol. 3, n° 1, pp. 41-71. DOI 10.2174/1874453201003010041.
- COOPER, John E. (éd.), 2002. *Birds of Prey: Health and Disease* [en ligne]. Oxford, UK : Blackwell Science Ltd. [Consulté le 22 juin 2020]. ISBN 978-0-470-75231-9. Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.1002/9780470752319.refs>
- COOPER, John E. et HARRISON, Greg J., 1994. Dermatology. In : *Avian medicine: principles and application*. Lake Worth, Fla : Wingers Pub. pp. 607-639. ISBN 978-0-9636996-0-2.
- CORNELIUS, J. M., PERFITO, N., ZANN, R., BREUNER, C. W. et HAHN, T. P., 2011. Physiological trade-offs in self-maintenance: plumage molt and stress physiology in birds. *Journal of Experimental Biology*. 15 août 2011. Vol. 214, n° 16, pp. 2768-2777. DOI 10.1242/jeb.057174.
- CORNING, W. R. et BIEWENER, A. A., 1998. In vivo strains in pigeon flight feather shafts: implications for structural design. *Journal of Experimental Biology*. 1 novembre 1998. Vol. 201, n° 22, pp. 3057-3065.
- COUSQUER, G. O., DANKOSKI, E. J. et PATTERSON-KANE, J. C., 2007. Metabolic bone disease in wild collared doves (*Streptopelia decaocto*). *Veterinary Record*. 2007. Vol. 160, n° 3, pp. 78-84. DOI 10.1136/vr.160.3.78.
- CROSSIN, Glenn T., DAWSON, Alistair, PHILLIPS, Richard A., TRATHAN, Phil N., GORMAN, Kristen B., ADLARD, Stacey et WILLIAMS, Tony D., 2012. Seasonal patterns of prolactin and corticosterone secretion in an Antarctic seabird that molts during reproduction. *General and Comparative Endocrinology*. 1 janvier 2012. Vol. 175, n° 1, pp. 74-81. DOI 10.1016/j.ygcen.2011.10.003.
- DAO, Hien, MAHER, Lauren, NGEH, Lawrence, BIGGER, Stephen, ORBELL, John, HEALY, Margaret, JESSOP, Rosalind et DANN, Peter, 2006. Removal of petroleum tar from bird feathers utilizing magnetic particles. *Environmental Chemistry Letters*. 6 janvier 2006. Vol. 4, pp. 111-113. DOI 10.1007/s10311-006-0048-z.
- DAUTELOUP, Christelle, 2010. *Protocoles de démaçoutage des oiseaux : étude dans quatre centres de sauvegarde de la faune sauvage* [en ligne]. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire. Toulouse : Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT. [Consulté le 28 février 2022]. Disponible à l'adresse : <https://oatao.univ-toulouse.fr/4231/>
- DAVENPORT, John, O'HALLORAN, John, HANNAH, Fiona, MCLAUGHLIN, Orla et SMIDDY, Pat, 2009. Comparison of Plumages of White-Throated Dipper *Cinclus cinclus* and Blackbird *Turdus merula*. *Waterbirds*. mars 2009. Vol. 32, n° 1, pp. 169-178. DOI 10.1675/063.032.0121.
- DAWSON, A., 1991. Effect of daylength on the rate of recovery of photosensitivity in male starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Reproduction and Fertility*. novembre 1991. Vol. 93, n° 2, pp. 521-524. DOI 10.1530/jrf.0.0930521.

- DAWSON, A., 1994. The effects of daylength and testosterone on the initiation and progress of moult in Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis*. 1994. Vol. 136, n° 3, pp. 335-340. DOI <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1994.tb01104.x>.
- DAWSON, A., 1998. Photoperiodic control of the termination of breeding and the induction of moult in House Sparrows *Passer domesticus*. *Ibis*. 1998. Vol. 140, n° 1, pp. 35-40. DOI [10.1111/j.1474-919X.1998.tb04538.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1998.tb04538.x).
- DAWSON, A, HINSLEY, S A, FERNS, P N, BONSER, R H et ECCLESTON, L, 2000. Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 22 octobre 2000. Vol. 267, n° 1457, pp. 2093-2098.
- DAWSON, A., PERRINS, C.M., SHARP, P.J., WHEELER, D. et GROVES, S., 2009. The involvement of prolactin in avian molt: The effects of gender and breeding success on the timing of molt in Mute swans (*Cygnus olor*). *General and Comparative Endocrinology*. avril 2009. Vol. 161, n° 2, pp. 267-270. DOI [10.1016/j.ygcen.2009.01.016](https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.01.016).
- DAWSON, Alistair, 2003. A detailed analysis of primary feather moult in the Common Starling *Sturnus vulgaris*- new feather mass increases at a constant rate: Molt in Starlings. *Ibis*. 27 mars 2003. Vol. 145, n° 2, pp. E69-E76. DOI [10.1046/j.1474-919X.2003.00161.x](https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2003.00161.x).
- DAWSON, Alistair, 2004. The effects of delaying the start of moult on the duration of moult, primary feather growth rates and feather mass in Common Starlings *Sturnus vulgaris*. *Ibis*. 2004. Vol. 146, n° 3, pp. 493-500. DOI [10.1111/j.1474-919x.2004.00290.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2004.00290.x).
- DAWSON, Alistair, 2005. The scaling of primary flight feather length and mass in relation to wing shape, function and habitat: Primary flight feather length and mass. *Ibis*. 7 mars 2005. Vol. 147, n° 2, pp. 283-292. DOI [10.1111/j.1474-919x.2005.00400.x](https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2005.00400.x).
- DAWSON, Alistair, 2006. Control of molt in birds: Association with prolactin and gonadal regression in starlings. *General and Comparative Endocrinology*. juillet 2006. Vol. 147, n° 3, pp. 314-322. DOI [10.1016/j.ygcen.2006.02.001](https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.02.001).
- DAWSON, Alistair, 2008. Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 12 mai 2008. Vol. 363, n° 1497, pp. 1621-1633. DOI [10.1098/rstb.2007.0004](https://doi.org/10.1098/rstb.2007.0004).
- DAWSON, Alistair, 2013. The effect of latitude on photoperiodic control of gonadal maturation, regression and molt in birds. *General and Comparative Endocrinology*. septembre 2013. Vol. 190, pp. 129-133. DOI [10.1016/j.ygcen.2013.05.017](https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.05.017).
- DAWSON, Alistair, 2015. Annual gonadal cycles in birds: Modeling the effects of photoperiod on seasonal changes in GnRH-1 secretion. *Frontiers in Neuroendocrinology*. 1 avril 2015. Vol. 37, pp. 52-64. DOI [10.1016/j.yfrne.2014.08.004](https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2014.08.004).
- DAWSON, Alistair, KING, Verdun, BENTLEY, George et BALL, Gregory, 2001. Photoperiodic Control of Seasonality in Birds. *Journal of biological rhythms*. 1 septembre 2001. Vol. 16, pp. 365-80. DOI [10.1177/074873001129002079](https://doi.org/10.1177/074873001129002079).
- DAWSON, Alistair et SHARP, Peter J., 2010. Seasonal changes in concentrations of plasma LH and prolactin associated with the advance in the development of photorefractoriness and molt by high temperature in the starling. *General and Comparative Endocrinology*. 15 mai 2010. Vol. 167, n° 1, pp. 122-127. DOI [10.1016/j.ygcen.2010.02.004](https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2010.02.004).
- DE LA HERA, Iván, SCHAPER, Sonja V., DÍAZ, José A., PÉREZ-TRIS, Javier, BENSCH, Staffan et TELLERÍA, José Luis, 2011. How Much Variation in the Molt Duration of Passerines can be Explained by the Growth Rate of Tail Feathers? - ¿Cuánta Variación en la Duración de la Muda de los Paseriformes Puede Explicarse a Partir de la Tasa de Crecimiento de las Plumas de la Cola? *The Auk*. 2011. Vol. 128, n° 2, pp. 321-329. DOI [10.1525/auk.2011.10181](https://doi.org/10.1525/auk.2011.10181). JSTOR
- DE LA HERA, Iván, DESANTE, David F. et MILÁ, Borja, 2012. Feather growth rate and mass in Nearctic passerines with variable migratory behavior and molt pattern. *The Auk*. avril 2012. Vol. 129, n° 2, pp. 222-230. DOI [10.1525/auk.2012.11212](https://doi.org/10.1525/auk.2012.11212).
- DEGRAW, William A. et KERN, Michael D., 1985. Changes in the blood and plasma volume of Harris' sparrows during postnuptial molt. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1 janvier 1985. Vol. 81, n° 4, pp. 889-893. DOI [10.1016/0300-9629\(85\)90925-9](https://doi.org/10.1016/0300-9629(85)90925-9).

- DELAINE, Jon, 2007. Boxes and Bags – the challenges of transporting wildlife. In : *Australian National Wildlife Rehabilitation Conference Proceedings* [en ligne]. Fremantle, Australia. 2007. pp. 6. Disponible à l'adresse : https://www.awrc.org.au/uploads/5/8/6/6/5866843/delaine_jonathan_boxes_and_bags.pdf
- DELNATTE, Pauline, LAIR, Stéphane, BEAUCHAMP, Guy et FITZGERALD, Guy, 2014. Assessment of regrowth of flight feathers after manual removal in American kestrels (*Falco sparverius*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. septembre 2014. Vol. 45, n° 3, pp. 600-610. DOI 10.1638/2014-0021R2.1.
- DEMINA, Irina, TSVEY, Arseny, BABUSHKINA, Olga et BOJARINOVA, Julia, 2019. Time-keeping programme can explain seasonal dynamics of leukocyte profile in a migrant bird. *Journal of Avian Biology* [en ligne]. 2019. Vol. 50, n° 7. [Consulté le 7 juin 2021]. DOI <https://doi.org/10.1111/jav.02117>. Disponible à l'adresse : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jav.02117>
- DEMONGIN, Laurent, 2020. *Guide d'identification des oiseaux en main: les 305 espèces les plus baguées en Europe de l'Ouest : identification, mensurations, variation géographique, mue, sexe et âge*. Laurent Demongin. ISBN 978-2-9555019-1-7.
- DESROCHERS, David W., REED, J. Michael, AVERMAN, Jessica, KLUGE, Jonathan A., WILKINSON, Julia, VAN GRIETHUIJSEN, Linnea I., AMAN, Joseph et ROMERO, L. Michael, 2009. Exogenous and endogenous corticosterone alter feather quality. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. janvier 2009. Vol. 152, n° 1, pp. 46-52. DOI 10.1016/j.cbpa.2008.08.034.
- DIETZ, Maurine W., DAAN, Serge et MASMAN, Dirkjan, 1992. Energy Requirements for Molt in the Kestrel *Falco tinnunculus*. *Physiological Zoology*. 1992. Vol. 65, n° 6, pp. 1217-1235. JSTOR
- DIETZ, Maurine W., ROGERS, Ken G. et PIERSMA, Theunis, 2013. When the Seasons Don't Fit: Speedy Molt as a Routine Carry-Over Cost of Reproduction. *PLOS ONE*. 17 janvier 2013. Vol. 8, n° 1, pp. e53890. DOI 10.1371/journal.pone.0053890.
- DIXIT, Anand S. et SOUGRAKAM, Ramita, 2013. Photoperiodic regulation of seasonal reproduction, molt and body weight in the migratory male yellow-breasted bunting (*Emberiza aureola*). *Animal Reproduction Science*. septembre 2013. Vol. 141, n° 1-2, pp. 98-108. DOI 10.1016/j.anireprosci.2013.06.014.
- DOLKA, Beata, DOLKA, Izabella, LEDWOŃ, Aleksandra, SAPIERZYŃSKI, Rafał, KORALEWSKI, Andrzej et SZELESZCZUK, Piotr, 2016. Investigations into feather abnormalities in racing pigeons. *Medycyna Weterynaryjna*. 2016. Vol. 72, n° 11, pp. 693-698. DOI 10.21521/mw.5586.
- DOLNIK, Victor R. et GAVRILOV, Valery M., 1979. Bioenergetics of Molt in the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). *Auk*. 1979. Vol. 96, n° 2 (April-June), pp. 253-264.
- DOMINONI, Davide M., QUETTING, Michael et PARTECKE, Jesko, 2013. Long-Term Effects of Chronic Light Pollution on Seasonal Functions of European Blackbirds (*Turdus merula*). *PLoS ONE*. 20 décembre 2013. Vol. 8, n° 12, pp. e85069. DOI 10.1371/journal.pone.0085069.
- DOÑA, Jorge, PROCTOR, Heather, SERRANO, David, JOHNSON, Kevin P., OPLOO, Arnika Oddy-van, HUGUET-TAPIA, Jose C., ASCUNCE, Marina S. et JOVANI, Roger, 2019. Feather mites play a role in cleaning host feathers: New insights from DNA metabarcoding and microscopy. *Molecular Ecology*. 2019. Vol. 28, n° 2, pp. 203-218. DOI 10.1111/mec.14581.
- DORRESTEIN, Gerry M., 2009. 8 - Passerines. In : TULLY, Thomas N., DORRESTEIN, Gerry M., JONES, Alan K. et COOPER, John E. (éd.), *Handbook of Avian Medicine (Second Edition)* [en ligne]. Edinburgh : W.B. Saunders. pp. 169-208. [Consulté le 5 novembre 2021]. ISBN 978-0-7020-2874-8. Disponible à l'adresse : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780702028748000080>
- DOUCETTE, Lisa I. et GEISER, Fritz, 2008. Seasonal variation in thermal energetics of the Australian owllet-nightjar (*Aegotheles cristatus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 1 décembre 2008. Vol. 151, n° 4, pp. 615-620. DOI 10.1016/j.cbpa.2008.07.025.
- DOVE, Carla J. et AGREDA, Ana, 2007. Differences in Plumulaceous Feather Characters of Dabbling and Diving Ducks. *Diferencias en los Caracteres de los Plumones de Patos Zambullidores y No Zambullidores*. Short Communications. *The Condor*. 1 février 2007. Vol. 109, n° 1, pp. 192-199. DOI 10.1093/condor/109.1.192.
- DOVE, Carla J., RIJKE, Arie M., WANG, Xuefeng et ANDREWS, Lester S., 2007. Infrared analysis of contour feathers. *Journal of Thermal Biology*. janvier 2007. Vol. 32, n° 1, pp. 42-46. DOI 10.1016/j.jtherbio.2006.07.005.

- DROUET, Valentin, 2003. *Les affections non parasitaires de la peau et des phanères chez les oiseaux de cage et de volière* [en ligne]. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire. Nantes : Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes. Disponible à l'adresse : http://kentika.oniris-nantes.fr/GED_BHV/196066891424/na_03_077.pdf
- DUERR, Rebecca S. et GAGE, Laurie J. (éd.), 2020. *Hand-rearing birds*. Second edition. Hoboken : Wiley-Blackwell. ISBN 978-1-119-16775-4. SF461 .G33 2020
- DUMOULIN, M., 2015. *Étude bibliographique et statistique des entrées d'oiseaux dans les centres de soins français pour la cause « tir »* [en ligne]. Thèse. Thèse de Doctorat Vétérinaire (Lyon). [Consulté le 18 janvier 2022]. Disponible à l'adresse : <http://alex.vetagro-sup.fr/Record.htm?idlist=3&record=19423738124912419109>
- E. CYR, Nicole, WIKELSKI, Martin et ROMERO, L. Michael, 2008. Increased Energy Expenditure but Decreased Stress Responsiveness during Molt. *Physiological and Biochemical Zoology*. 1 juillet 2008. Vol. 81, n° 4, pp. 452-462. DOI 10.1086/589547.
- ECHEVERRY-GALVIS, Maria Angela et HAU, Michaela, 2013. Flight Performance and Feather Quality: Paying the Price of Overlapping Molt and Breeding in a Tropical Highland Bird. *PLOS ONE*. 8 mai 2013. Vol. 8, n° 5, pp. e61106. DOI 10.1371/journal.pone.0061106.
- EDELSTAM, Carl, 1984. Patterns of molt in large birds of prey. *Annales Zoologici Fennici*. 1984. Vol. 21, n° 3, pp. 271-276.
- ELLIS, David H., ROHWER, Vanya G. et ROHWER, Sievert, 2017. Experimental evidence that a large raptor can detect and replace heavily damaged flight feathers long before their scheduled molt dates. *Ibis*. janvier 2017. Vol. 159, n° 1, pp. 217-220. DOI 10.1111/ibi.12416.
- ELLIS, Vincenzo A., MERRILL, Loren, WINGFIELD, John C., O'LOGHLEN, Adrian L. et ROTHSTEIN, Stephen I., 2012. Changes in Immunocompetence and Other Physiological Measures during Molt in Brown-Headed Cowbirds (*Molothrus ater*). *The Auk*. 1 avril 2012. Vol. 129, n° 2, pp. 231-238. DOI 10.1525/auk.2012.11215.
- ENNOS, A., HICKSON, J. et ROBERTS, A., 1995. Functional morphology of the vanes of the flight feathers of the pigeon *Columba livia*. *Journal of Experimental Biology*. 1 mai 1995. Vol. 198, n° 5, pp. 1219-1228.
- FAIRHURST, G. D., MARCHANT, T. A., SOOS, C., MACHIN, K. L. et CLARK, R. G., 2013. Experimental relationships between levels of corticosterone in plasma and feathers in a free-living bird. *Journal of Experimental Biology*. 1 novembre 2013. Vol. 216, n° 21, pp. 4071-4081. DOI 10.1242/jeb.091280.
- FITZGERALD, Guy, 2012. Effects and Remediation of Oil Spills on Wild birds. In : *Ecology and Animal Health*. Baltic University Press. pp. 384. ISBN 978-91-86189-12-9.
- FLINKS, Heiner et SALEWSKI, Volker, 2012. Quantifying the effect of feather abrasion on wing and tail lengths measurements. *Journal of Ornithology*. 1 octobre 2012. Vol. 153, n° 4, pp. 1053-1065. DOI 10.1007/s10336-012-0834-2.
- FOLLETT, Brian K. et PEARCE-KELLY, Alison, 1990. Photoperiodic Control of the Termination of Reproduction in Japanese Quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Proceedings: Biological Sciences*. 1990. Vol. 242, n° 1305, pp. 225-230.
- FONDELL, Thomas F., FLINT, Paul L., SCHMUTZ, Joel A., SCHAMBER, Jason L. et NICOLAI, Christopher A., 2013. Variation in body mass dynamics among sites in Black Brant *Branta bernicla nigricans* supports adaptivity of mass loss during molt. *Ibis*. 2013. Vol. 155, n° 3, pp. 593-604. DOI 10.1111/ibi.12056.
- FOX, A. D. et KAHLERT, J., 1999. Adjustments to nitrogen metabolism during wing molt in Greylag Geese, *Anser anser*. *Functional Ecology*. 1999. Vol. 13, n° 5, pp. 661-669. DOI <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00356.x>.
- FOX, A. D., KAHLERT, Johnny et ETTRUP, Henning, 1998. Diet and habitat use of moulting Greylag Geese *Anser anser* on the Danish island of Saltholm. *Ibis*. 1998. Vol. 140, n° 4, pp. 676-683. DOI 10.1111/j.1474-919X.1998.tb04714.x.
- FOX, A., FLINT, Paul, HOHMAN, William et SAVARD, Jean-Pierre, 2014. Waterfowl habitat use and selection during the remigial molt period in the northern hemisphere. *Wildfowl*. 1 janvier 2014. N° Special issue 4, pp. 131-168.

- FOX, A., KAHLERT, J., WALSH, Alyn, STROUD, David, MITCHELL, C., KRISTIANSEN, J.N. et HANSEN, E.B., 1998. Patterns of body mass change during moult in three different goose populations. *Wildfowl*. 1 janvier 1998. Vol. 49, pp. 45-56.
- FOX, Anthony D. et KAHLERT, Johnny, 2005. Changes in body mass and organ size during wing moult in non-breeding greylag geese *Anser anser*. *Journal of Avian Biology*. 2005. Vol. 36, n° 6, pp. 538-548. DOI <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2005.03301.x>.
- FOX, Anthony D. et KING, Roy, 2011. Body mass loss amongst moulting Pochard and Tufted Duck at Abberton Reservoir, South East England. *Journal für Ornithologie = Journal of Ornithology*. janvier 2011. Vol. 152, n° 3, pp. 727-732. DOI 10.1007/s10336-011-0656-7.
- FOX, Anthony D., KING, Roy et OWEN, Myrfyn, 2013. Wing moult and mass change in free-living mallard *Anas platyrhynchos*. *Journal of Avian Biology*. 2013. Vol. 44, n° 1, pp. 001-008. DOI 10.1111/j.1600-048X.2012.05785.x.
- FRANSON, J. Christian, HOFFMAN, David J. et SCHMUTZ, Joel A., 2009. Plasma Biochemistry Values in Emperor Geese (*Chen canagica*) in Alaska: Comparisons among Age, Sex, Incubation, and Molt. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 2009. Vol. 40, n° 2, pp. 321-327. JSTOR
- FÜLÖP, A., VÁGÁSI, C. I. et PAP, P. L., 2017. Cohabitation with farm animals rather than breeding effort increases the infection with feather-associated bacteria in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Journal of Avian Biology*. 2017. Vol. 48, n° 7, pp. 1005-1014.
- FUSTÉ, Enric, OBON, E. et OLID, L., 2013. Hand-reared common swifts (*Apus apus*) in a wildlife rehabilitation centre: assessment of growth rates using different diets. *Journal of Zoo and Aquarium Research*. 31 octobre 2013. Vol. 1, n° 2, pp. 61-68. DOI 10.19227/jzar.v1i2.33.
- GAIDE, Nicolas, FORET-LUCAS, Charlotte, FIGUEROA, Thomas, VERGNE, Timothée, LUCAS, Marie-Noëlle, ROBERTET, Luc, SOUVESTRE, Marie, CROVILLE, Guillaume, LE LOC'H, Guillaume, DELVERDIER, Maxence et GUÉRIN, Jean-Luc, 2021. Viral tropism and detection of clade 2.3.4.4b H5N8 highly pathogenic avian influenza viruses in feathers of ducks and geese. *Scientific Reports*. décembre 2021. Vol. 11, n° 1, pp. 5928. DOI 10.1038/s41598-021-85109-5.
- GARTRELL, B. D., MCCONNELL, H. M. et WHITE, B. J., 2009. Avoiding feather damage in hospitalised birds. In : *17th Association of Avian Veterinarians Australasian Committee Annual Conference* [en ligne]. Adelaide, Australia. 2009. pp. 155-163. Disponible à l'adresse : <https://www.aavac.com.au/files/2009-23.pdf>
- GENTES, Marie-Line, MCNABB, Anne, WALDNER, Cheryl et SMITS, Judit E. G., 2007. Increased Thyroid Hormone Levels in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) on Reclaimed Wetlands of the Athabasca Oil Sands. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 1 août 2007. Vol. 53, n° 2, pp. 287-292. DOI 10.1007/s00244-006-0070-y.
- GEYER, Thomas F., CLAUS, Vanessa T. et SARRADJ, Ennes, 2016. Silent Owl Flight: The Effect of the Leading Edge Comb on the Gliding Flight Noise. In : *22nd AIAA/CEAS Aeroacoustics Conference* [en ligne]. Lyon, France : American Institute of Aeronautics and Astronautics. 30 mai 2016. [Consulté le 11 mai 2021]. ISBN 978-1-62410-386-5. Disponible à l'adresse : <https://arc.aiaa.org/doi/10.2514/6.2016-3017>
- GIRAUDEAU, M., CZIRJÁK, G. Á., DUVAL, C., BRETAGNOLLE, V., GUTIERREZ, C., GUILLON, N. et HEEB, P., 2013. Effect of preen oil on plumage bacteria: an experimental test with the mallard. *Behavioural Processes*. janvier 2013. Vol. 92, pp. 1-5. DOI 10.1016/j.beproc.2012.08.001.
- GIRAUDEAU, M., MATEOS-GONZALEZ, F., COTÍN, J., PAGANI-NUÑEZ, E., TORNÉ-NOGUERA, A. et SENAR, J. C., 2015. Metal exposure influences the melanin and carotenoid-based colorations in great tits. *Science of The Total Environment*. 1 novembre 2015. Vol. 532, pp. 512-516. DOI 10.1016/j.scitotenv.2015.06.021.
- GIRAUDEAU, Mathieu, CZÍRJÁK, Gábor Á., DUVAL, Camille, GUITERREZ, Claude, BRETAGNOLLE, Vincent et HEEB, Philipp, 2010. No detected effect of moult on feather bacterial loads in mallards *Anas platyrhynchos*. *Journal of Avian Biology*. 2010. Vol. 41, n° 6, pp. 678-680. JSTOR
- GIRAUDEAU, Mathieu, STIKELEATHER, Ryan, MCKENNA, Jennifer, HUTTON, Pierce et MCGRAW, Kevin J., 2017. Plumage micro-organisms and preen gland size in an urbanizing context. *Science of The Total Environment*. février 2017. Vol. 580, pp. 425-429. DOI 10.1016/j.scitotenv.2016.09.224.

- GRAVELEY, Jordana, RUBEGA, Margaret et BURGIO, Kevin, 2021. Seasonal plumage condition variation and the thermal value of the feather coats of house sparrows (*Passer domesticus*). *Honors Scholar Theses* [en ligne]. 23 avril 2021. Disponible à l'adresse : https://opencommons.uconn.edu/srhonors_theses/793
- GREFA, 2019. Las artes ilegales de caza siguen afectando a nuestra fauna: ingresan cuatro aves que han sido víctimas del uso de liga. *GREFA* [en ligne]. 2019. [Consulté le 27 octobre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://grefa.org/grefa1/comollegar23/48-mas-noticias/denuncias/3232-las-artes-ilegales-de-caza-siguen-afectando-a-nuestra-fauna-ingresan-cuatro-aves-que-han-sido-victimas-del-uso-de-liga>
- GRÉMILLET, D., TUSCHY, I. et KIERSPEL, M., 1998. Body temperature and insulation in diving Great Cormorants and European Shags. *Functional Ecology*. 1998. Vol. 12, n° 3, pp. 386-394. DOI 10.1046/j.1365-2435.1998.00199.x.
- GRÉMILLET, David, CHAUVIN, Christophe, WILSON, Rory P., MAHO, Yvon Le et WANLESS, Sarah, 2005. Unusual feather structure allows partial plumage wettability in diving great cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Journal of Avian Biology*. 2005. Vol. 36, n° 1, pp. 57-63. DOI 10.1111/j.0908-8857.2005.03331.x.
- GUAY, Patrick-Jean, POTVIN, Dominique et ROBINSON, RW, 2012. Aberrations in plumage coloration in birds. *Australian Field Ornithology*. 1 mars 2012. Vol. 29, n° 1, pp. 23.
- GUILLEMETTE, Magella, PELLETIER, David, GRANDBOIS, Jean-Marc et BUTLER, Patrick, 2007. Flightlessness and the energetic cost of wing molt in a large sea duck. *Ecology*. 1 décembre 2007. Vol. 88, pp. 2936-45. DOI 10.1890/06-1751.1.
- GUNDERSON, Alex R., FORSYTH, Mark H. et SWADDLE, John P., 2009. Evidence That Plumage Bacteria Influence Feather Coloration and Body Condition of Eastern Bluebirds *Sialia sialis*. *Journal of Avian Biology*. 2009. Vol. 40, n° 4, pp. 440-447. JSTOR
- GWINNER, Eberhard, 1968. Circannual period as the basis of the seasonal function change in migratory birds. *Journal für Ornithologie*. 1 janvier 1968. Vol. 109, n° 1, pp. 70-95. DOI 10.1007/BF01678108.
- GWINNER, Eberhard, 2003. Circannual rhythms in birds. *Current Opinion in Neurobiology*. décembre 2003. Vol. 13, n° 6, pp. 770-778. DOI 10.1016/j.conb.2003.10.010.
- HAHN, Thomas P., PEREYRA, Maria E., SHARBAUGH, Susan M. et BENTLEY, George E., 2004. Physiological responses to photoperiod in three cardueline finch species. *General and Comparative Endocrinology*. mai 2004. Vol. 137, n° 1, pp. 99-108. DOI 10.1016/j.ygcen.2004.02.014.
- HALL, K. Susanna S. et FRANSSON, Thord, 2000. Lesser Whitethroats under Time-Constraint Molt More Rapidly and Grow Shorter Wing Feathers. *Journal of Avian Biology*. 2000. Vol. 31, n° 4, pp. 583-587. JSTOR
- HALL, KSS et FRANSSON, Thord, 2001. Wing moult in relation to autumn migration in adult Common Whitethroats *Sylvia communis communis*. *Ibis*. 1 octobre 2001. Vol. 143, pp. 580-586.
- HALL, M. R., GWINNER, E. et BLOESCH, M., 1987. Annual cycles in moult, body mass, luteinizing hormone, prolactin and gonadal steroids during the development of sexual maturity in the White stork (*Ciconia ciconia*). *Journal of Zoology*. 1987. Vol. 211, n° 3, pp. 467-486. DOI <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb01546.x>.
- HAMBLY, C., HARPER, E. J. et SPEAKMAN, J. R., 2004. The energetic cost of variations in wing span and wing asymmetry in the zebra finch *Taeniopygia guttata*. *Journal of Experimental Biology*. 15 octobre 2004. Vol. 207, n° 22, pp. 3977-3984. DOI 10.1242/jeb.01235.
- HARBISON, Christopher W. et BOUGHTON, Rachel M., 2014. Thermo-Orientation and the Movement of Feather-Feeding Lice on Hosts. *Journal of Parasitology*. août 2014. Vol. 100, n° 4, pp. 433-441. DOI 10.1645/13-374.1.
- HARMS, N. Jane, LEGAGNEUX, Pierre, GILCHRIST, H. Grant, BÊTY, Joël, LOVE, Oliver P., FORBES, Mark R., BORTOLOTTI, Gary R. et SOOS, Catherine, 2015. Feather corticosterone reveals effect of moulting conditions in the autumn on subsequent reproductive output and survival in an Arctic migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [en ligne]. 7 février 2015. Vol. 282, n° 1800. [Consulté le 2 septembre 2020]. DOI 10.1098/rspb.2014.2085. Disponible à l'adresse : <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4298207/>
- HARRIS, M.P., 1971. Ecological Adaptations of Molt in Some British Gulls. *Bird Study*. juin 1971. Vol. 18, n° 2, pp. 113-118. DOI 10.1080/00063657109476302.

HARRISON, Greg J et LIGHTFOOT, Teresa L, 2005. *Clinical Avian Medicine - 2 Volume Set*. Spix Publishing, Inc. ISBN 00-9754994-0-8.

HAUKIOJA, Erkki, 1971. Flightlessness in some moulting passerines in Northern Europe. . 1971. Vol. 48, pp. 101-116.

HAUPT, Christiane, 2007. Veterinary Help for Common Swifts. *APUSlife* [en ligne]. 2007. N° 3468. [Consulté le 26 octobre 2021]. Disponible à l'adresse : <http://www.commonswift.org/Veterinary-Help-for-Common-Swifts.html>

HEDENSTRÖM, A et SUNADA, S, 1999. Aerodynamics of the moult. *The Journal of Experimental Biology*. 1999. N° 202, pp. 67-76.

HEDENSTRÖM, Anders, 2003. Flying with holey wings. *Journal of Avian Biology*. 2003. Vol. 34, n° 4, pp. 324-327. DOI <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2003.03324.x>.

HEGELBACH, Johann, 2014. Die Mauser der Wasseramsel *Cinclus cinclus* und der Bezug zu Geschlecht, Alter und Bruttermin. *Vogelwarte*. 2014. Vol. 52, pp. 179-190. DOI 10.5167/uzh-104003.

HEISE, Colleen Dwyer et RIMMER, Christopher C., 2000. Definitive Prebasic Molt of Gray Catbirds at two Sites in New England. *The Condor*. 1 novembre 2000. Vol. 102, n° 4, pp. 894-904. DOI 10.1093/condor/102.4.894.

HEITMEYER, Mickey E., 1988. Body Composition of Female Mallards in Winter in Relation to Annual Cycle Events. *The Condor*. août 1988. Vol. 90, n° 3, pp. 669. DOI 10.2307/1368357.

HELM, Barbara et GWINNER, Eberhard, 1999. Timing of Postjuvénal Molt in African (*Saxicola torquata axillaris*) and European (*Saxicola torquata rubicola*) Stonechats: Effects of Genetic and Environmental Factors. *The Auk*. 1999. Vol. 116, n° 3, pp. 589-603. DOI 10.2307/4089321.

HENKEL, Laird, 2022. Seabird Thermography Project. [en ligne]. 28 janvier 2022. [Consulté le 28 janvier 2022]. Disponible à l'adresse : <https://wildlife.ca.gov/OSPR/Science/MWVCRC/Seabird-Thermography-Project>

HERA, Iván De La, PÉREZ-TRIS, Javier et TELLERÍA, José Luis, 2009. Migratory behaviour affects the trade-off between feather growth rate and feather quality in a passerine bird. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2009. Vol. 97, n° 1, pp. 98-105. DOI 10.1111/j.1095-8312.2008.01189.x.

HERNANDEZ, Sonia M., BARRON, Heather W., MILLER, Erica, AGUILAR, Roberto F. et YABSLEY, Michael J. (éd.), 2020. *Medical Management of Wildlife Species: A Guide for Practitioners* [en ligne]. Wiley-Blackwell. USA : John Wiley & Sons, Inc. [Consulté le 25 septembre 2020]. ISBN 978-1-119-03636-4. Disponible à l'adresse : <http://www.jwildlifedis.org/doi/10.7589/0090-3558-56.4.002>

HILL, Andrew G., 2020. Comparison of Feather Damage Associated With the Application of Pressure-sensitive Adhesive Tapes. *Journal of Avian Medicine and Surgery*. octobre 2020. Vol. 34, n° 3, pp. 268-273. DOI 10.1647/1082-6742-34.3.268.

HO, William K. W., FREEM, Lucy, ZHAO, Debiao, PAINTER, Kevin J., WOOLLEY, Thomas E., GAFFNEY, Eamonn A., MCGREW, Michael J., TZIKA, Athanasia, MILINKOVITCH, Michel C., SCHNEIDER, Pascal, DRUSKO, Armin, MATTHÄUS, Franziska, GLOVER, James D., WELLS, Kirsty L., JOHANSSON, Jeanette A., DAVEY, Megan G., SANG, Helen M., CLINTON, Michael et HEADON, Denis J., 2019. Feather arrays are patterned by interacting signalling and cell density waves. *PLoS Biology* [en ligne]. 21 février 2019. Vol. 17, n° 2. [Consulté le 23 juin 2020]. DOI 10.1371/journal.pbio.3000132. Disponible à l'adresse : <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6383868/>

HOGAN, Danica, ESLER, Daniel et THOMPSON, Jonathan E., 2013. Variation in Body Mass and Foraging Effort of Barrow's Goldeneyes (*Bucephala islandica*) During Remigial Molt. *The Auk*. 1 avril 2013. Vol. 130, n° 2, pp. 313-322. DOI 10.1525/auk.2013.12048.

HÖHN, E. OTTO, 1961. CHAPTER XVI - Endocrine Glands, Thymus and Pineal Body. In : MARSHALL, A. J. (éd.), *Biology and Comparative Physiology of Birds* [en ligne]. Academic Press. pp. 87-114. [Consulté le 23 février 2022]. ISBN 978-1-4832-3143-3. Disponible à l'adresse : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9781483231433500113>

- HOI, H., KRIŠTOFÍK, J., DAROLOVÁ, A. et HOI, C., 2012. Experimental evidence for costs due to chewing lice in the European bee-eater (*Merops apiaster*). *Parasitology*. janvier 2012. Vol. 139, n° 1, pp. 53-59. DOI 10.1017/S0031182011001727.
- HOLMGREN, Noël, JÖNSSON, Paul et WENNERBERG, Liv, 2001. Geographical variation in the timing of breeding and moult in dunlin *Calidris alpina* on the Palearctic tundra. *Polar Biology*. 27 avril 2001. Vol. 24, n° 5, pp. 369-377. DOI 10.1007/s003000000222.
- HOMANN, Peter H., 2003. Survival and Fitness of a Female Northern Cardinal (*Cardinalis cardinalis*) after Partial Loss of Melanin-based Feather Coloration. *North American Bird Bander*. 2003. Vol. 28, n° 4 (October-December), pp. 165-168.
- HOPE, Sydney F., STABILE, Frank A. et BUTLER, Luke K., 2016. Urban living alters moult dynamics in a passerine. *Journal of Avian Biology*. mai 2016. Vol. 47, n° 3, pp. 304-311. DOI 10.1111/jav.00866.
- HORAK, Katherine E., BARRETT, Nicole L., ELLIS, Jeremy W., CAMPBELL, Emma M., DANNEMILLER, Nicholas G. et SHRINER, Susan A., 2020. Effects of Deepwater Horizon oil on feather structure and thermoregulation in gulls: Does rehabilitation work? *Science of The Total Environment*. mai 2020. Vol. 718, pp. 137380. DOI 10.1016/j.scitotenv.2020.137380.
- HOSKER, Anne, 1936. Regeneration of Feathers after Thyroid Feeding. *Journal of Experimental Biology*. 1 juillet 1936. Vol. 13, n° 3, pp. 344-351. DOI 10.1242/jeb.13.3.344.
- HOYE, Bethany J. et BUTTEMER, William A., 2011. Inexplicable inefficiency of avian molt? Insights from an opportunistically breeding arid-zone species, *Lichenostomus penicillatus*. *PloS One*. 2 février 2011. Vol. 6, n° 2, pp. e16230. DOI 10.1371/journal.pone.0016230.
- HUBÁLEK, Z., 1976. Interspecific affinity among keratinolytic fungi associated with birds. *Folia Parasitologica*. 1 janvier 1976. Vol. 23, n° 3, pp. 267-272.
- HUDELSON, Stormy et HUDELSON, Paul, 1995. Dermatology of raptors: A review. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine*. 1 octobre 1995. Vol. 4, n° 4, pp. 184-194. DOI 10.1016/S1055-937X(05)80016-7.
- HUGONNET, Chloé, 2015. *Gestion du centre régional de sauvegarde de la faune sauvage - Rapport d'activité de l'année 2015*. LPO PACA.
- IZQUIERDO, Lucía, THOMSON, Robert L., AGUIRRE, José I., DÍEZ-FERNÁNDEZ, Alazne, FAIVRE, Bruno, FIGUEROLA, Jordi et IBÁÑEZ-ÁLAMO, Juan Diego, 2018. Factors associated with leucism in the common blackbird *Turdus merula*. *Journal of Avian Biology*. 2018. Vol. 49, n° 9, pp. e01778. DOI 10.1111/jav.01778.
- JAKUBAS, Dariusz, WOJCZULANIS-JAKUBAS, Katarzyna et GLAC, Wojciech, 2011. Variation of the Reed Bunting (*Emberiza schoeniclus*) Body Condition and Haematological Parameters in Relation to Sex, Age and Season. *Annales Zoologici Fennici*. 1 août 2011. Vol. 48, pp. 243-250. DOI 10.5735/086.048.0405.
- JAWORSKI, Justin W. et PEAKE, N., 2020. Aeroacoustics of Silent Owl Flight. *Annual Review of Fluid Mechanics*. 5 janvier 2020. Vol. 52, n° 1, pp. 395-420. DOI 10.1146/annurev-fluid-010518-040436.
- JEHL, Joseph R., HENRY, Annette E. et SWANSON, David L., 2015. Ratios, adaptations, and the differential metabolic capability of avian flight muscles. *Journal of Avian Biology*. 2015. Vol. 46, n° 2, pp. 119-124. DOI 10.1111/jav.00506.
- JENNI, Lukas, GANZ, Kathrin, MILANESI, Pietro et WINKLER, Raffael, 2020. Determinants and constraints of feather growth. *PloS One*. 2020. Vol. 15, n° 4, pp. e0231925. DOI 10.1371/journal.pone.0231925.
- JENNI, Lukas et WINKLER, Raffael, 1994. *Moult and Ageing of European Passerines*. Christopher Helm Publishers.
- JENNI-EIERMANN, Susanne, HELFENSTEIN, Fabrice, VALLAT, Armelle, GLAUSER, Gaétan et JENNI, Lukas, 2015. Corticosterone: effects on feather quality and deposition into feathers. *Methods in Ecology and Evolution*. 2015. Vol. 6, n° 2, pp. 237-246. DOI 10.1111/2041-210X.12314.
- JENSSEN, Bjorn Munro et EKKER, Morten, 1991. Effects of plumage contamination with crude oil dispersant mixtures on thermoregulation in common eiders and mallards. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. avril 1991. Vol. 20, n° 3, pp. 398-403. DOI 10.1007/BF01064410.

- JENSSEN, Bjørn Munro, EKKER, Morten et BECH, Claus, 1989. Thermoregulation in winter-acclimatized common eiders (*Somateria mollissima*) in air and water. *Canadian Journal of Zoology*. 1 mars 1989. Vol. 67, n° 3, pp. 669-673. DOI 10.1139/z89-096.
- JOHNE, Reimar et MÜLLER, Hermann, 2007. Polyomaviruses of Birds: Etiologic Agents of Inflammatory Diseases in a Tumor Virus Family. *Journal of Virology*. novembre 2007. Vol. 81, n° 21, pp. 11554-11559. DOI 10.1128/JVI.01178-07.
- JOVANI, R. et BLAS, J., 2004. Adaptive allocation of stress-induced deformities on bird feathers. *Journal of Evolutionary Biology*. 2004. Vol. 17, n° 2, pp. 294-301. DOI 10.1111/j.1420-9101.2003.00680.x.
- JOVANI, Roger et ROHWER, Sievert, 2017. Fault bars in bird feathers: mechanisms, and ecological and evolutionary causes and consequences: Fault bars in bird feathers. *Biological Reviews*. mai 2017. Vol. 92, n° 2, pp. 1113-1127. DOI 10.1111/brv.12273.
- KAHLERT, Johnny, FOX, Anthony D et ETTRUP, Henning, 1996. Nocturnal feeding in moulting Greylag geese *Anser anser* - an anti-predator response? *Ardea*. 1996. Vol. 84, pp. 15-22. DOI <https://avibirds.com/wp-content/uploads/pdf/grauwe-gans6.pdf>.
- KALTHOFF, Donata, BREITHAUP, Angele, TEIFKE, Jens P., GLOBIG, Anja, HARDER, Timm, METTENLEITER, Thomas C. et BEER, Martin, 2008. Pathogenicity of Highly Pathogenic Avian Influenza Virus (H5N1) in Adult Mute Swans. *Emerging Infectious Diseases*. août 2008. Vol. 14, n° 8, pp. 1267-1270. DOI 10.3201/eid1408.080078.
- KENT, M. K. et BURTT, E. H., 2016. Feather-degrading bacilli in the plumage of wild birds: Prevalence and relation to feather wear. *The Auk*. 2016. Vol. 133, pp. 583-592. DOI 10.1642/AUK-16-39.1.
- KIAT, Yosef et IZHAKI, Ido, 2016. Molt Strategies Affect Age Differences in Autumn Migration Timing in East Mediterranean Migratory Passerines. *PLoS One*. 2016. Vol. 11, n° 1, pp. e0147471. DOI 10.1371/journal.pone.0147471.
- KIAT, Yosef, IZHAKI, Ido et SAPIR, Nir, 2019. The effects of long-distance migration on the evolution of molt strategies in Western-Palaearctic passerines: Effects of migration on feather molt. *Biological Reviews*. avril 2019. Vol. 94, n° 2, pp. 700-720. DOI 10.1111/brv.12474.
- KING, James R. et MURPHY, Mary E., 1990. Estimates of the Mass of Structures Other than Plumage Produced during Molt by White-Crowned Sparrows. *The Condor*. novembre 1990. Vol. 92, n° 4, pp. 839. DOI 10.2307/1368719.
- KLAASSEN, Marcel, 1995. Molt and Basal Metabolic Costs in Males of Two Subspecies of Stonechats: The European *Saxicola torquata rubicula* and the East African *S. t. axillaris*. *Oecologia*. 1995. Vol. 104, n° 4, pp. 424-432. JSTOR
- KLOSKOWSKI, Janusz, FILIPIUK, Maciej, POLAK, Marcin et FRYDERYK, Sławomira, 2016. Low Prevalence but High Intensity of Infestation by Amblyceran Lice in Red-Necked Grebes (*Podiceps grisegena*) in Eastern Poland. *Waterbirds*. décembre 2016. Vol. 39, n° 4, pp. 408-412. DOI 10.1675/063.039.0410.
- KOBAYASH, Hideshi, 1958. ON THE INDUCTION OF MOLT IN BIRDS BY 17 α -OXYPROGESTERONE-17-CAPRONATE. *Endocrinology*. octobre 1958. Vol. 63, n° 4, pp. 420-430. DOI 10.1210/endo-63-4-420.
- KOSTELANETZ, Sophia, DICKENS, Molly J. et ROMERO, L. Michael, 2009. Combined effects of molt and chronic stress on heart rate, heart rate variability, and glucocorticoid physiology in European Starlings. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 1 décembre 2009. Vol. 154, n° 4, pp. 493-501. DOI 10.1016/j.cbpa.2009.08.005.
- KOVALEV, Alexander, FILIPPOV, Alexander E. et GORB, Stanislav N., 2014. Unzipping bird feathers. *Journal of The Royal Society Interface*. 6 mars 2014. Vol. 11, n° 92, pp. 20130988. DOI 10.1098/rsif.2013.0988.
- KUENZEL, Wj, 2003. Neurobiology of molt in avian species. *Poultry Science*. juin 2003. Vol. 82, n° 6, pp. 981-991. DOI 10.1093/ps/82.6.981.
- KULASZEWICZ, Izabela, WOJCZULANIS-JAKUBAS, Katarzyna et JAKUBAS, Dariusz, 2015. Variation of the Savi's Warbler (*Locustella luscinioides*) Leucocyte Profiles and Body Condition in Relation to Age, Sex and Molt. *Annales Zoologici Fennici*. décembre 2015. Vol. 52, n° 5-6, pp. 325-338. DOI 10.5735/086.052.0507.

- LACASSE, Claude, 2015. Falconiformes (Falcons, Hawks, Eagles, Kites, Harriers, Buzzards, Ospreys, Caracaras, Secretary Birds, Old World and New World Vultures). In : *Fowler's Zoo and Wild Animal Medicine, Volume 8* [en ligne]. Elsevier. pp. 127-142. [Consulté le 1 août 2020]. ISBN 978-1-4557-7397-8. Disponible à l'adresse : <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9781455773978000177>
- LACOMBE, Diane, BIRD, David M. et HIBBARD, Kathy A., 1994. Influence of reduced food availability on growth of captive American kestrels. *Canadian Journal of Zoology*. 1 décembre 1994. Vol. 72, n° 12, pp. 2084-2089. DOI 10.1139/z94-279.
- LATTIN, Christine R., REED, J. Michael, DESROCHERS, David W. et ROMERO, L. Michael, 2011. Elevated corticosterone in feathers correlates with corticosterone-induced decreased feather quality: a validation study. *Journal of Avian Biology*. 2011. Vol. 42, n° 3, pp. 247-252. DOI 10.1111/j.1600-048X.2010.05310.x.
- LAWSON, Phillip T. et KITTLE, Earl L., 1970. Induced molt. *Raptor Research news*. 1970.
- LECLAIRE, Sarah, CZIRJÁK, Gábor Árpád, HAMMOUDA, Abdessalem et GASPARINI, Julien, 2015. Feather bacterial load shapes the trade-off between preening and immunity in pigeons. *BMC Evolutionary Biology*. 7 avril 2015. Vol. 15, n° 1, pp. 60. DOI 10.1186/s12862-015-0338-9.
- LECLAIRE, Sarah, PIERRET, Pauline, CHATELAIN, Marion et GASPARINI, Julien, 2014. Feather bacterial load affects plumage condition, iridescent color, and investment in preening in pigeons. *Behavioral Ecology*. 1 septembre 2014. Vol. 25, n° 5, pp. 1192-1198. DOI 10.1093/beheco/aru109.
- LEE, David S. et GRANT, Gilbert S., 1986. An Albino Greater Shearwater: Feather Abrasion and Flight Energetics. *Wilson Bulletin*. 1986. Vol. 98, n° 3 (July-September), pp. 488-490.
- LEMARCHAND, C. et BAVOUX, C., 2008. Le Centre de sauvegarde du Marais aux Oiseaux (Ile d'Oléron, Charente-Maritime) - Bilan succinct de 25 années d'existence (1982-2006). . 2008. Vol. 9, n° 6, pp. 833-840.
- LESHER, S. W. et KENDEIGH, S. Charles, 1941. Effect of Photoperiod on Molting of Feathers. *The Wilson Bulletin*. 1941. Vol. 53, n° 3, pp. 169-180.
- LIERZ, Michael et FISCHER, Dominik, 2011. Clinical Technique: Imping in Birds. *Journal of Exotic Pet Medicine*. avril 2011. Vol. 20, n° 2, pp. 131-137. DOI 10.1053/j.jepm.2011.02.008.
- LIN, Chih-Min, JIANG, Ting Xin, WIDELITZ, Randall B. et CHUONG, Cheng-Ming, 2006. Molecular signaling in feather morphogenesis. *Current Opinion in Cell Biology*. décembre 2006. Vol. 18, n° 6, pp. 730-741. DOI 10.1016/j.ceb.2006.10.009.
- LIN, X., LEE, C. G., CASALE, E. S. et SHIH, J. C., 1992. Purification and Characterization of a Keratinase from a Feather-Degrading Bacillus licheniformis Strain. *Applied and Environmental Microbiology*. octobre 1992. Vol. 58, n° 10, pp. 3271-3275. DOI 10.1128/AEM.58.10.3271-3275.1992.
- LIND, J, 2001. Escape flight in moulting Tree Sparrows (*Passer montanus*). *Functional Ecology*. 2001. Vol. 15, n° 1, pp. 29-35. DOI 10.1046/j.1365-2435.2001.00497.x.
- LIND, Johan, GUSTIN, Marco et SORACE, Alberto, 2004. Compensatory bodily changes during moult in Tree Sparrows *Passer montanus* in Italy. *Ornis Fennica*. 1 janvier 2004. Vol. 81, n° 2, pp. 75-83.
- LINDSTRÖM, Åke, VISSER, G. Henk et DAAN, Serge, 1993. The Energetic Cost of Feather Synthesis Is Proportional to Basal Metabolic Rate. *Physiological Zoology*. 1993. Vol. 66, n° 4, pp. 490-510. JSTOR
- LINGHAM-SOLIAR, Theagarten, 2014. Feather structure, biomechanics and biomimetics: the incredible lightness of being. *Journal of Ornithology*. 1 avril 2014. Vol. 155, n° 2, pp. 323-336. DOI 10.1007/s10336-013-1038-0.
- LINGHAM-SOLIAR, Theagarten, 2017. Microstructural tissue-engineering in the rachis and barbs of bird feathers. *Scientific Reports*. 27 mars 2017. Vol. 7, n° 1, pp. 45162. DOI 10.1038/srep45162.
- LOMBARDO, Michael P., DRAKE, Patricia, OLSON, Amber, OTIENO, Sango, SPADACENE, Lena et THORPE, Patrick A., 2015. Feather-chewing lice and Tree Swallow biology. *The Auk*. 2015. Vol. 132, n° 3, pp. 551-561. JSTOR
- LUCAS, Alfred M. et TETTENHEIM, Peter R., 1972. *Avian Anatomy: Integument*. Agriculture Handbook 362. Washington : U.S. Government Printing Office.

- LUSTICK, Sheldon, 1970. Energy Requirements of Molt in Cowbirds. *The Auk*. 1970. Vol. 87, n° 4, pp. 742-746. DOI 10.2307/4083708.
- MACDOUGALL-SHACKLETON, Scott, STEVENSON, Tyler, WATTS, Heather, PEREYRA, Maria et HAHN, Thomas, 2009. The evolution of photoperiod response systems and seasonal GnRH plasticity in birds. *Integrative and comparative biology*. 1 novembre 2009. Vol. 49, pp. 580-9. DOI 10.1093/icb/icp048.
- MACLEOD, A. et PERLMAN, J., 2001. Adventures in Avian Nutrition: Dietary Considerations for the Hatchling/Nestling Passerine. *Journal of Wildlife Rehabilitation*. 1 mars 2001. Vol. 24, pp. 10-15.
- MAGGINI, Ivan, KENNEDY, Lisa V., MACMILLAN, Alexander, ELLIOTT, Kyle H., DEAN, Karen et GUGLIELMO, Christopher G., 2017. Light oiling of feathers increases flight energy expenditure in a migratory shorebird. *The Journal of Experimental Biology*. 1 juillet 2017. Vol. 220, n° 13, pp. 2372-2379. DOI 10.1242/jeb.158220.
- MAHONEY, Sheila A., 1984. Plumage Wettability of Aquatic Birds. *The Auk*. 1 janvier 1984. Vol. 101, n° 1, pp. 181-185. DOI 10.1093/auk/101.1.181.
- MARSH, R. L. et DAWSON, W. R., 1989. Avian Adjustments to Cold. In : WANG, Lawrence C. H. (éd.), *Animal Adaptation to Cold* [en ligne]. Berlin, Heidelberg : Springer Berlin Heidelberg. pp. 205-253. *Advances in Comparative and Environmental Physiology*. [Consulté le 15 juillet 2021]. ISBN 978-3-642-74080-0. Disponible à l'adresse : http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-74078-7_6
- MARTIN, Lynn, 2011. Trade-offs between molt and immune activity in two populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *Canadian Journal of Zoology*. 15 février 2011. Vol. 83, pp. 780-787. DOI 10.1139/z05-062.
- MARZAL, Alfonso, ASGHAR, Muhammad, RODRÍGUEZ, Laura, REVIRIEGO, Maribel, HERMOSELL, Ignacio G., BALBONTÍN, Javier, GARCIA-LONGORIA, Luz, DE LOPE, Florentino et BENSCH, Staffan, 2013. Co-infections by malaria parasites decrease feather growth but not feather quality in house martin. *Journal of Avian Biology*. 2013. Vol. 44, n° 5, pp. 437-444. DOI 10.1111/j.1600-048X.2013.00178.x.
- MASMAN, Dirkjan, DAAN, Serge et BELDHUIS, Hans, 1988. Ecological Energetics of the Kestrel: Daily Energy Expenditure throughout the Year Based on Time-Energy Budget, Food Intake and Doubly Labeled Water Methods. *Ardea*. 1 janvier 1988. Vol. 76.
- MASSEY, J. Gregory, 2006. Summary of an Oiled Bird Response. *Journal of Exotic Pet Medicine*. 1 janvier 2006. Vol. 15, n° 1, pp. 33-39. DOI 10.1053/j.jepm.2005.11.005.
- MATCOTT, James, BAYLIS, Shane et CLARKE, Rohan H., 2019. The influence of petroleum oil films on the feather structure of tropical and temperate seabird species. *Marine Pollution Bulletin*. janvier 2019. Vol. 138, pp. 135-144. DOI 10.1016/j.marpolbul.2018.11.010.
- MATYJASIAK, Piotr, BONIECKI, Paweł, FUSZARA, Maciej, OKOŁOWSKI, Mateusz et OLEJNICZAK, Izabela, 2018. Feather holes and flight performance in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Animal Cells and Systems*. 2018. Vol. 22, n° 2, pp. 124-131. DOI 10.1080/19768354.2018.1452294.
- MCCAFFERTY, D. J., MONCRIEFF, J. B. et TAYLOR, I. R., 1997. The effect of wind speed and wetting on thermal resistance of the barn owl (*Tyto alba*). II: Coat resistance. *Journal of Thermal Biology*. 1 août 1997. Vol. 22, n° 4, pp. 265-273. DOI 10.1016/S0306-4565(97)00021-1.
- MCCAFFERTY, D. J., PANDRAUD, G., GILLES, J., FABRA-PUCHOL, M. et HENRY, P.-Y., 2017. Animal thermoregulation: a review of insulation, physiology and behaviour relevant to temperature control in buildings. *Bioinspiration & Biomimetics*. décembre 2017. Vol. 13, n° 1, pp. 011001. DOI 10.1088/1748-3190/aa9a12.
- MCKITTRICK, J., CHEN, P.-Y., BODDE, S. G., YANG, W., NOVITSKAYA, E. E. et MEYERS, M. A., 2012. The Structure, Functions, and Mechanical Properties of Keratin. *JOM*. avril 2012. Vol. 64, n° 4, pp. 449-468. DOI 10.1007/s11837-012-0302-8.
- MCNABB, F. M. Anne, 2007. The Hypothalamic-Pituitary-Thyroid (HPT) Axis in Birds and Its Role in Bird Development and Reproduction. *Critical Reviews in Toxicology*. 1 janvier 2007. Vol. 37, n° 1-2, pp. 163-193. DOI 10.1080/10408440601123552.
- MEIJER, Theo, 1989. Photoperiodic Control of Reproduction and Molt in the Kestrel, *Falco tinnunculus*. *Journal of Biological Rhythms*. 1 septembre 1989. Vol. 4, n° 3, pp. 351-364. DOI 10.1177/074873048900400304.

- MEILLÈRE, Alizée, BRISCHOUX, François, HENRY, Pierre-Yves, MICHAUD, Bruno, GARCIN, Roger et ANGELIER, Frédéric, 2017. Growing in a city: Consequences on body size and plumage quality in an urban dweller, the house sparrow (*Passer domesticus*). *Landscape and Urban Planning*. avril 2017. Vol. 160, pp. 127-138. DOI 10.1016/j.landurbplan.2016.12.014.
- MEISTER, Waldemar, 1951. Changes in histological structure of the long bones of birds during the molt. *The Anatomical Record*. 1951. Vol. 111, n° 1, pp. 1-21. DOI 10.1002/ar.1091110102.
- MELE, Stephen, PICARDO, Kristin F, CUNNINGHAM, Gregory B et HURD, Daryl D, 2012. The Isolation and Identification of a Causative Agent of the Feather Disorder Found in African Penguins (*Spheniscus demersus*). . 2012. pp. 3.
- MERRILL, Loren, GONZÁLEZ-GÓMEZ, Paulina L., ELLIS, Vincenzo A., LEVIN, Iris I., VÁSQUEZ, Rodrigo A. et WINGFIELD, John C., 2015. A blurring of life-history lines: Immune function, molt and reproduction in a highly stable environment. *General and Comparative Endocrinology*. 1 mars 2015. Vol. 213, pp. 65-73. DOI 10.1016/j.ygcn.2015.02.010.
- MERRYMAN, Joyce I. et BUCKLES, Elizabeth L., 1998. The Avian Thyroid Gland. Part Two: A Review of Function and Pathophysiology. *Journal of Avian Medicine and Surgery*. 1998. Vol. 12, n° 4, pp. 238-242.
- MEWALDT, L. Richard, 1958. Pterylography and Natural and Experimentally Induced Molt in Clark's Nutcracker. *The Condor*. 1958. Vol. 60, n° 3, pp. 165-187. DOI 10.2307/1365412.
- MICHENER, Harold et MICHENER, Josephine R., 1936. Abnormalities in Birds. *The Condor*. 1936. Vol. 38, n° 3, pp. 102-109. DOI 10.2307/1363908. JSTOR
- MILLER, E. A et RICKO, A, 2018. Evaluating the Efficacy of Sixteen Surfactants for Removing Petrochemicals from feathers. In : *The International Effects of Oil on Wildlife Conference* [en ligne]. Baltimore, MD. 2018. pp. 10. [Consulté le 25 septembre 2020]. Disponible à l'adresse : https://cdn.ymaws.com/www.nwrwildlife.org/resource/resmgr/symp_2020/friday_handouts/Miller_Oiled_I_Fri__Evaluati.pdf
- MILLER, Erica A., 2012. *Minimum standards for wildlife rehabilitation*. Fourth edition. St. Cloud, Minnesota : Suisun, California : National Wildlife Rehabilitators Association ; International Wildlife Rehabilitation Council. ISBN 978-1-931439-28-2. SF996.45 .M56 2012
- MINIAS, Piotr, 2015. The use of haemoglobin concentrations to assess physiological condition in birds: a review. *Conservation Physiology* [en ligne]. 1 janvier 2015. Vol. 3, n° 1. [Consulté le 4 août 2021]. DOI 10.1093/conphys/cov007. Disponible à l'adresse : <https://doi.org/10.1093/conphys/cov007>
- MØLLER, Anders Pape, 2015. The allometry of number of feathers in birds changes seasonally. *Avian Research*. 13 février 2015. Vol. 6, n° 1, pp. 2. DOI 10.1186/s40657-015-0012-3.
- MØLLER, Anders Pape, ERRITZØE, Johannes et NIELSEN, Jan Tøttrup, 2009. Frequency of fault bars in feathers of birds and susceptibility to predation: FAULT BARS AND SUSCEPTIBILITY TO PREDATION. *Biological Journal of the Linnean Society*. 26 mai 2009. Vol. 97, n° 2, pp. 334-345. DOI 10.1111/j.1095-8312.2009.01204.x.
- MØLLER, Anders Pape, NIELSEN, Jan Tøttrup et ERRITZØE, Johannes, 2006. Losing the last feather: feather loss as an antipredator adaptation in birds. *Behavioral Ecology*. 1 novembre 2006. Vol. 17, n° 6, pp. 1046-1056. DOI 10.1093/beheco/ari044.
- MØLLER, A.P. et IBÁÑEZ-ÁLAMO, J.D., 2012. Escape behaviour of birds provides evidence of predation being involved in urbanization. *Animal Behaviour*. août 2012. Vol. 84, n° 2, pp. 341-348. DOI 10.1016/j.anbehav.2012.04.030.
- MORALES, Judith, MORENO, Juan, MERINO, Santiago, SANZ, Juan J., TOMÁS, Gustavo, ARRIERO, Elena, LOBATO, Elisa et PUENTE, Josué MARTÍNEZ-DE LA, 2007. Early moult improves local survival and reduces reproductive output in female pied flycatchers. *Ecoscience*. mars 2007. Vol. 14, n° 1, pp. 31-39. DOI 10.2980/1195-6860(2007)14[31:EMILSA]2.0.CO;2.
- MORANDIN, Lora A. et O'HARA, Patrick D., 2014. Fish oil disrupts seabird feather microstructure and waterproofing. *Science of The Total Environment*. octobre 2014. Vol. 496, pp. 257-263. DOI 10.1016/j.scitotenv.2014.07.025.

- MORANDINI, Virginia, DUGGER, Katie M., BALLARD, Grant, ELROD, Megan, SCHMIDT, Annie, RUOPPOLO, Valeria, LESCROËL, Amélie, JONGSOMJIT, Dennis, MASSARO, Melanie, PENNYCOOK, Jean, KOOYMAN, Gerald L., SCHMIDLIN, Kara, KRABERGER, Simona, AINLEY, David G. et VARSANI, Arvind, 2019. Identification of a Novel Adélie Penguin Circovirus at Cape Crozier (Ross Island, Antarctica). *Viruses*. décembre 2019. Vol. 11, n° 12, pp. 1088. DOI 10.3390/v11121088.
- MORENO, Juan, SANZ, Juan, MERINO, Santiago et ARRIERO, Elena, 2001. Daily energy expenditure and cell-mediated immunity in pied flycatchers while feeding nestlings: Interaction with moult. *Oecologia*. 1 décembre 2001. Vol. 129, pp. 492-497. DOI 10.1007/s004420100767.
- MORENO-RUEDA, G., 2010. Experimental test of a trade-off between moult and immune response in house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Evolutionary Biology*. 2010. Vol. 23, n° 10, pp. 2229-2237. DOI 10.1111/j.1420-9101.2010.02090.x.
- MORENO-RUEDA, Gregorio, 2017. Preen oil and bird fitness: a critical review of the evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. novembre 2017. Vol. 92, n° 4, pp. 2131-2143. DOI 10.1111/brv.12324.
- MOYER, Brett R., GARDINER, David W. et CLAYTON, Dale H., 2002. Impact of feather molt on ectoparasites: looks can be deceiving. *Oecologia*. avril 2002. Vol. 131, n° 2, pp. 203-210. DOI 10.1007/s00442-002-0877-9.
- MOYER, Brett R., ROCK, Alex N. et CLAYTON, Dale H., 2003. Experimental Test of the Importance of Preen Oil in Rock doves (*Columba livia*). *The Auk*. 2003. Vol. 120, n° 2, pp. 490-496. DOI 10.2307/4090201. JSTOR
- MÜLLER, Kerstin, ALTENKAMP, Rainer, BRUNNBERG, Leo, FAŠUNGOVÁ, Lucia, FREYMANN, Hubert, FRÖLICH, Kai, KOLLMANN, Rainer, KRONE, Oliver, LITERÁK, Ivan, MIZERA, Tadeusz, SOMMER, Paul et SCHETTLER, Elvira, 2007. Pinching off Syndrome in Free-Ranging White-Tailed Sea Eagles (*Haliaeetus albicilla*) in Europe: Frequency and Geographic Distribution of a Generalized Feather Abnormality. *Journal of Avian Medicine and Surgery*. 2007. Vol. 21, n° 2, pp. 103-109. JSTOR
- MÜLLER, Kerstin, SCHETTLER, Elvira, GERLACH, Helga, BRUNNBERG, Leo, HAFEZ, Hafez Mohamed, HATTERMANN, Kim, JOHNE, Reimar, KOLLMANN, Rainer, KRONE, Oliver, LIERZ, Michael, LINKE, Sonja, LUESCHOW, Dörte, MANKERTZ, Annette, MÜLLER, Hermann, PRUSAS, Christina, RAUE, Rüdiger, SOIKE, Dirk, SPECK, Stephanie, WOLF, Petra et FRÖLICH, Kai, 2007. Investigations on the aetiology of pinching off syndrome in four white-tailed sea eagles (*Haliaeetus albicilla*) from Germany. *Avian Pathology*. 1 juin 2007. Vol. 36, n° 3, pp. 235-243. DOI 10.1080/03079450701338748.
- MULLER, Margit Gabriele, 2009. *Practical handbook of falcon husbandry and medicine*. New York : Nova Science. ISBN 978-1-60741-608-1. SF994.52.F36 M85 2009
- MULLINEAUX, Elizabeth et KEEBLE, Emma J, 2016. *BSAVA manual of wildlife casualties*. British Small Animal Veterinary Association. ISBN 978-1-905319-80-0.
- MUNAWEERA, Kasup, NGEH, Lawrence N, BIGGER, Stephen W et ORBELL, John D, 2012. Towards a rational choice of pre-treatment agents for the cleansing of oiled wildlife. In : *In: 8th Australian Wildlife Rehabilitation Conference*. Townsville, North Queensland. 2012. pp. 8.
- MURPHY, Mary E., 1994. Dietary complementation by wild birds: Considerations for field studies. *Journal of Biosciences*. octobre 1994. Vol. 19, n° 4, pp. 355-368. DOI 10.1007/BF02703173.
- MURPHY, Mary E., 1996. Energetics and Nutrition of Molt. In : CAREY, Cynthia (éd.), *Avian Energetics and Nutritional Ecology* [en ligne]. Boston, MA : Springer US. pp. 158-198. ISBN 978-1-4613-0425-8. Disponible à l'adresse : https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0425-8_6
- MURPHY, Mary E. et KING, James R., 1986. Diurnal constancy of feather growth rates in White-crowned Sparrows exposed to various photoperiods and feeding schedules during the postnuptial molt. *Canadian Journal of Zoology*. 1 juin 1986. Vol. 64, n° 6, pp. 1292-1294. DOI 10.1139/z86-192.
- MURPHY, Mary E. et KING, James R., 1987. Dietary Discrimination by Molting White-Crowned Sparrows Given Diets Differing Only in Sulfur Amino Acid Concentration. *Physiological Zoology*. 1987. Vol. 60, n° 2, pp. 279-289. JSTOR

- MURPHY, Mary E. et KING, James R., 1990. Diurnal Changes in Tissue Glutathione and Protein Pools of Molting White-crowned Sparrows: The Influence of Photoperiod and Feeding Schedule. *Physiological Zoology*. 1990. Vol. 63, n° 6, pp. 1118-1140. JSTOR
- MURPHY, Mary E. et KING, James R., 1991. Protein intake and the dynamics of the postnuptial molt in White-crowned Sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Canadian Journal of Zoology*. 1 août 1991. Vol. 69, n° 8, pp. 2225-2229. DOI 10.1139/z91-310.
- MURPHY, Mary E. et KING, James R., 1992. Energy and Nutrient Use during Molt by White-Crowned Sparrows *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Ornis Scandinavica*. juillet 1992. Vol. 23, n° 3, pp. 304. DOI 10.2307/3676654.
- MURPHY, Mary E., KING, James R. et LU, Jianjian, 1988. Malnutrition during the postnuptial molt of White-crowned Sparrows: feather growth and quality. *Canadian Journal of Zoology*. 1 juin 1988. Vol. 66, n° 6, pp. 1403-1413. DOI 10.1139/z88-206.
- MURPHY, Mary E., MILLER, Brian T. et KING, James R., 1989. A structural comparison of fault bars with feather defects known to be nutritionally induced. *Canadian Journal of Zoology*. 1 mai 1989. Vol. 67, n° 5, pp. 1311-1317. DOI 10.1139/z89-185.
- MURPHY, Mary E. et TARUSCIO, Todd G., 1995. Sparrows increase their rates of tissue and whole-body protein synthesis during the annual molt. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1 juillet 1995. Vol. 111, n° 3, pp. 385-396. DOI 10.1016/0300-9629(95)00039-A.
- MURPHY, Mary, TARUSCIO, Todd, KING, James et TRUITT, Sharon, 1992. Do molting birds renovate their skeletons as well as their plumages? Osteoporosis during the annual molt in sparrows. *Canadian Journal of Zoology*. 1992. Vol. 70, pp. 1109-1113. DOI 10.1139/z92-155.
- NAISBITT, Richard et HOLTZ, Peter, 2006. *Captive raptor: management & rehabilitation*. Surrey : Hancock House Publishers. ISBN 978-0-88839-490-3.
- NEGRO, Juan J., CHASTIN, Alain et BIRD, David M., 1994. Effects of Short-Term Food Deprivation on Growth of Hand-Reared American Kestrels. *The Condor*. août 1994. Vol. 96, n° 3, pp. 749-760. DOI 10.2307/1369478.
- NERO, Robert W., 1968. Wet Waterbirds - A Problem at Sewage Lagoons. *Blue Jay* [en ligne]. 1 mars 1968. Vol. 26, n° 1. [Consulté le 30 octobre 2020]. DOI 10.29173/bluejay3276. Disponible à l'adresse : <https://bluejayjournal.ca/index.php/bluejay/article/view/3276>
- NESS, Robert D. et MAYER, Jörg, 2017. Laser Therapy for Birds. In : RIEGEL, Ronald J. et GODBOLD, John C. (éd.), *Laser Therapy in Veterinary Medicine* [en ligne]. Hoboken, NJ, USA : John Wiley & Sons, Inc. pp. 298-305. [Consulté le 1 août 2020]. ISBN 978-1-119-22019-0. Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.1002/9781119220190.ch27>
- NEWTON, I., 1968. The Temperatures, Weights, and Body Composition of Molting Bullfinches. *The Condor*. 1968. Vol. 70, n° 4, pp. 323-332. DOI 10.2307/1365926.
- NEWTON, Ian, 1967. Feather growth and moult in some captive finches. *Bird Study*. 1967. Vol. 14, pp. 10-24. DOI 10.1080/00063656709476142.
- NG, Chen Siang et LI, Wen-Hsiung, 2018. Genetic and Molecular Basis of Feather Diversity in Birds. *Genome Biology and Evolution*. 01 2018. Vol. 10, n° 10, pp. 2572-2586. DOI 10.1093/gbe/evy180.
- NOVOA, F. Fernando, BOZINOVIC, Francisco et ROSENMAN, Mario, 1994. Seasonal changes of thermal conductance in *Zonotrichia capensis* (Emberizidae), from central Chile: the role of plumage. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1 février 1994. Vol. 107, n° 2, pp. 297-300. DOI 10.1016/0300-9629(94)90384-0.
- NWAOGU, Chima J., CRESSWELL, Will, VERSTEEGH, Maaïke A. et TIELEMAN, B. Irene, 2019. Seasonal differences in baseline innate immune function are better explained by environment than annual cycle stage in a year-round breeding tropical songbird. *Journal of Animal Ecology*. 2019. Vol. 88, n° 4, pp. 537-553. DOI <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12948>.

- NWAOGU, Chima J., GALEMA, Annabet, CRESSWELL, Will, DIETZ, Maurine W. et TIELEMAN, B. Irene, 2020. A fruit diet rather than invertebrate diet maintains a robust innate immunity in an omnivorous tropical songbird. *Journal of Animal Ecology*. 2020. Vol. 89, n° 3, pp. 867-883. DOI <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13152>.
- ORBELL, John D, DAO, Hien V, NGEH, Lawrence N et BIGGER, Stephen W, 2007. An Investigation into the Feasibility of Applying Magnetic Particle Technology to the Cleansing of Oiled Wildlife in the Field. . 2007. pp. 75.
- OSVÁTH, Gergely, DAUBNER, Timea, DYKE, Gareth, FUISZ, Tibor I., NORD, Andreas, PÉNZES, Janka, VARGANCSIK, Dorottya, VÁGÁSI, Csongor I., VINCZE, Orsolya et PAP, Péter L., 2018. How feathered are birds? Environment predicts both the mass and density of body feathers. *Functional Ecology*. 2018. Vol. 32, n° 3, pp. 701-712. DOI <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13019>.
- OTSUKA, Ryoko, AOKI, Kiyoshi, HORI, Hidemasa et WADA, Masaru, 1998. Changes in Circulating LH, Sex Steroid Hormones, Thyroid Hormones and Corticosterone in Relation to Breeding and Molting in Captive Humboldt Penguins (*Spheniscus humboldti*) Kept in an Outdoor Open Display. *Zoological Science*. janvier 1998. Vol. 15, n° 1, pp. 103-109. DOI 10.2108/zsj.15.103.
- PALMER, Ralph S., 1972. Chapter 2 - PATTERNS OF MOLTING. In : FARNER, DONALD S. et KING, JAMES R. (éd.), *Avian Biology* [en ligne]. Amsterdam : Academic Press. pp. 65-102. [Consulté le 19 janvier 2022]. ISBN 978-0-12-249402-4. Disponible à l'adresse : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780122494024500115>
- PANT, Kanchan et CHANDOLA-SAKLANI, Asha, 1995. T3 fails to mimic certain effects of T4 in munia birds: physiological implications for seasonal timing. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*. 1 juin 1995. Vol. 111, n° 2, pp. 157-164. DOI 10.1016/0742-8413(94)00072-I.
- PAP, Péter L., BARTA, Zoltán, TÖKÖLYI, Jácint et VÁGÁSI, István Csongor., 2007. Increase of feather quality during moult: a possible implication of feather deformities in the evolution of partial moult in the great tit *Parus major*. *Journal of Avian Biology*. juillet 2007. Vol. 38, n° 4, pp. 471-478. DOI 10.1111/j.0908-8857.2007.03958.x.
- PAP, Péter L., OSVÁTH, Gergely, DAUBNER, Timea, NORD, Andreas et VINCZE, Orsolya, 2020. Down feather morphology reflects adaptation to habitat and thermal conditions across the avian phylogeny. *Evolution*. 2020. Vol. 74, n° 10, pp. 2365-2376. DOI 10.1111/evo.14075.
- PAP, Péter L., OSVÁTH, Gergely, SÁNDOR, Krisztina, VINCZE, Orsolya, BÁRBOS, Lőrinc, MARTON, Attila, NUDDS, Robert L. et VÁGÁSI, Csongor I., 2015. Interspecific variation in the structural properties of flight feathers in birds indicates adaptation to flight requirements and habitat. *Functional Ecology*. 2015. Vol. 29, n° 6, pp. 746-757. DOI 10.1111/1365-2435.12419.
- PAP, Péter L., VÁGÁSI, Csongor I., TÖKÖLYI, Jácint, CZIRJÁK, Gábor Á et BARTA, Zoltán, 2010. Variation in Haematological Indices and Immune Function During the Annual Cycle in the Great Tit *Parus major*. *Ardea*. mars 2010. Vol. 98, n° 1, pp. 105-112. DOI 10.5253/078.098.0113.
- PAP, Péter L., VINCZE, Orsolya, WEKERLE, Beatrix, DAUBNER, Timea, VÁGÁSI, Csongor I., NUDDS, Robert L., DYKE, Gareth J. et OSVÁTH, Gergely, 2017. A phylogenetic comparative analysis reveals correlations between body feather structure and habitat. GREMILLET, David (éd.), *Functional Ecology*. juin 2017. Vol. 31, n° 6, pp. 1241-1251. DOI 10.1111/1365-2435.12820.
- PAP, Péter László, TÖKÖLYI, Jácint et SZÉP, Tibor, 2005. Frequency and consequences of feather holes in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Ibis*. 2005. Vol. 147, n° 1, pp. 169-175. DOI 10.1111/j.1474-919x.2004.00386.x.
- PAP, Péter, VÁGÁSI, Csongor, CZIRJÁK, Gábor et BARTA, Zoltan, 2008. Diet quality affects postnuptial molting and feather quality of the house sparrow (*Passer domesticus*): Interaction with humoral immune function? *Canadian Journal of Zoology*. 1 août 2008. Vol. 86, pp. 834-842. DOI 10.1139/Z08-060.
- PASS, D. A., 1989. The pathology of the avian integument: A review. *Avian Pathology*. 1 janvier 1989. Vol. 18, n° 1, pp. 1-72. DOI 10.1080/03079458908418580.
- PASTER, Michael B., 1991. Avian Reproductive Endocrinology. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*. novembre 1991. Vol. 21, n° 6, pp. 1343-1359. DOI 10.1016/S0195-5616(91)50143-1.

- PATI, Atanu Kumar et PATHAK, Vishnu Kant, 1986. Thyroid and gonadal hormones in feather regeneration of the redheaded bunting, *Emberiza bruniceps*. *Journal of Experimental Zoology*. mai 1986. Vol. 238, n° 2, pp. 175-181. DOI 10.1002/jez.1402380207.
- PAYNE, Robert B., 1972. Chapter 3 - MECHANISMS AND CONTROL OF MOLT. In : FARNER, DONALD S. et KING, JAMES R. (éd.), *Avian Biology* [en ligne]. Amsterdam : Academic Press. pp. 103-155. [Consulté le 19 janvier 2022]. ISBN 978-0-12-249402-4. Disponible à l'adresse : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780122494024500127>
- PEARCY, Shawn D. et MURPHY, Mary E., 1997. Essential amino acid metabolism in molting and non-molting sparrows in different nutritional states. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1 décembre 1997. Vol. 118, n° 4, pp. 1157-1163. DOI 10.1016/S0300-9629(97)86800-4.
- PÉCZELY, P., BOGENFÜRST, F., KULCSÁR, Margit et POLGÁR, Bea, 2011. Role of gonadal and adrenal steroids and thyroid hormones in the regulation of molting in domestic goose. *Acta Biologica Hungarica*. mars 2011. Vol. 62, n° 1, pp. 1-21. DOI 10.1556/ABiol.61.2011.1.1.
- PÉREZ, Jonathan H., MEDDLE, Simone L., WINGFIELD, John C. et RAMENOFSKY, Marilyn, 2018. Effects of thyroid hormone manipulation on pre-nuptial molt, luteinizing hormone and testicular growth in male white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *General and Comparative Endocrinology*. 1 janvier 2018. Vol. 255, pp. 12-18. DOI 10.1016/j.ygcen.2017.09.025.
- PÉREZ-TRIS, Javier, CARBONELL, Roberto et TELLERÍA, José Luis, 2002. Parasites and the blackcap's tail: implications for the evolution of feather ornaments: FEATHER MITES AND BLACKCAPS' TAILS. *Biological Journal of the Linnean Society*. 26 juillet 2002. Vol. 76, n° 4, pp. 481-492. DOI 10.1046/j.1095-8312.2002.00083.x.
- PERLMAN, Janine et LANE, Willy, 2011. *Feeding Birds for Optimal Health* [en ligne]. Association of Avian Veterinarians Clinical Forum. Disponible à l'adresse : <http://www.aviannutritionresource.co.uk/species/documents/18.pdf>
- PERRY, Ross A., GILL, James et CROSS, Garry M., 1991. Disorders of the Avian Integument. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*. novembre 1991. Vol. 21, n° 6, pp. 1307-1327. DOI 10.1016/S0195-5616(91)50141-8.
- PIEDRAHITA, Paolo, KRINGS, Markus, NIKOLAY, Petra, MUNDT, Nadine, QUEZADA, Galo, MASAQUIZA CHANGO, Edgar et WAGNER, Hermann, 2021. Integrity of and damage to wings, feather vanes and serrations in barn owls. *Zoology*. 1 août 2021. Vol. 147, pp. 125930. DOI 10.1016/j.zool.2021.125930.
- PIERSMA, Theunis, 1988a. Breast muscle atrophy and constraints on foraging during the flightless period of wing moulting great crested grebes. *Ardea*. 1 janvier 1988. Vol. 76, pp. 96-106.
- PIERSMA, Theunis, 1988b. The annual moult cycle of Great Crested Grebes. *Ardea*. 1 janvier 1988. Vol. 76.
- PIERSMA, Theunis, BRUGGE, Maarten, SPAANS, Bernard et BATTLE, Phil F., 2008. Endogenous Circannual Rhythmicity in Body Mass, Molt, and Plumage of Great Knots (*Calidris tenuirostris*). *The Auk*. janvier 2008. Vol. 125, n° 1, pp. 140-148. DOI 10.1525/auk.2008.125.1.140.
- PIERSMA, Theunis, CADÉE, N. et DAAN, Serge, 1995. Seasonality in basal metabolic rate and thermal conductance in a long-distance migrant shorebird, the Knot (*Calidris canutus*). *Journal of Comparative Physiology B*. 1 avril 1995. Vol. 165. DOI 10.1007/BF00264684.
- PORTUGAL, Steven, BUTLER, Patrick, GREEN, Jonathan et CASSEY, Phillip, 2011. Indications of phenotypic plasticity in moulting birds: Captive geese reveal adaptive changes in mineralisation of their long bones during wing moult. *Journal of Ornithology*. 1 octobre 2011. Vol. 152, pp. 1055-1061. DOI 10.1007/s10336-011-0699-9.
- PORTUGAL, Steven J., GREEN, Jonathan A. et BUTLER, Patrick J., 2007. Annual changes in body mass and resting metabolism in captive barnacle geese (*Branta leucopsis*): the importance of wing moult. *Journal of Experimental Biology*. 15 avril 2007. Vol. 210, n° 8, pp. 1391-1397. DOI 10.1242/jeb.004598.
- PORTUGAL, Steven J., ISAAC, Rhian, QUINTON, Kate L. et REYNOLDS, S. James, 2010. Do captive waterfowl alter their behaviour patterns during their flightless period of moult? *Journal of Ornithology*. 1 avril 2010. Vol. 151, n° 2, pp. 443-448. DOI 10.1007/s10336-009-0474-3.

- PORTUGAL, Steven J., THORPE, Susannah K. S., GREEN, Jonathan A., MYATT, Julia P. et BUTLER, Patrick J., 2009. Testing the use/disuse hypothesis: pectoral and leg muscle changes in captive barnacle geese *Branta leucopsis* during wing moult. *Journal of Experimental Biology*. 1 août 2009. Vol. 212, n° 15, pp. 2403-2410. DOI 10.1242/jeb.021774.
- POURLIS, A.F., 2011. Developmental Malformations in Avian Species. Manifestations of Unknown or Genetic Etiology-A Review. *Asian Journal of Animal and Veterinary Advances*. 1 mai 2011. Vol. 6, n° 5, pp. 401-415. DOI 10.3923/ajava.2011.401.415.
- PRUM, Richard O. et WILLIAMSON, Scott, 2001. Theory of the growth and evolution of feather shape. *Journal of Experimental Zoology*. 15 avril 2001. Vol. 291, n° 1, pp. 30-57. DOI 10.1002/jez.4.
- PRUM, Richard O. et BRUSH, Alan H., 2002. The Evolutionary Origin And Diversification Of Feathers. *The Quarterly Review of Biology*. septembre 2002. Vol. 77, n° 3, pp. 261-295. DOI 10.1086/341993.
- PYLE, Peter, 2006. Staffeldmauser and other adaptative strategies for wing molt in larger birds. *Western birds*. 2006. Vol. 37, n° 3, pp. 179-185.
- QUINN, Michael J., JR, John B. French, MCNABB, F. M. Anne et OTTINGER, Mary Ann, 2002. The effects of polychlorinated biphenyls (Aroclor 1242) on thyroxine, estradiol, molt, and plumage characteristics in the American kestrel (*Falco sparverius*). *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2002. Vol. 21, n° 7, pp. 1417-1422. DOI <https://doi.org/10.1002/etc.5620210713>.
- RAJABI, H., MONSEF, H., MOGHADAMI, M., ZARE, M. et ARMANDEI, A., 2014. Design, development and demonstration of an improved bird washing machine. *Ecotoxicology*. 1 juillet 2014. Vol. 23, n° 5, pp. 960-965. DOI 10.1007/s10646-014-1238-2.
- RATLIFF, Cameron, GENTRY, Jordan, SCHMALZ, Sharon et HEATLEY, J. Jill, 2015. Veterinary Response to Animal Contamination Events. *Journal of Exotic Pet Medicine*. octobre 2015. Vol. 24, n° 4, pp. 408-414. DOI 10.1053/j.jepm.2015.08.009.
- RATLIFF, Cameron M., HERNANDEZ, Annalisa, WATSON, Christopher B., BERGBREITER, David E., SCHMALZ, Sharon, RECH, Rachel et HEATLEY, J. Jill, 2020. Use of Margarine for the Successful Removal of Polyisobutylene in an Anhinga (*Anhinga anhinga*) and Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Journal of Avian Medicine and Surgery*. mars 2020. Vol. 34, n° 1, pp. 70-77. DOI 10.1647/1082-6742-34.1.70.
- REHDER, N B, BIRD, D M et LAGUT, P C, 1985. Variations in Plasma Corticosterone, Estrone, Estradiol-I 7p, and Progesterone Concentrations with Forced Renesting, Molt, and Body Weight of Captive Female American Kestrels'. *General and Comparative Endocrinology*. 1985. Vol. 62, pp. 386-393.
- REIDARSON, Thomas H., MCBAIN, Jim F. et DENTON, Deborah, 1999. The Use of Medroxyprogesterone Acetate to Induce Molting in Chinstrap Penguins (*Pygoscelis antarctica*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 1999. Vol. 30, n° 2, pp. 278-280. JSTOR
- REINERT, Bryan D. et WILSON, Fred E., 1997. Effects of thyroxine (T4) or triiodothyronine (T3) replacement therapy on the programming of seasonal reproduction and postnuptial molt in thyroidectomized male American tree sparrows (*Spizella arborea*) exposed to long days. *Journal of Experimental Zoology*. 1997. Vol. 279, n° 4, pp. 367-376. DOI [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-010X\(19971101\)279:4<367::AID-JEZ6>3.0.CO;2-M](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19971101)279:4<367::AID-JEZ6>3.0.CO;2-M).
- RICHARDSON, David M. et KAMINSKI, Richard M., 1992. Diet Restriction, Diet Quality, and Prebasic Molt in Female Mallards. *The Journal of Wildlife Management*. 1992. Vol. 56, n° 3, pp. 531-539. DOI 10.2307/3808869. JSTOR
- RIGGS, Shannon M et TULLY, Thomas N, 2004. Wound management in nonsittacine birds. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice*. 1 janvier 2004. Vol. 7, n° 1, pp. 19-36. DOI 10.1016/j.cvex.2003.08.005.
- RIJKE, Arie M., 2018. Feather Structure and Behavioral Patterns in Seabirds. *Seabirds* [en ligne]. 5 septembre 2018. [Consulté le 30 octobre 2020]. DOI 10.5772/intechopen.77729. Disponible à l'adresse : <https://www.intechopen.com/books/seabirds/feather-structure-and-behavioral-patterns-in-seabirds>
- RIJKE, Arie M. et JESSER, William A., 2010. The Feather Structure of Dippers: Water Repellency and Resistance to Water Penetration. *The Wilson Journal of Ornithology*. septembre 2010. Vol. 122, n° 3, pp. 563-568. DOI 10.1676/09-172.1.

- RIJKE, Arie M. et JESSER, William A., 2011. The Water Penetration and Repellency of Feathers Revisited. *The Condor*. mai 2011. Vol. 113, n° 2, pp. 245-254. DOI 10.1525/cond.2011.100113.
- RITCHIE, Branson W., HARRISON, Greg J. et HARRISON, Linda R., 1994. Avian medicine: principles and application. In : *Chapter 18 - Formulary*. Lake Worth, Fla : Wingers Pub. pp. 1384. ISBN 978-0-9636996-0-2.
- ROHWER, Sievert, RICKLEFS, Robert E., ROHWER, Vanya G. et COPPLE, Michelle M., 2009. Allometry of the Duration of Flight Feather Molt in Birds. *PLOS Biology*. 16 juin 2009. Vol. 7, n° 6, pp. e1000132. DOI 10.1371/journal.pbio.1000132.
- ROHWER, Sievert, VIGGIANO, Anthony et MARZLUFF, John M., 2011. Reciprocal Tradeoffs Between Molt and Breeding in Albatrosses. *The Condor*. 1 février 2011. Vol. 113, n° 1, pp. 61-70. DOI 10.1525/cond.2011.100092.
- ROHWER, Vanya G. et ROHWER, Sievert, 2013. How do birds adjust the time required to replace their flight feathers? *The Auk*. octobre 2013. Vol. 130, n° 4, pp. 699-707. DOI 10.1525/auk.2013.13042.
- ROMAN, Yannick, BOMSEL-DEMONTROY, Marie-Claude, LEVRIER, Julie, ORDONNEAU, Dorothée, CHASTE-DUVERNOY, Daniel et SAINT JALME, Michel, 2009. INFLUENCE OF MOLT ON PLASMA PROTEIN ELECTROPHORETIC PATTERNS IN BAR-HEADED GEESE (ANSER INDICUS). *Journal of Wildlife Diseases*. juillet 2009. Vol. 45, n° 3, pp. 661-671. DOI 10.7589/0090-3558-45.3.661.
- ROMANO, Andrea, NODARI, Riccardo, BANDI, Claudio, CAPRIOLI, Manuela, COSTANZO, Alessandra, AMBROSINI, Roberto, RUBOLINI, Diego, PAROLINI, Marco, EPIS, Sara et SAINO, Nicola, 2019. Haemosporidian parasites depress breeding success and plumage coloration in female barn swallows *Hirundo rustica*. *Journal of Avian Biology* [en ligne]. 2019. Vol. 50, n° 2. [Consulté le 24 juillet 2020]. DOI 10.1111/jav.01889. Disponible à l'adresse : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jav.01889>
- RUBAIEE, Zaid Al, 2017. *Microorganisms, flight, reproduction, and predation in birds* [en ligne]. Microbiologie et Parasitologie. Orsay : Université Paris Saclay (COMUE). Disponible à l'adresse : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01581758/document>
- RUIZ-RODRÍGUEZ, M., VALDIVIA, E., SOLER, Juan J., MARTÍN-VIVALDI, M., MARTÍN-PLATERO, A. M. et MARTÍNEZ-BUENO, M., 2009. Symbiotic bacteria living in the hoopoe's uropygial gland prevent feather degradation. *Journal of Experimental Biology*. 15 novembre 2009. Vol. 212, n° 22, pp. 3621-3626. DOI 10.1242/jeb.031336.
- SAGE, Bryan L, 1962. The incidence of albinism and melanism in British birds. *BRITISH BIRDS*. 1962. Vol. 55, pp. 201-225.
- SAINO, Nicola, ROMANO, Maria, CAPRIOLI, Manuela, FASOLA, Mauro, LARDELLI, Roberto, MICHELONI, Pierfrancesco, SCANDOLARA, Chiara, RUBOLINI, Diego et GIANFRANCESCHI, Luca, 2013. Timing of molt of barn swallows is delayed in a rare Clock genotype. *PeerJ* [en ligne]. 12 février 2013. Vol. 1. [Consulté le 29 septembre 2020]. DOI 10.7717/peerj.17. Disponible à l'adresse : <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3629011/>
- SAMOUR, Jaime (éd.), 2016. *Avian medicine*. Third edition. St. Louis, Missouri : Elsevier. ISBN 978-0-7234-3832-8. SF994 .A933 2016
- SANDOVAL, Luis et BARRANTES, Gilbert, 2019. Is black plumage an adaptation to high elevations in a cosmopolitan bird genus? *Journal of Avian Biology* [en ligne]. 2019. Vol. 50, n° 7. [Consulté le 16 juillet 2021]. DOI 10.1111/jav.02041. Disponible à l'adresse : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/jav.02041>
- SANDSTRÖM, Cecilia A. M., PROP, Jouke, JEUGD, Henk van der et LOONEN, Maarten J. J. E., 2014. Baseline Immune Activity Is Associated with Date Rather than with Moulting Stage in the Arctic-Breeding Barnacle Goose (*Branta leucopsis*). *PLOS ONE*. 17 décembre 2014. Vol. 9, n° 12, pp. e114812. DOI 10.1371/journal.pone.0114812.
- SARASOLA, José H. et JOVANI, Roger, 2006. Risk of Feather Damage Explains Fault Bar Occurrence in a Migrant Hawk, the Swainson's Hawk *Buteo swainsoni*. *Journal of Avian Biology*. 2006. Vol. 37, n° 1, pp. 29-35. JSTOR
- SCANES, C. G. et STURKIE, Paul D. (éd.), 2015. *Sturkie's avian physiology*. Sixth Edition. London : Elsevier/Academic Press. ISBN 978-0-12-407160-5. QL698 .A85 2015

- SCHIELTZ, Paul C. et MURPHY, Mary E., 1997. The contribution of insulation changes to the energy cost of avian molt. *Canadian Journal of Zoology*. 1 mars 1997. Vol. 75, n° 3, pp. 396-400. DOI 10.1139/z97-049.
- SCHULTZ, Elizabeth M., GUNNING, Christian E., CORNELIUS, Jamie M., REICHARD, Dustin G., KLASING, Kirk C. et HAHN, Thomas P., 2020. Patterns of annual and seasonal immune investment in a temporal reproductive opportunist. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 24 juin 2020. Vol. 287, n° 1929, pp. 20192993. DOI 10.1098/rspb.2019.2993.
- SCHWABL, Hubert, SCHWABL-BENZINGER, Ingrid, GOLDSMITH, Arthur R. et FARNER, Donald S., 1988. Effects of ovariectomy on long-day-induced premigratory fat deposition, plasma levels of luteinizing hormone and prolactin, and molt in white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *General and Comparative Endocrinology*. septembre 1988. Vol. 71, n° 3, pp. 398-405. DOI 10.1016/0016-6480(88)90268-7.
- SCOTT, David E., 2016. *Raptor medicine, surgery and rehabilitation*. Wallingford, Oxfordshire, UK ; Boston, MA : CABI. ISBN 978-1-78064-746-3. SF994.5
- SEARCY, William A., PETERS, Susan et NOWICKI, Stephen, 2004. Effects of early nutrition on growth rate and adult size in song sparrows *Melospiza melodia*. *Journal of Avian Biology*. mai 2004. Vol. 35, n° 3, pp. 269-279. DOI 10.1111/j.0908-8857.2004.03247.x.
- SEEL, D. C., 1976. Molt in five species of Corvidae in Britain. *Ibis*. 1976. Vol. 118, n° 4, pp. 491-536. DOI 10.1111/j.1474-919X.1976.tb03514.x.
- SENECA, Joseph J., 1985. A Record of Extreme Leucism in the Carolina Wren. *Wilson Bulletin*. 1985. Vol. 97, n° 2 (April-June), pp. 244.
- SERRA, Lorenzo, 2001. Duration of Primary Molt Affects Primary Quality in Grey Plovers *Pluvialis squatarola*. *Journal of Avian Biology*. 2001. Vol. 32, n° 4, pp. 377-380. JSTOR
- SERRA, Lorenzo et UNDERHILL, Leslie, 2006. The regulation of primary molt speed in the grey plover, *Pluvialis squatarola*. *ACTA ZOOLOGICA SINICA*. 1 janvier 2006. Vol. 52, pp. 451-455.
- SHAFFNER, C S, BECKER, D E, ULLREY, D E, TERRILL, S W et NOTZOLD, R A, 1954. Feather Papilla Stimulation by Progesterone. *Technical Papers*. 1954. pp. 1.
- SHARP, Peter J., 2005. Photoperiodic Regulation of Seasonal Breeding in Birds. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2005. Vol. 1040, n° 1, pp. 189-199. DOI <https://doi.org/10.1196/annals.1327.024>.
- SHARP, Peter J., DAWSON, Alistair et LEA, Robert W., 1998. Control of luteinizing hormone and prolactin secretion in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*. 1 juin 1998. Vol. 119, n° 3, pp. 275-282. DOI 10.1016/S0742-8413(98)00016-4.
- SHAWKEY, Matthew D., PILLAI, Shreekumar R. et HILL, Geoffrey E., 2003. Chemical Warfare? Effects of Uropygial Oil on Feather-Degrading Bacteria. *Journal of Avian Biology*. 2003. Vol. 34, n° 4, pp. 345-349. JSTOR
- SILVERIN, B., VIEBKE, P.A., WESTIN, J. et SCANES, C.G., 1989. Seasonal changes in body weight, fat depots, and plasma levels of thyroxine and growth hormone in free-living great tits (*Parus major*) and willow tits (*P. montanus*). *General and Comparative Endocrinology*. mars 1989. Vol. 73, n° 3, pp. 404-416. DOI 10.1016/0016-6480(89)90198-6.
- SILVERIN, Bengt, FÄNGE, Ragnar, VIEBKE, Per-Arne et WESTIN, Jan, 1999. Seasonal Changes in Mass and Histology of the Spleen in Willow Tits *Parus montanus*. *Journal of Avian Biology*. 1999. Vol. 30, n° 3, pp. 255-262. DOI 10.2307/3677351.
- SKWARSKA, Joanna, 2019. Variation of Heterophil-To-Lymphocyte Ratio in the Great Tit *Parus major*-a Review. *Acta Ornithologica*. 8 mars 2019. Vol. 53, pp. 103. DOI 10.3161/00016454AO2018.53.2.001.
- SMITH, Jan Peter, 1982. Changes in Blood Levels of Thyroid Hormones in Two Species of Passerine Birds. *The Condor*. 1982. Vol. 84, n° 2, pp. 160-167. DOI 10.2307/1367659.
- SMITH, Kim, 1997. Angel wing in Captive-Reared Waterfowl. *International Wildlife Rehabilitation Council*. 1997. Vol. 20, n° 4, pp. 3-6.
- SMITH, Stephen P. et FORBES, Neil A., 2009. A Novel Technique for Prevention of Self-Mutilation in Three Harris' Hawks (*Parabuteo unicinctus*). *Journal of Avian Medicine and Surgery*. 2009. Vol. 23, n° 1, pp. 49-52. JSTOR

- SMITS, Judit, FERNIE, Kim, BORTOLOTTI, G et MARCHANT, TA, 2002. Thyroid Hormone Suppression and Cell-Mediated Immunomodulation in American Kestrels (*Falco sparverius*) Exposed to PCBs. *Archives of environmental contamination and toxicology*. 1 novembre 2002. Vol. 43, pp. 338-44. DOI 10.1007/s00244-002-1200-9.
- SRINIVASAN, Siddarth, CHHATRE, Shreerang S., GUARDADO, Jesus O., PARK, Kyoo-Chul, PARKER, Andrew R., RUBNER, Michael F., MCKINLEY, Gareth H. et COHEN, Robert E., 2014. Quantification of feather structure, wettability and resistance to liquid penetration. *Journal of the Royal Society Interface* [en ligne]. 6 juillet 2014. Vol. 11, n° 96. [Consulté le 29 octobre 2020]. DOI 10.1098/rsif.2014.0287. Disponible à l'adresse : <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4032543/>
- STENKEWITZ, Ute, NIELSEN, Ólafur K., SKÍRNISSON, Karl et STEFÁNSSON, Gunnar, 2017. Feather holes of rock ptarmigan are associated with amblyceran chewing lice. *Wildlife Biology* [en ligne]. juin 2017. Vol. 2017, n° SP1. [Consulté le 4 juin 2021]. DOI 10.2981/wlb.00255. Disponible à l'adresse : <https://bioone.org/journals/wildlife-biology/volume-2017/issue-SP1/wlb.00255/Feather-holes-of-rock-ptarmigan-are-associated-with-amblyceran-chewing/10.2981/wlb.00255.full>
- STEPHENSON, Richard, 1997. Effects of oil and other surface-active organic pollutants on aquatic birds. *Environmental Conservation*. juin 1997. Vol. 24, n° 2, pp. 121-129. DOI 10.1017/S0376892997000180.
- STEPHENSON, Richard et ANDREWS, Catherine A, 1997. The effect of water surface tension on feather wettability in aquatic birds. . 1997. Vol. 75, pp. 7.
- STETTENHEIM, Peter, 1972. Chapter 1 - THE INTEGUMENT OF BIRDS. In : FARNER, DONALD S. et KING, JAMES R. (éd.), *Avian Biology* [en ligne]. Amsterdam : Academic Press. pp. 1-63. [Consulté le 19 janvier 2022]. ISBN 978-0-12-249402-4. Disponible à l'adresse : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780122494024500103>
- STETTENHEIM, Peter R., 2000. The Integumentary Morphology of Modern Birds—An Overview. *Integrative and Comparative Biology*. 1 août 2000. Vol. 40, n° 4, pp. 461-477. DOI 10.1093/icb/40.4.461.
- STOCKER, Les, 2005. *Practical wildlife care*. 2nd ed. Oxford : Blackwell. ISBN 978-1-4051-2749-3.
- STROCHLIC, David E. et ROMERO, L. Michael, 2008. The effects of chronic psychological and physical stress on feather replacement in European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. janvier 2008. Vol. 149, n° 1, pp. 68-79. DOI 10.1016/j.cbpa.2007.10.011.
- SUGHRUE, Karen M., BRITTINGHAM, Margaret C. et FRENCH, John B., 2008. Endocrine Effects of the Herbicide Linuron on the American Goldfinch (*Carduelis tristis*). *The Auk*. avril 2008. Vol. 125, n° 2, pp. 411-419. DOI 10.1525/auk.2008.06264.
- SULLIVAN, Tarah N., ZHANG, Yunlan, ZAVATTIERI, Pablo D. et MEYERS, Marc A., 2018. Hydration-Induced Shape and Strength Recovery of the Feather. *Advanced Functional Materials*. 2018. Vol. 28, n° 30, pp. 1801250. DOI 10.1002/adfm.201801250.
- SURMACKI, Adrian, LIU, Mark, MERCADANTE, Austin et HILL, Geoffrey E., 2011. Effect of feather abrasion on structural coloration in male eastern bluebirds *Sialia sialis*. *Journal of Avian Biology*. 2011. Vol. 42, n° 6, pp. 514-521. DOI 10.1111/j.1600-048X.2011.05503.x.
- SURMACKI, Adrian, SIEFFERMAN, Lynn et YUAN, Hsiao-Wei, 2011. Effects of Sunlight Exposure on Carotenoid-Based and Structural Coloration of the Blue-Tailed Bee-Eater. *The Condor*. 1 août 2011. Vol. 113, n° 3, pp. 590-596. DOI 10.1525/cond.2011.100167.
- SVENSON, Anders, ÅMAND, Linda, HILLARP, Jan-Åke, NILSSON, Leif, TEGEBACK, Annika et FEJES, Jonas, 2009. U2379 : *Effects of cleaning and rehabilitation of oiled seabirds*. IVL Swedish Environmental Research Institute.
- SWADDLE, J. P. et WITTER, M. S., 1994. Food, feathers and fluctuating asymmetries. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 1994. N° 255, pp. 147-152. DOI <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0021>.
- SWADDLE, John, GORDON, Emma et RAYNER, Jeremy, 1999. The Effect of Simulated Flight Feather Molt on Escape Take-Off Performance in Starlings. *Journal of Avian Biology*. 1 décembre 1999. Vol. 30, pp. 351-358. DOI 10.2307/3677007.

- SWADDLE, John P. et WITTER, Mark S., 1997. The effects of molt on the flight performance, body mass, and behavior of European starlings (*Sturnus vulgaris*): an experimental approach. *Canadian Journal of Zoology*. 1 juillet 1997. Vol. 75, n° 7, pp. 1135-1146. DOI 10.1139/z97-136.
- SWADDLE, John P., WITTER, Mark S., CUTHILL, Innes C., BUDDEN, Amber et MCCOWEN, Peter, 1996. Plumage Condition Affects Flight Performance in Common Starlings: Implications for Developmental Homeostasis, Abrasion and Molt. *Journal of Avian Biology*. 1996. Vol. 27, n° 2, pp. 103-111. DOI 10.2307/3677139. JSTOR
- TANGREDI, Basil P. et KROOK, Lennart P., 1999. Nutritional Secondary Hyperparathyroidism in Free-Living Fledgling American Crows (*Corvus brachyrhynchos brachyrhynchos*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. 1999. Vol. 30, n° 1, pp. 94-99. JSTOR
- TEGTMEIER, Sarah et MILLER, Erica, 2007. A subjective evaluation of suggested products to facilitate contaminant removal from feathers. In : *Proceedings of the Ninth International Effects of Oil on Wildlife Conference*. Monterey, California, USA : K. Evans and R. Dunne (eds.). 2007. pp. 192-210. Tri-State Bird Rescue & Research, Inc., Newark, Delaware.
- TERRILL, Ryan Scott, 2017. *Evolutionary Interactions of Feather Molt in Birds* [en ligne]. LSU Doctoral Dissertations. Disponible à l'adresse : https://digitalcommons.lsu.edu/gradschool_dissertations/4419
- THAPLIYAL, Ashish, CHANDOLA-SAKLANI, Asha, BHATT, Dinesh et ANTHWAL, Prashant, 2014. Binding pattern of 125Iodine thyroxine and tri-iodothyronine in skin and liver tissues of spotted munia, *Lonchura punctulata*: Co-relation to seasonal cycles of breeding and molting. *Indian Journal of Experimental Biology*. 2014. Vol. 52, pp. 478-488.
- THOMAS, Adrian L. R., 1993. The aerodynamic costs of asymmetry in the wings and tail of birds: asymmetric birds can't fly round tight corners. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 22 décembre 1993. Vol. 254, n° 1341, pp. 181-189. DOI 10.1098/rspb.1993.0144.
- THOMPSON, D. C. et BOAG, D. A., 1976. Effect of Molting on the Energy Requirements of Japanese Quail. *The Condor*. 1976. Vol. 78, n° 2, pp. 249-252. DOI 10.2307/1366861. JSTOR
- TODD, Daniel et GORTÁZAR, Christian, 2012. Circovirus Infections. In : *Infectious Diseases of Wild Mammals and Birds in Europe* [en ligne]. John Wiley & Sons, Ltd. pp. 67-72. [Consulté le 9 décembre 2021]. ISBN 978-1-118-34244-2. Disponible à l'adresse : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/9781118342442.ch4>
- TOMOTANI, Barbara M. et MUIJRES, Florian T., 2019. A songbird compensates for wing molt during escape flights by reducing the molt gap and increasing angle of attack. *Journal of Experimental Biology* [en ligne]. 28 mai 2019. Vol. 222, n° jeb195396. [Consulté le 11 mai 2021]. DOI 10.1242/jeb.195396. Disponible à l'adresse : <https://doi.org/10.1242/jeb.195396>
- TOMOTANI, Barbara M., MUIJRES, Florian T., KOELMAN, Julia, CASAGRANDE, Stefania et VISSER, Marcel E., 2018. Simulated molt reduces flight performance but overlap with breeding does not affect breeding success in a long-distance migrant. *Functional Ecology*. 2018. Vol. 32, n° 2, pp. 389-401. DOI <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12974>.
- TONRA, Christopher M. et REUDINK, Matthew W., 2018. Expanding the traditional definition of molt-migration. *The Auk*. septembre 2018. Vol. 135, n° 4, pp. 1123-1132. DOI 10.1642/AUK-17-187.1.
- TUCKER, Vance A., 1991. The Effect of Molting on the Gliding Performance of a Harris' Hawk (*Parabuteo unicinctus*). *Auk*. 1991. Vol. 108, n° 1 (January-March), pp. 108-113.
- TYNE, Josselyn Van, 1943. Abnormal Feather Loss by Cardinals. *Wilson Bulletin*. 1943. Vol. 55, n° 3 (July-September), pp. 195.
- VÁGÁSI, Csongor I., 2014. The origin of feather holes: a word of caution. *Journal of Avian Biology*. 2014. Vol. 45, n° 5, pp. 431-436. DOI 10.1111/jav.00359.
- VÁGÁSI, Csongor I., PAP, Péter L., VINCZE, Orsolya, BENKŐ, Zoltán, MARTON, Attila et BARTA, Zoltán, 2012. Haste makes waste but condition matters: molt rate-feather quality trade-off in a sedentary songbird. *PLoS One*. 2012. Vol. 7, n° 7, pp. e40651. DOI 10.1371/journal.pone.0040651.

- VÁGÁSI, Csongor, PAP, Péter et BARTA, Zoltan, 2010. Haste Makes Waste: Accelerated Molt Adversely Affects the Expression of Melanin-Based and Depigmented Plumage Ornaments in House Sparrows. *PLoS one*. 3 décembre 2010. Vol. 5, pp. e14215. DOI 10.1371/journal.pone.0014215.
- VAN DEN BRAND, Judith M. A., VERHAGEN, Josanne H., VELDHUIS KROEZE, Edwin J. B., VAN DE BILDT, Marco W. G., BODEWES, Rogier, HERFST, Sander, RICHARD, Mathilde, LEXMOND, Pascal, BESTEBROER, Theo M., FOUCHIER, Ron A. M. et KUIKEN, Thijs, 2018. Wild ducks excrete highly pathogenic avian influenza virus H5N8 (2014-2015) without clinical or pathological evidence of disease. *Emerging Microbes & Infections*. 18 avril 2018. Vol. 7, n° 1, pp. 67. DOI 10.1038/s41426-018-0070-9.
- VAN DE WETERING, Debbie et COOKE, Fred, 2000. Body Weight and Feather Growth of Male Barrow's Goldeneye During Wing Molt. *The Condor*. 1 février 2000. Vol. 102, n° 1, pp. 228-231. DOI 10.1093/condor/102.1.228.
- VAN HEMERT, C., ARMIÉN, A. G., BLAKE, J. E., HANDEL, C. M. et O'HARA, T. M., 2013. Macroscopic, Histologic, and Ultrastructural Lesions Associated With Avian Keratin Disorder in Black-Capped Chickadees (*Parus atricapillus*). *Veterinary Pathology*. 1 mai 2013. Vol. 50, n° 3, pp. 500-513. DOI 10.1177/0300985812469637.
- VAN GROUW, Hein, 2013. What Colour is that bird? The causes and recognition of common colour aberrations in birds. *British Birds*. 17 février 2013. Vol. 106, pp. 17-29.
- VAN GROUW, Hein, 2017. The dark side of birds: melanism—facts and fiction. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*. mars 2017. Vol. 137, n° 1, pp. 12-36. DOI 10.25226/boc.v137i1.2017.a9.
- VAN GROUW, Hein, 2018. White feathers in black birds. *British Birds*. Mai 2018. Vol. 111, pp. 250-263.
- VAN GROUW, Hein, 2021. What's in a name? Nomenclature for colour aberrations in birds reviewed. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*. septembre 2021. Vol. 141, n° 3, pp. 276-299. DOI 10.25226/boc.v141i3.2021.a5.
- VAS, Zoltán, CSÖRGŐ, Tibor, MØLLER, Anders P. et RÓZSA, Lajos, 2008. The Feather Holes on the Barn Swallow *Hirundo rustica* and Other Small Passerines Are Probably Caused by *Brueelia* spp. Lice. *The Journal of Parasitology*. 2008. Vol. 94, n° 6, pp. 1438-1440. JSTOR
- VÉZINA, François, GUSTOWSKA, Anna, JALVINGH, Kirsten M., CHASTEL, Olivier et PIERSMA, Theunis, 2009. Hormonal Correlates and Thermoregulatory Consequences of Molting on Metabolic Rate in a Northerly Wintering Shorebird. *Physiological and Biochemical Zoology*. mars 2009. Vol. 82, n° 2, pp. 129-142. DOI 10.1086/596512.
- VIAIN, A., GUILLEMETTE, M. et SAVARD, J.-P. L., 2015. Body and organ mass dynamics during remigial moult in a wing-foot-propelled diving sea duck: the Common Eider (Atlantic) (*Somateria mollissima dresseri*). *Canadian Journal of Zoology* [en ligne]. 15 septembre 2015. [Consulté le 7 juin 2021]. DOI 10.1139/cjz-2015-0062. Disponible à l'adresse : <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/cjz-2015-0062world>
- VIAIN, Anouck, SAVARD, Jean-Pierre L., GILLILAND, Scott, PERRY, Matthew C. et GUILLEMETTE, Magella, 2014. Do Seaducks Minimise the Flightless Period?: Inter- and Intra-Specific Comparisons of Remigial Molt. AEGERTER, Christof Markus (éd.), *PLoS ONE*. 24 septembre 2014. Vol. 9, n° 9, pp. e107929. DOI 10.1371/journal.pone.0107929.
- VIDELER, John J., 2006. *Avian Flight*. 1. publ. in paperback. Oxford : Oxford Univ. Press. Oxford ornithology series, 14. ISBN 978-0-19-929992-8.
- VRECOURT, Myriam, 2019. *Les maladies virales des rapaces : synthèse bibliographique*. [en ligne] Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire. Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT. Disponible à l'adresse : https://oatao.univ-toulouse.fr/25814/1/Vr%C3%A9court_25814.pdf
- WADA, Haruka, CRISTOL, Daniel A., MCNABB, F.M. Anne et HOPKINS, William A., 2009. Suppressed Adrenocortical Responses and Thyroid Hormone Levels in Birds near a Mercury-Contaminated River. *Environmental Science & Technology*. 1 août 2009. Vol. 43, n° 15, pp. 6031-6038. DOI 10.1021/es803707f.
- WAGNER, Hermann, WEGER, Matthias, KLAAS, Michael et SCHRÖDER, Wolfgang, 2017. Features of owl wings that promote silent flight. *Interface Focus*. 6 février 2017. Vol. 7, n° 1, pp. 20160078. DOI 10.1098/rsfs.2016.0078.

- WAITE, Jessica L., HENRY, Autumn R. et CLAYTON, Dale H., 2012. How effective is preening against mobile ectoparasites? An experimental test with pigeons and hippoboscid flies. *International Journal for Parasitology*. 1 mai 2012. Vol. 42, n° 5, pp. 463-467. DOI 10.1016/j.ijpara.2012.03.005.
- WARD, Jennifer M., RUXTON, Graeme D., HOUSTON, David C. et MCCAFFERTY, Dominic J., 2007. Thermal consequences of turning white in winter: a comparative study of red grouse *Lagopus lagopus scoticus* and Scandinavian willow grouse *L. l. lagopus*. *Wildlife Biology*. juin 2007. Vol. 13, n° 2, pp. 120-129. DOI 10.2981/0909-6396(2007)13[120:TCOTWI]2.0.CO;2.
- WATANABE, Tsuyoshi, YAMAMURA, Takashi, WATANABE, Miwa, YASUO, Shinobu, NAKAO, Nobuhiro, DAWSON, Alistair, EBIHARA, Shizufumi et YOSHIMURA, Takashi, 2007. Hypothalamic expression of thyroid hormone-activating and -inactivating enzyme genes in relation to photorefractoriness in birds and mammals. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 1 janvier 2007. Vol. 292, n° 1, pp. R568-R572. DOI 10.1152/ajpregu.00521.2006.
- WEBSTER, Rebecca K. E., AGUILAR, Roberto F., ARGANDONA-GONZALEZ, Anna-Karina, CONAYNE, Pauline, SOUSA, Deneka De, SRIRAM, Aditi, SVENSSON, Carina M. et GARTRELL, Brett D., 2016. FORCED MOLT IN FOUR JUVENILE YELLOW-EYED PENGUINS (MEGADYPTES ANTIPODES). *Journal of Wildlife Diseases*. octobre 2016. Vol. 52, n° 4, pp. 809-816. DOI 10.7589/2015-11-305.
- WEGER, Matthias et WAGNER, Hermann, 2017. Distribution of the characteristics of barbs and barbules on barn owl wing feathers. *Journal of Anatomy*. 2017. Vol. 230, n° 5, pp. 734-742. DOI 10.1111/joa.12595.
- WEIMERSKIRCH, Henri, PINET, Patrick, DUBOS, Jérôme, ANDRES, Sylvie, TOURMETZ, Julie, CAUMES, Christophe, CACERES, Sarah, RIETHMULLER, Martin et CORRE, Matthieu Le, 2019. Wettability of juvenile plumage as a major cause of mortality threatens endangered Barau's petrel. *Journal of Avian Biology* [en ligne]. janvier 2019. Vol. 50, n° 1. [Consulté le 29 octobre 2020]. DOI 10.1111/jav.02016. Disponible à l'adresse : <http://doi.wiley.com/10.1111/jav.02016>
- WHITAKER, Justine M., CRISTOL, Daniel A. et FORSYTH, Mark H., 2005. Prevalence and Genetic Diversity of *Bacillus Licheniformis* in Avian Plumage / (Prevalencia y diversidad genética de *Bacillus licheniformis* en el plumaje de aves). *Journal of Field Ornithology*. 2005. Vol. 76, n° 3, pp. 264-270. JSTOR
- WIJNANDTS, H., 1984. Ecological Energetics of the Long-Eared Owl (*Asio Otus*). *Ardea*. janvier 1984. Vol. 55, n° 1-2, pp. 1-92. DOI 10.5253/arde.v72.p1.
- WIKELSKI, Martin, MARTIN, Lynn B, SCHEUERLEIN, Alex, ROBINSON, Maisha T, ROBINSON, Nuriya D, HELM, Barbara, HAU, Michaela et GWINNER, Eberhard, 2008. Avian circannual clocks: adaptive significance and possible involvement of energy turnover in their proximate control. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 27 janvier 2008. Vol. 363, n° 1490, pp. 411-423. DOI 10.1098/rstb.2007.2147.
- WILLIAMS, Emma V. et SWADDLE, John P., 2003. Molt, flight performance and wingbeat kinematics during take-off in European starlings *Sturnus vulgaris*. *Journal of Avian Biology*. 2003. Vol. 34, n° 4, pp. 371-378. DOI <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2003.02964.x>.
- WILSON et REINERT, 2000. Thyroid Hormone Acts Centrally to Programme Photostimulated Male American Tree Sparrows (*Spizella arborea*) for Vernal and Autumnal Components of Seasonality1. *Journal of Neuroendocrinology*. 2000. Vol. 12, n° 1, pp. 87-95. DOI <https://doi.org/10.1046/j.1365-2826.2000.00437.x>.
- WINGFIELD, John C., HAHN, Thomas P., MANEY, Donna L., SCHOECH, Stephan J., WADA, Masaru et MORTON, Martin L., 2003. Effects of temperature on photoperiodically induced reproductive development, circulating plasma luteinizing hormone and thyroid hormones, body mass, fat deposition and molt in mountain white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys oriantha*. *General and Comparative Endocrinology*. 1 avril 2003. Vol. 131, n° 2, pp. 143-158. DOI 10.1016/S0016-6480(02)00648-2.
- WINTER, Stuart, 2015. All buttered up: How ducklings were saved from gooey tar in the sizzling heatwave. *Express.co.uk* [en ligne]. 3 juillet 2015. [Consulté le 16 novembre 2021]. Disponible à l'adresse : <https://www.express.co.uk/news/nature/588640/Cute-duckling-saved-from-tar-sizzling-hot-heatwave>
- WITTER, Mark S. et LEE, Sonia J., 1995. Habitat Structure, Stress and Plumage Development. *Proceedings: Biological Sciences*. 1995. Vol. 261, n° 1362, pp. 303-308.
- WOLF, Blair et WALSBURG, Glenn, 2000. The Role of the Plumage in Heat Transfer Processes of Birds1. *AMERICAN ZOOLOGIST*. 1 août 2000. Vol. 40, pp. 575-584. DOI 10.1093/icb/40.4.575.

- YANG, Shu-hui, XU, Yan-chun et ZHANG, Da-wei, 2006. Morphological basis for the waterproof characteristic of bird plumage. *Journal of Forestry Research*. 1 juin 2006. Vol. 17, n° 2, pp. 163-166. DOI 10.1007/s11676-006-0039-8.
- YU, Mingke, WU, Ping, WIDELITZ, Randall B. et CHUONG, Cheng-Ming, 2002. The morphogenesis of feathers. *Nature*. novembre 2002. Vol. 420, n° 6913, pp. 308-312. DOI 10.1038/nature01196.
- YU, Mingke, YUE, Zhicao, WU, Ping, WU, Da-Yu, MAYER, Julie-Ann, MEDINA, Marcus, WIDELITZ, Randall B., JIANG, Ting-Xin et CHUONG, Cheng-Ming, 2004. The developmental biology of feather follicles. *The International journal of developmental biology*. 2004. Vol. 48, n° 0, pp. 181-191. DOI 10.1387/ijdb.031776my.
- ZBYRYT, Adam, MIKULA, Peter, CIACH, Michał, MORELLI, Federico et TRYJANOWSKI, Piotr, 2021. A large-scale survey of bird plumage colour aberrations reveals a collection bias in Internet-mined photographs. *Ibis*. 2021. Vol. 163, n° 2, pp. 566-578. DOI 10.1111/ibi.12872.
- ZHANG, Chengchun, 2019. Non-wet kingfisher flying in the rain: The water-repellent mechanism of elastic feathers. *Journal of Colloid and Interface Science*. 2019. N° 541, pp. 56-64. DOI <https://doi.org/10.1016/j.jcis.2019.01.070>.
- ZHAO, Jing-Shan, ZHANG, Jiayue, ZHAO, Yuping, ZHANG, Zhaodong et GODEFROIT, Pascal, 2020. Shaking the wings and preening feathers with the beak help a bird to recover its ruffled feather vane. *Materials & Design*. février 2020. Vol. 187, pp. 108410. DOI 10.1016/j.matdes.2019.108410.
- ZSIVANOVITS, Petra, MONKS, Deborah J. et FORBES, Neil A., 2006. Bilateral Valgus Deformity of the Distal Wings (Angel Wing) in a Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*). *Journal of Avian Medicine and Surgery*. mars 2006. Vol. 20, n° 1, pp. 21-26. DOI 10.1647/1082-6742(2006)20[21:BVDOTD]2.0.CO;2.
- ZUBEROGOITIA, Iñigo, 2013. The Flight Feather Molt of Griffon Vultures (*Gyps fulvus*) and Associated Biological Consequences. *Journal of Raptor Research*. septembre 2013. Vol. 47, n° 3, pp. 292-303. DOI 10.3356/JRR-12-09.1.
- ZUBEROGOITIA, Iñigo, GIL, Jan, MARTÍNEZ, José, ERNI, Birgit, ANIZ, Bakartxo et LÓPEZ-LÓPEZ, Pascual, 2015. The flight feather moult pattern of the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Ornithology*. 14 juillet 2015. Vol. 157, pp. 209-217. DOI 10.1007/s10336-015-1269-3.
- ZUBEROGOITIA, Iñigo, ZABALA, Jabi, ETXEZARRETA, Jon, CRESPO, Ariñe, BURGOS, Gorka et ARIZAGA, Juan, 2016. Assessing the impact of extreme adverse weather on the biological traits of a European storm petrel colony. *Population Ecology*. avril 2016. Vol. 58, n° 2, pp. 303-313. DOI 10.1007/s10144-016-0538-1.
- ZUBEROGOITIA, Iñigo, ZABALA, Jabi et MARTÍNEZ, José Enrique, 2018. Molt in Birds of Prey: A Review of Current Knowledge and Future Challenges for Research. *Ardeola*. 1 juillet 2018. Vol. 65, n° 2, pp. 183. DOI 10.13157/arla.65.2.2018.rp1.
- ZYLBERBERG, Maxine, VAN HEMERT, Caroline, HANDEL, Colleen M. et DERISI, Joseph L., 2018. Avian keratin disorder of Alaska black-capped chickadees is associated with Poecivirus infection. *Virology Journal*. 15 juin 2018. Vol. 15, n° 1, pp. 100. DOI 10.1186/s12985-018-1008-5.

Annexes

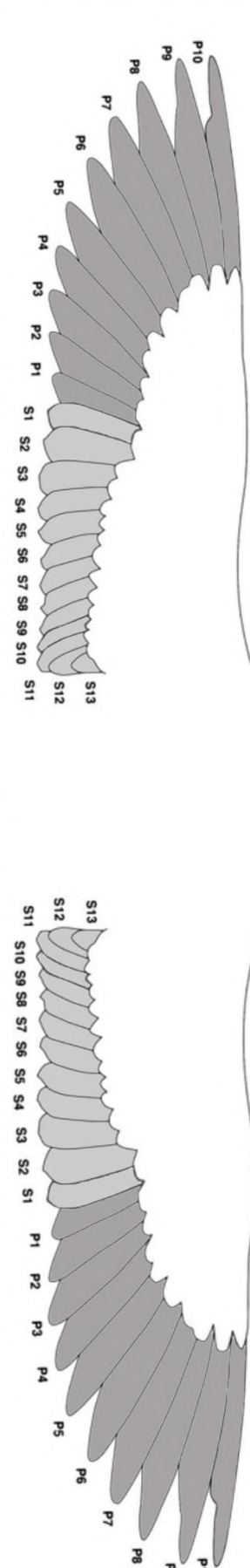
Annexe 1 : Stratégies de mue d'espèces communément rencontrées en centres de soins en France métropolitaine.

Espèce Nom vernaculaire - Nom latin	Présence en France	Statut migrateur des populations en France	Mue postjuvénile	Stratégie de mue postnuptiale	Fenêtre naturelle de mue postnuptiale	Mue prénuptiale
Fauvette à tête noire - <i>Sylvia atricapilla</i>	Toute l'année	Migrateur partiel, courte distance	Partielle en été, incluant exceptionnellement des rémiges ou rectrices	Complète annuelle	Juillet - septembre	Absente chez les hivernants européens, sinon complète
Rougequeue noir - <i>Phoenicurus ochrurus</i>	Toute l'année	Migrateur partiel, courte distance	Partielle en été, incluant exceptionnellement des rémiges ou rectrices	Complète annuelle	Mi-juillet à septembre/octobre	
Bergeronnet te grise - <i>Motacilla alba</i>	Toute l'année	Sédentaire	Partielle en été, incluant rarement les rémiges ou rectrices	Complète annuelle	Juillet à septembre/ octobre	Partielle, n'incluant pas les rémiges et rarement des rectrices
Moineau domestique - <i>Passer domesticus</i>	Toute l'année	Sédentaire	Complète en été	Complète annuelle	Mi-juin à octobre	
Merle noir - <i>Turdus merula</i>	Toute l'année	Sédentaire	Partielle en fin d'été, incluant exceptionnellement des rémiges ou rectrices	Complète annuelle, possible suspension des RP	Fin mai à octobre, mue partielle de tectrices en hiver possible	
Huppe fasciée - <i>Upupa epops</i>	Estivale	Migrateur longue distance	Partielle incluant les rectrices sur site d'hivernage	Complète annuelle, pouvant être suspendue ou arrêtée, irrégulière	Juillet - Août : possible RP et RC avant migration Majorité sur site d'hivernage	Possible, partielle du corps
Pie bavarde - <i>Pica pica</i>	Toute l'année	Sédentaire	Partielle de juin à octobre, incluant rarement les rémiges ou rectrices	Complète annuelle	Juin à octobre (voire mars à août)	
Corneille noire - <i>Corvus corone</i>	Toute l'année	Sédentaire	Partielle de juin à octobre, incluant rarement les rémiges ou rectrices	Complète annuelle	Juin à octobre (voire mars à août)	
Hirondelle de fenêtre - <i>Delichon urbica</i>	Estivale	Migrateur longue distance	Complète, suspendue en migration	Complète annuelle, suspendue en migration, plumes de vol sur site d'hivernage	Août à septembre puis octobre à mars	Partielle des tectrices
Martinet noir - <i>Apus apus</i>	Estivale	Migrateur longue distance	Partielle sur site d'hivernage	Complète annuelle	Sur site d'hivernage, de septembre à mars	

Pigeon ramier - <i>Columba palumbus</i>	Toute l'année	Sédentaire	Complète, début 6 semaines après envol, généralement suspendue en hiver	Complète annuelle avec suspensions	Mars à Décembre	
Tourterelle turque - <i>Streptopelia decaocto</i>	Toute l'année	Sédentaire	Complète, début 4 semaines après envol, suspension en hiver chez les juvéniles tardifs	Complète annuelle	Mai à Octobre (voire Août à Décembre)	
Canard colvert - <i>Anas platyrhynchos</i>	Toute l'année	Migreur partiel, courte distance	Partielle incluant les rectrices	Complète annuelle (mue simultanée des rémiges)	Juin à Septembre	Partielle incluant les rectrices, fin automne - hiver
Oie cendrée - <i>Anser anser</i>	Toute l'année	Migreur courte distance	Partielle incluant possiblement les rectrices	Complète annuelle (mue simultanée des rémiges)	Mi-mai à août	
Bécassine des marais - <i>Gallinago gallinago</i>	Toute l'année/hivernant	Migreur courte distance	Partielle incluant les rectrices	Complète annuelle, suspendue entre sites de reproduction, sites de mue et sites hivernaux	Juillet à novembre-décembre	Partielle incluant des rectrices
Goéland leucophée - <i>Larus michahellis</i>	Toute l'année	Sédentaire ou migreur courte distance	Partielle, jusqu'au printemps de l'année suivante. Puis mues immatures identiques à la mue postnuptiale	Complète annuelle à partir de la 4e année	Mai à octobre-novembre	
Héron cendré - <i>Ardea cinerea</i>	Toute l'année	Sédentaire	Partielle du corps	Complète annuelle, mue des rémiges externes irrégulière	Juin à novembre	
Petit duc scops - <i>Otus scops</i>	Estivale	Migreur longue distance	Partielle incluant possiblement les rectrices	Complète annuelle suspendue généralement en migration. Rétention de rémiges secondaires	Juillet à mi-août/mi-septembre puis janvier à février	Partielle des rectrices
Chevêche d'Athéna - <i>Athena noctua</i>	Toute l'année	Sédentaire	Partielle du corps, dès l'envol	Complète annuelle	Juin à septembre-novembre	
Chouette Hulotte - <i>Strix aluco</i>	Toute l'année	Sédentaire	Partielle du corps	Complète en 2-3 cycles, suspendue. Foci en RP6, RS 2, 6 et 12	Mai-Juin à Septembre-Novembre	
Grand Duc Europe - <i>Bubo bubo</i>	Toute l'année	Sédentaire	Obtention du plumage adulte en 3,4 voire 5 cycles	Complète en 4 voire 5 cycles, en série avec 4-5 foci	Juin à octobre	

Faucon crécerelle - <i>Falco tinninulus</i>	Toute l'année	Migrateur partiel, courte distance	Partielle en fin d'été, incluant rarement des rectrices en hiver	Complète annuelle, suspension possible en fin de reproduction	Mai-Juin à Septembre-Novembre	
Faucon Hobereau - <i>Falco subbuteo</i>	Estivale	Migrateur longue distance	Partielle en hiver, incluant parfois des rectrices	Complète annuelle, suspendue lors de la migration, la plupart des plumes de vol muées en hivernage	Août à mars	
Epervier d'Europe - <i>Accipiter nisus</i>	Toute l'année	Sédentaire	Complète lors de la seconde année de vie	Complète annuelle suspendue en fin de reproduction	Mai à mi-juin puis mi-août à octobre	
Buse variable - <i>Buteo buteo</i>	Toute l'année	Sédentaire	Complète suspendue réalisée en 10 mois environ	Complète en 1-2 cycles, notablement irrégulière et asymétrique avec de nombreux centres de mue possibles	Mars-avril à octobre	
Milan noir - <i>Milvus milvus</i>	Estivale	Migrateur longue distance	Complète lors de la seconde année de vie, suspendue en migration	Complète annuelle, suspendue en migration, foci en RP1 puis RS5 et 11. Possible rétention de rémiges	Avril à février	
Vautour fauve - <i>Gyps fulvus</i>	Toute l'année	Sédentaire	Obtention du plumage adulte en 3 cycles, très variable pour les rémiges secondaires	Complète en 2 cycles, en série, forte asymétrie	Mai à Novembre	

Annexe 2 : Système de relevé des anomalies des plumes de vol, inspiré de Scott 2016.

																																																					
<p>Droite Gauche</p>																																																					
<p>Primaires</p>																																																					
<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr><td style="width: 20px;">10</td><td style="width: 20px;">9</td><td style="width: 20px;">8</td><td style="width: 20px;">7</td><td style="width: 20px;">6</td><td style="width: 20px;">5</td><td style="width: 20px;">4</td><td style="width: 20px;">3</td><td style="width: 20px;">2</td><td style="width: 20px;">1</td></tr> <tr><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td></tr> </table>	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1											<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr><td style="width: 20px;">1</td><td style="width: 20px;">2</td><td style="width: 20px;">3</td><td style="width: 20px;">4</td><td style="width: 20px;">5</td><td style="width: 20px;">6</td><td style="width: 20px;">7</td><td style="width: 20px;">8</td><td style="width: 20px;">9</td><td style="width: 20px;">10</td><td style="width: 20px;">11</td><td style="width: 20px;">12</td><td style="width: 20px;">13</td></tr> <tr><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td></tr> </table>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13																			
10	9	8	7	6	5	4	3	2	1																																												
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13																																									
<p>Secondaires</p>																																																					
<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr><td style="width: 20px;">1</td><td style="width: 20px;">2</td><td style="width: 20px;">3</td><td style="width: 20px;">4</td><td style="width: 20px;">5</td><td style="width: 20px;">6</td><td style="width: 20px;">7</td><td style="width: 20px;">8</td><td style="width: 20px;">9</td><td style="width: 20px;">10</td><td style="width: 20px;">11</td><td style="width: 20px;">12</td><td style="width: 20px;">13</td></tr> <tr><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td></tr> </table>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13														<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr><td style="width: 20px;">13</td><td style="width: 20px;">12</td><td style="width: 20px;">11</td><td style="width: 20px;">10</td><td style="width: 20px;">9</td><td style="width: 20px;">8</td><td style="width: 20px;">7</td><td style="width: 20px;">6</td><td style="width: 20px;">5</td><td style="width: 20px;">4</td><td style="width: 20px;">3</td><td style="width: 20px;">2</td><td style="width: 20px;">1</td></tr> <tr><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td></tr> </table>	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13																																									
13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1																																									
<p>Rectrices</p>																																																					
<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr><td style="width: 20px;">6</td><td style="width: 20px;">5</td><td style="width: 20px;">4</td><td style="width: 20px;">3</td><td style="width: 20px;">2</td><td style="width: 20px;">1</td><td style="width: 20px;">1</td><td style="width: 20px;">2</td><td style="width: 20px;">3</td><td style="width: 20px;">4</td><td style="width: 20px;">5</td><td style="width: 20px;">6</td></tr> <tr><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td><td> </td></tr> </table>	6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6																																									
6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6																																										
<p>Légende :</p>																																																					
<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr><td style="width: 20px;">BE</td><td>Bon état</td></tr> <tr><td style="width: 20px;">F1</td><td>Fourreau, début de croissance</td></tr> <tr><td style="width: 20px;">F2</td><td>Fourreau, fin de croissance</td></tr> </table>	BE	Bon état	F1	Fourreau, début de croissance	F2	Fourreau, fin de croissance	<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr><td style="width: 20px;">A</td><td>Absente</td></tr> <tr><td style="width: 20px;">U</td><td>Usée</td></tr> <tr><td style="width: 20px;">T</td><td>Tordue</td></tr> </table>	A	Absente	U	Usée	T	Tordue																																								
BE	Bon état																																																				
F1	Fourreau, début de croissance																																																				
F2	Fourreau, fin de croissance																																																				
A	Absente																																																				
U	Usée																																																				
T	Tordue																																																				
<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr><td style="width: 20px;">Ep</td><td>Epointée</td></tr> <tr><td style="width: 20px;">CE</td><td>Cassée, enturable</td></tr> <tr><td style="width: 20px;">CNE</td><td>Cassée, non enturable</td></tr> </table>	Ep	Epointée	CE	Cassée, enturable	CNE	Cassée, non enturable	<table border="1" style="width: 100%; border-collapse: collapse;"> <tr><td style="width: 20px;">Ent</td><td>Enturée</td></tr> <tr><td style="width: 20px;">R</td><td>Redressée</td></tr> </table>	Ent	Enturée	R	Redressée																																										
Ep	Epointée																																																				
CE	Cassée, enturable																																																				
CNE	Cassée, non enturable																																																				
Ent	Enturée																																																				
R	Redressée																																																				

Annexe 3 : Durée de mue postnuptiale complète chez des espèces présentes en France métropolitaine, et saison de mue et statut migrateur. C= migrateur courte-distance ; L= migrateur longue distance ; R= résident. Références : 1= Kiat et al. 2019 ; 2= Wijnandts 1984 ; 3= Dietz et al. 1992 ; 4= Newton et al. 1982 ; 5=Holmgren et al. 2001 ; 6= Serra 2001 ; 7=Harris 1971; 8=Piersma 1988; 9=Hall et al. 1987. ¹= durée de mue des rémiges.

Espèce	Durée de mue (jours)	Durée de mue (mois)	Saison de mue postnuptiale	Statut migrateur	Réf
Alouette des champs - <i>Alauda arvensis</i>	58		Eté	C	1
Hirondelle de rivage - <i>Riparia riparia</i>	135		Hiver	L	1
Hirondelle rustique - <i>Hirundo rustica rustica</i>	150		Hiver	L	1
Pipit maritime - <i>Anthus petrosus</i>	42		Eté	R	1
Pipit farlouse - <i>Anthus pratensis</i>	50		Eté	L	1
Pipit des arbres - <i>Anthus trivialis</i>	35		Eté	L	1
Bergeronnette grise - <i>Motacilla alba</i>	55		Eté	L	1
Bergeronnette printanière - <i>Motacilla flava</i>	45		Eté	L	1
Bergeronnette des ruisseaux - <i>Motacilla cinerea</i>	65		Eté	L	1
Cincla plongeur - <i>Cinclus cinclus</i>	64		Eté	R	1
Accenteur mouchet - <i>Prunella modularis</i>	54		Eté	C	1
Rougegorge familier - <i>Erithacus rubecula</i>	60		Eté	C	1
Rossignol philomèle - <i>Luscinia megarhynchos</i>	45		Eté	L	1
Gorgebleue à miroir - <i>Luscinia svecica</i>	43		Eté	L	1
Rougequeue à front blanc - <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	40		Eté	L	1
Rougequeue noir - <i>Phoenicurus ochruros</i>	50		Eté	L	1
Traquet motteux - <i>Oenanthe oenanthe</i>	40		Eté	L	1
Tarier des prés - <i>Saxicola rubetra</i>	50		Eté	L	1
Grive musicienne - <i>Turdus philomelos</i>	50		Eté	C	1
Grive mauvis - <i>Turdus iliacus</i>	52		Eté	C	1
Grive draine - <i>Turdus viscivorus</i>	90		Eté	C	1
Grive litorne - <i>Turdus pilaris</i>	51		Eté	C	1
Merle noir - <i>Turdus merula</i>	75		Eté	C/R	1
Fauvette des jardins - <i>Sylvia borin</i>	70		Hiver	L	1
Fauvette à tête noire - <i>Sylvia atricapilla</i>	48		Eté	C/L	1
Fauvette grisette - <i>Sylvia communis</i>	40		Eté	L	1
Fauvette babillarde - <i>Sylvia curruca</i>	40		Eté	L	1
Fauvette mélanocéphale - <i>Sylvia melanocephala</i>	80		Eté	L	1
Bouscarle de Cetti - <i>Cettia cetti</i>	60		Eté	R	1
Locustelle luscinoïde - <i>Locustella luscinioides</i>	55		Eté	L	1
Cisticole des joncs - <i>Cisticola juncidis</i>	70		Eté	R	1
Phragmite des joncs - <i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	65		Hiver	L	1
Rousserolle effarvate - <i>Acrocephalus scirpaceus</i>	75		Hiver	L	1
Rousserolle verderolle - <i>Acrocephalus palustris</i>	70		Hiver	L	1
Rousserolle des buissons - <i>Acrocephalus dumetorum</i>	62		Hiver	L	1
Rousserolle turdoïde - <i>Acrocephalus arundinaceus</i>	90		Hiver	L	1
Hypolaïs polyglotte - <i>Hippolais polyglotta</i>	50		Hiver	L	1
Pouillot fitis - <i>Phylloscopus trochilus</i>	40/68		Eté/Hiver	L	1
Pouillot véloce - <i>Phylloscopus collybita</i>	45		Eté	L	1
Roitelet huppé - <i>Regulus regulus</i>	55		Eté	R	1
Troglodyte mignon - <i>Troglodytes troglodytes</i>	60		Eté	R	1
Gobemouche noir - <i>Ficedula hypoleuca</i>	45		Eté	L	1
Mésange charbonnière - <i>Parus major</i>	75		Eté	R	1

Mésange boréale - <i>Poecile montanus</i>	70		Eté	R	1
Mésange bleue - <i>Cyanistes caeruleus</i>	74		Eté	R	1
Mésange nonnette - <i>Poecile palustris</i>	80		Eté	R	1
Mésange noire - <i>Periparus ater</i>	70		Eté	R	1
Orite à longue queue - <i>Aegithalos caudatus</i>	80		Eté	R	1
Panure à moustache - <i>Panurus biarmicus</i>	50		Eté	R	1
Sittelle d'Europe - <i>Sitta europaea</i>	80		Eté	R	1
Grimpereau des bois - <i>Certhia familiaris</i>	70		Eté	R	1
Pie-grièche écorcheur - <i>Lanius collurio</i>	83		Hiver	L	1
Pie-grièche isabelle - <i>Lanius isabellinus</i>	50		Hiver	L	1
Pie bavarde - <i>Pica pica</i>	105		Eté	R	1
Geais des chênes - <i>Garrulus glandarius</i>	92		Eté	R	1
Crave à bec rouge - <i>Pyrhacorax pyrrhacorax</i>	92		Eté	R	1
Choucas des tours - <i>Corvus monedula</i>	116		Eté	R	1
Corbeau freux - <i>Corvus frugilegus</i>	105		Eté	R	1
Corneille noire - <i>Corvus corone</i>	153		Mai-Octobre	R	1
Grand corbeau - <i>Corvus corax</i>	142		Eté	R	1
Etourneau sansonnet - <i>Sturnus vulgaris</i>	80		Eté	R	1
Moineau domestique - <i>Passer domesticus</i>	60		Eté	R	1
Moineau friquet - <i>Passer montanus</i>	60		Eté	R	1
Pinson des arbres - <i>Fringilla coelebs</i>	70		Eté	R	1
Pinson du nord - <i>Fringilla montifringilla</i>	57		Eté	C	1
Linotte mélodieuse - <i>Linaria cannabina</i>	70		Eté	C	1
Sizerin flammé - <i>Acanthis flammea</i>	45		Eté	C	1
Chardonneret élégant - <i>Carduelis carduelis</i>	70		Eté	R	1
Verdier d'Europe - <i>Carduelis chloris</i>	85		Eté	R	1
Tarin des aulnes - <i>Spinus spinus</i>	70		Eté	C	1
Bouvreuil pivoine - <i>Pyrrhula pyrrhula</i>	65		Eté	R	1
Grosbec casse-noyaux - <i>Coccothraustes</i>	100		Eté	C	1
Bruant des roseaux - <i>Emberiza schoeniclus</i>	45		Eté	C	1
Bruant jaune - <i>Emberiza citrinella</i>	55		Eté	R	1
Bruant fou - <i>Emberiza cia</i>	91		Eté	R	1
Bruant proyer - <i>Miliaria calandra</i>	80		Eté	C	1
Hibou moyen-duc - <i>Asio otus</i>	134 ¹		Juin-Octobre	R	2
Faucon crécerelle - <i>Falco tinnunculus</i>	180/130 ¹		Mai-Octobre	R/C	3
Epervier d'Europe - <i>Accipiter nisus</i>	120		Mai-Novembre	R	4
Bécasseau variable - <i>Calidris alpina</i>	48/60		Eté/Hiver	C	5
Pluvier argenté - <i>Pluvialis squatarola</i>	90/130		Eté/Hiver	L	6
Goéland argenté - <i>Larus argentatus</i>		4	Juin-Octobre	R	7
Grèbe huppé - <i>Podiceps cristatus</i>	17		Eté	R	8
Cigogne blanche - <i>Ciconia ciconia</i>		5-7	Avril-Août	L	9

Annexe 4 : Grille de critères non exhaustifs d'orientation du choix de renouvellement des plumes ou du plumage.

Technique Stratégie/ espèce	Enture	Arrachage	Mue postnuptiale naturelle	Mue postnuptiale induite par photopériode	Mue postnuptiale induite par hormones thyroïdiennes
Très grandes espèces à mue sur plusieurs cycles	Rémiges/ Rectrices +++	Corps + Rémiges / Rectrices --- Risques de dystrophie très importants	---	--- Captivité très longue Extension par induction inconnue	Risques secondaires d'effets importants :
			Captivité très longue Mais renouvellement préférentiel par l'oiseau?		
Grandes espèces à mue annuelle très longue	Rémiges / Rectrices ++	Plumes de corps + Rémiges / Rectrices-- Rectrices non centrales -/+ Risques de dystrophie importants	---		- Captivité longue
			Forte probabilité d'interruption de la mue avant renouvellement complet du plumage Captivité longue		
Moyennes espèces à mue annuelle longue (3-4 mois)	-	-	-		- Captivité longue
			+ Si en saison		
Petites espèces à mue annuelle courte	Difficile	-	+		+/-
			+ si : * Mue sur sites estivaux * Mue n'a pas encore eu lieu - si : * Mue sur sites hivernaux		
Migrateurs	* Ne supporte pas la captivité * Migration imminente	Légers risques de dystrophie Facilité si proche de la période de mue	+/-		+ * Si migration imminente
			* Si supporte la captivité		
Résidents	* Si ne supporte pas la captivité	+	---		- * Si supporte la captivité
			+ si : * Mue n'a pas encore eu lieu		
Espèces à mue simultanée	* Grandes espèces * Ne supporte pas la captivité	* Selon la taille	+/-		+/-
			* Mue n'a pas encore eu lieu + si : * Si supporte la captivité * Infrastructures oiseaux aquatiques		

NOM : Hermetz

Prénom : Chloé

TITRE : Étude bibliographique du plumage et du processus de la mue des oiseaux sauvages en France et applications en centres de soins pour la faune sauvage

RESUME :

Les oiseaux sont amenés en centres de soins pour la faune sauvage des suites d'affections diverses. Le plumage peut lui-même être atteint, et est difficile à maintenir en bonne condition en captivité. Cette étude bibliographique du plumage et de la mue montre les enjeux de l'intégration de la condition des plumes dans les plans thérapeutiques mis en place. Une revue a été réalisée des connaissances actuelles des affections pouvant toucher les plumes et la mue en milieu sauvage ou en captivité en centre de soins en France. La réhabilitation d'un oiseau passe par la restauration de son plumage à un niveau permettant la survie en milieu naturel, répondant à des critères spécifiques des espèces. Les différents aspects des conditions en captivité, la réparation des plumes par des techniques historiquement utilisées, ou le renouvellement par une mue permettent la restauration du plumage. Ces méthodes sont choisies selon la gravité de l'atteinte, l'espèce et son cycle annuel.

MOTS CLES : Plume – Mue – Plumage – Soins – Pathologie – Réhabilitation

TITLE : Bibliographic study of plumage and the molting process of wild birds in France and applications in wildlife care centers

ABSTRACT :

Birds are brought to wildlife care centers as a result of various conditions. The plumage itself can be affected, and is hard to maintain in good condition in captivity. This bibliographic review of plumage and molting process shows the challenges of integrating the condition of the feathers into the therapeutic plans implemented. We have produced a synthesis of current knowledge of conditions that can affect feathers and molt in the wild or in captivity in the framework of wildlife care centers in France. Rehabilitating a bird involves restoring its plumage to a level that allows survival in the wild, meeting species-specific criteria. The different aspects of the conditions in captivity, the repair of the feathers by techniques historically used, or the renewal by a molt allow the restoration of the plumage. These methods are chosen according to the impairment's severity, the species and its annual cycle.

KEYWORDS : Feather – Molt – Plumage – Care – Pathology – Rehabilitation