



HAL
open science

Comportements d'entretien du plumage

Jeanne Poirier

► **To cite this version:**

Jeanne Poirier. Comportements d'entretien du plumage. Médecine vétérinaire et santé animale. 2023. dumas-04415430

HAL Id: dumas-04415430

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04415430v1>

Submitted on 24 Jan 2024

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Année 2023

COMPORTEMENTS D'ENTRETIEN DU PLUMAGE

THÈSE

pour obtenir le diplôme d'État de
DOCTEUR VÉTÉRINAIRE
présentée et soutenue publiquement devant
la Faculté de Médecine de Créteil (UPEC)
le 14 décembre 2023

par

Jeanne, Huguette, Marie POIRIER

sous la direction de

Pascal ARNÉ

JURY

Président du jury :	M. Grégory JOUVION	Professeur à l'EnvA
Directeur de thèse :	M. Pascal ARNÉ	Maître de Conférences à l'EnvA
Examinatrice :	Mme Veronica RISCO-CASTILLO	Maître de Conférences à l'EnvA

Liste des enseignants intervenant dans l'encadrement des thèses de Doctorat vétérinaire



version décembre 2023

Liste des Professeurs et Maîtres de conférences titulaires de l'HDR

M	Adjou	Karim	Professeur	DPASP	1
M	Audigé	Fabrice	Professeur	DEPEC	2
M	Bellier	Sylvain	Professeur	DSBP	3
Mme	Benchekroun	Ghita	Maître de conférences HDR	DEPEC	4
M	Blaga	Radu	Professeur	DSBP	5
M	Blot	Stéphane	Professeur	DEPEC	6
M	Boulouis	Henri-Jean	Professeur émérite	DSBP	7
Mme	Chahory	Sabine	Professeur	DEPEC	8
Mme	Chastant	Sylvie	Professeur	DPASP	9
M	Chateau	Henry	Professeur	DSBP	10
Mme	Chatboul	Valérie	Professeur	DEPEC	11
Mme	Crevier-Denoix	Nathalie	Professeur	DSBP	12
M	Degueurce	Christophe	Professeur	DSBP	13
M	Denoix	Jean-Marie	Professeur	DEPEC	14
M	Desquilbet	Loïc	Professeur	DSBP	15
Mme	Dufour	Barbara	Professeur émérite	DPASP	16
M	Eliot	Marc	Professeur	DSBP	17
M	Fayolle	Pascal	Professeur émérite	DEPEC	18
M	Federighi	Michel	Professeur	DPASP	19
M	Fontbonne	Alain	Professeur	DEPEC	20
Mme	Gilbert	Caroline	Professeur	DSBP	21
M	Grandjean	Dominique	Professeur	DEPEC	22
Mme	Grimard-Bailif	Bénédicte	Professeur	DPASP	23
Mme	Haddad-Hoang Xuan	Nadia	Professeur	DPASP	24
M	Jouvion	Gregory	Professeur	DSBP	25
M	Kohlhauer	Matthias	Professeur	DSBP	26
Mme	Le Poder	Sophie	Professeur	DSBP	27
Mme	Le Roux	Delphine	Maître de conférences HDR	DSBP	28
M	Manassero	Mathieu	Professeur	DEPEC	29
Mme	Maurey-Guénec	Christelle	Professeur	DEPEC	30
M	Millemann	Yves	Professeur	DPASP	31
M	Pontar	Andrew	Professeur	DPASP	32
Mme	Risco-Castillo	Véronica	Maître de conférences HDR	DSBP	33
Mme	Rivière	Julie	Maître de conférences HDR	DPASP	34
Mme	Robert	Céline	Professeur	DSBP	35
M	Tiret	Laurent	Professeur	DSBP	36
M	Tissier	Renaud	Professeur	DSBP	37
M	Verwaerde	Patrick	Professeur	DEPEC	38
Mme	Viateau	Véronique	Professeur	DEPEC	39

Liste des Maîtres de conférences et Ingénieurs de recherche DMV

M	Arné	Pascal	Maître de conférences	DPASP	1
Mme	Barassin	Isabelle	Maître de conférences	DPASP	2
Mme	Barbarino	Alix	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC	3
Mme	Bertoni	Leila	Maître de conférences	DEPEC	5
Mme	Canonne-Guilbert	Morgane	Maître de conférences	DEPEC	7
Mme	Chevallier	Lucie	Maître de conférences	DSBP	8
Mme	Cochet-Falvre	Noëlle	Maître de conférences	DEPEC	9
Mme	Cordonnier-Lafort	Nathalie	Maître de conférences	DSBP	10
Mme	Coudry	Virginie	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC	11
Mme	Crepeaux	Guillemette	Maître de conférences	DSBP	12
M	Crozat	Guillaume	Maître de conférences	DPASP	13
Mme	De Paula Reis	Aline	Maître de conférences	DPASP	14
M	Delsart	Maxime	Maître de conférences	DPASP	15
Mme	Denis	Marine	Ingénieur de recherche (DMV)	DPASP	16
M	Deshuillers	Pierre	Maître de conférences	DSBP	17
M	Gauthier	Michel	Maître de conférences associé	DPASP	18
Mme	Guérin	Virginie	Maître de conférences	DSBP	19
Mme	Guélin-Poirier	Valentine	Maître de conférences	DPASP	20
Mme	Jacquet	Sandrine	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC	21
M	Kurtz	Maxime	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC	22
Mme	Lagrèze	Anne-Claire	Maître de conférences	DSBP	23
Mme	Le Dudal	Marine	Ingénieur de recherche (DMV)	DSBP	24
Mme	Legrand	Chantal	Maître de conférences associé	DSBP	25
M	Mammeri	Mohamed	Maître de conférences	DSBP	26
Mme	Manguin	Estelle	Maître de conférences	DEPEC	27
Mme	Marignac	Genevieve	Maître de conférences	DSBP	28
Mme	Marotto	Stéphanie	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC	29
Mme	Maurice	Emeline	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC	31
Mme	Mespouilles-Rivière	Céline	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC	32
Mme	Mimet	Narjés	Maître de conférences	DPASP	33
M	Mortier	Jérémy	Maître de conférences associé	DEPEC	34
M	Nudelmann	Nicolas	Maître de conférences	DEPEC	35
M	Pignon	Charly	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC	36
M	Polack	Bruno	Maître de conférences	DSBP	37
Mme	Quéré	Emilie	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC	38
Mme	Ravary-Plumioën	Bérandère	Ingénieur de recherche (DMV)	DPASP	39
M	Reyes-Gomez	Edouard	Maître de conférences	DSBP	40
Mme	Rose	Hélène	Maître de conférences associé	DSBP	41
M	Tanquerel	Ludovic	Maître de conférences	DEPEC	42

Remerciements

Au Président du Jury de cette thèse, M. Grégory JOUVION, Professeur à l'EnvA,
Pour avoir accepté la présidence de ce jury.

A M. Pascal ARNÉ, Maître de conférences à l'EnvA,
Merci d'avoir accepté d'encadrer ce travail et ce sujet de si grand intérêt pour moi et de votre réactivité, ainsi que vos conseils précis qui m'ont permis d'avancer.

A Mme Veronica RISCO-CASTILLO, Maître de conférences à l'EnvA,
Merci d'être présente comme examinatrice.

Merci à mes proches de m'avoir accompagnée dans tout ce parcours.

Table des matières

Liste des figures.....	5
Liste des tableaux	9
Liste des abréviations.....	11
Introduction	13
Première partie : fonctionnalité des plumes	15
1. Anatomie du plumage	15
A. <i>Anatomie et topographie des plumes</i>	17
b. Plumes de contours ou pennes.....	21
c. Semi-plumes	26
d. Duvet.....	26
e. Filoplumes.....	27
f. Soies	28
g. Autres plumes	29
B. <i>Anatomie moléculaire : composition d'une plume</i>	30
a. Kératine.....	30
b. Pigments	31
2. Rôles du plumage	35
A. <i>Thermorégulation</i>	35
a. Endotherme	35
b. Modulation de la température	36
B. <i>Imperméabilité</i>	37
a. Importance	37
b. Composition et structure	37
c. Cire uropygienne et tension de surface.....	38
C. <i>Vol</i>	38
a. Structure d'une plume	38
b. Organisation du plumage	39
c. Structure des ailes et de la queue.....	40
d. Apport des couleurs au vol.....	41
D. <i>Communication</i>	42
a. Camouflage.....	42
b. Dimorphisme sexuel.....	43
c. Changements de couleurs saisonniers	44
E. <i>Renouvellement du plumage par la mue</i>	46
a. Définition	46
b. Déroulement	46
c. Différentes mues	47
d. Abrasion des plumes.....	48
Deuxième partie : altération des fonctions du plumage	49
1. Anomalies non infectieuses des plumes	49
A. <i>Anomalies structurelles des plumes</i>	49
a. Effet du stress durant la mue	49
b. Lignes de stress	51
c. Trous des plumes.....	52
B. <i>Anomalie de couleur</i>	53
a. Lignes pâles.....	53
b. Défaut de synthèse de la mélanine	54
c. Défaut du type de mélanine produite	55
d. Défaut de dépôt de la mélanine	56
e. Défaut du développement des mélanocytes	56

2. Pathologie infectieuse	58
A. <i>Virus</i>	58
a. Maladie du bec et des plumes	58
b. Polyomaviriose	58
B. <i>Ectoparasites</i>	59
a. Acariens	60
b. Entomose	61
C. <i>Mycose</i>	62
D. <i>Bactéries</i>	62
3. Pathologie nutritionnelle	63
A. <i>Syndromes de malnutrition</i>	63
B. <i>Carences vitaminiques, en oligo-éléments et en acides aminés</i>	64
a. Carences en vitamine A	64
b. Carences en vitamine B	64
c. Carences en vitamine D	64
d. Carences en oligo-éléments	64
e. Carences en acides aminés	65
4. Pathologie endocrinienne et métabolique	65
A. <i>Hyperoestrogénisme</i>	65
B. <i>Hypothyroïdie</i>	65
C. <i>Insuffisance surrénalienne</i>	65
D. <i>Pathologie hépatique</i>	66
5. Pathologie de la captivité	67
A. <i>Picage</i>	67
B. <i>Anomalies des conditions d'élevages</i>	68
6. Problèmes survenant dans les milieux naturels	69
A. <i>Traumatismes physiques</i>	69
B. <i>Atteintes par des produits toxiques dans l'environnement</i>	69
Troisième partie : entretien du plumage	71
1. Contrôle du comportement	71
A. <i>Importance des comportements de toilette</i>	71
B. <i>Déterminisme du comportement de toilette</i>	73
C. <i>Contrôle de la toilette</i>	74
a. Modèles de contrôle de la toilette	74
b. Conditions environnementales	74
c. Stimuli physiques et visuels	75
2. Figures de toilette	75
A. <i>Définition de la toilette</i>	75
a. Définition de la toilette	75
b. Composition de la toilette	76
B. <i>Répartition de la toilette</i>	78
C. <i>Séquence de la toilette</i>	78
a. Description	78
b. Rôles de la toilette	79
c. Application des sécrétions uropygienne	82
d. Toilette mutuelle	86
3. Comportements de protections	87
A. <i>Bains d'eau</i>	87
a. Utilité	87
b. Description des bains d'eau	88
B. <i>Bains de poussière</i>	90
a. Réalisation des bains de poussière	90
b. Utilité	91
C. <i>Exposition au soleil</i>	91

a. Réalisation des bains de soleil	91
b. Utilité	91
<i>D. Application de produits issus de l'environnement</i>	92
Conclusion	93
Liste des références bibliographiques	94

Liste des figures

Figure 1 : schéma des différents types de plumes : les plumes de contour comprenant les rectrices, rémiges, et les plumes de couvertures comprenant les semi-plumes, les filoplumes, les vibrisses et le duvet (Kazilek, 2017).	15
Figure 2 : schéma de la répartition générale des ptérylies chez une poule domestique (<i>Gallus gallus domesticus</i>) (Faux et Logsdon, 2022).	16
Figure 3 : schéma et détails d'une rémige (Kazilek, 2017), complété d'après André 2001).	17
Figure 4 : coupe longitudinale du follicule et du calamus d'une plume de contour d'une poule domestique (<i>Gallus gallus domesticus</i>) adulte, vu au microscope après une coloration HE. (Ghent University, consulté en 2023).	18
Figure 5 : coupe transversale du calamus et du rachis d'une plume de goéland de Californie (<i>Larus californicus</i>) vu au microscope électronique à balayage. Il s'agit d'un cylindre creux rempli de vestiges membraneux au niveau du calamus, de vestiges réduits et de médulla au niveau du rachis moyen, et entièrement médullaire au rachis distal (Wang <i>et al.</i> , 2016).	19
Figure 6 : coupe transversale d'une plume (Fraigneau, 2017).	19
Figure 7 : plume de couverture d'une perruche. Schématisée d'après André 2001 (photo source personnelle).	20
Figure 8 : représentation de l'implantation des rémiges primaires et secondaires sur le squelette d'une aile de Psittacidé vue du dessus (traduit d'après l'illustration de K.Brodie).	22
Figure 9 : représentation schématique de la topographie des plumes et de la numérotation des rémiges sur (A) une aile de perroquet vue du dessus (Traduit et adapté d'après l'illustration de K.Brodie), (B) une aile vue du dessus d'un adulte Goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>) (Adriaens <i>et al.</i> , 2021).	23
Figure 10 : (A) détail du bassin et de la partie postérieure de la colonne vertébrale des oiseaux, les rectrices se fixant sur le pygostyle (De Lullis et Pulerà, 2011), (B) numérotation des rectrices sur une perruche érythroptère (<i>Aprosmictus erythropterus</i>) (G. Demontrond).	24
Figure 11 : planche du plumage d'un goéland brun (<i>Larus fuscus</i>) et d'une perruche ondulée (<i>Melopsittacus undulatus</i>) (Fraigneau, 2017).	25
Figure 12 : (A) schéma d'une semi-plume, (Dove et Koch, 2011) et (B) photographie d'une semi-plume d'un goéland (Y. Le Boulicaut).	26
Figure 13 : détail d'une plume de duvet d'un inséparable masqué (<i>Agapornis personata</i>) (Dove et Koch, 2011).	27
Figure 14 : anatomie d'une filoplume, (traduit depuis Campbell et Lack, 1985), exemple d'une filoplume d'un goéland à bec cerclé (<i>Larus delawarensis</i>) (Rohwer <i>et al.</i> , 2021).	28

Figure 15 : (A) répartition des soies autour du bec, (B) différentes morphologies des soies, traduit d'après (Delaunay <i>et al.</i> , 2022).....	29
Figure 16 : poudre de pulviplumme accumulée autour des rami des barbes chez un perroquet gris du Gabon (<i>Psittacus erithacus</i>) vu au microscope (Pratx, 2004).	29
Figure 17 : structure de la kératine. Chez l'oiseau, la forme principale est celle en feuillet (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).....	30
Figure 18 : détail de l'absorption de la lumière dans les différentes couches, adapté d'après (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).....	33
Figure 19 : différents variants de couleurs de perruche ondulée (<i>Melopsittacus undulatus</i>) et représentation des trois couches participant à la réfraction de la lumière (traduit d'après (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).....	34
Figure 20 : visualisation de la couleur iridescente sur une plume d'ara rouge (<i>Ara macao</i>) (photo 123RF).....	34
Figure 21 : formation d'une goutte à la surface de la plume (Terrill et Shultz, 2023).....	37
Figure 22 : schéma de la zone de chevauchement des barbes entre deux rémiges, donnant un profil aérodynamique à l'aile d'après Lucas et Stettenheim (1972).....	39
Figure 23 : illustration de deux types de profils d'ailes lors du vol plané et du vol battu. (A) et (C) (Fraigneau, 2017), (B) Goéland marin (<i>Larus marinus</i>) (D) Goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>) (Adriaens <i>et al.</i> , 2021).	40
Figure 24 : exemple de différentes queues (A) d'un goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>), courte et plate et (B) d'une sterne caugék (<i>Thalasseus sandvicensis</i>), fourchue (C. Wagner).	41
Figure 25 : illustration de miroirs sur une aile d'une mouette à tête brune (<i>Chroicocephalus brunnicephalus</i>) (Adriaens <i>et al.</i> , 2021).	42
Figure 26 : illustration de « l'économie » de pigments sur une rémige de perruche omnicolore (<i>Platycercus eximius</i>) : le vexille interne recouvert par la plume adjacente et les plumes de couvertures sont sombres, tandis que le vexille externe et l'extrémité visible sont bleus (Fraigneau, 2017).....	43
Figure 27 : perruches calopsittes (<i>Nymphicus hollandicus</i>) femelle (A) et mâle (B) étendant les ailes sous un arrosage en volière (G.Demontrond). (A) La femelle a des couleurs moins vives sur la tête et présente des rayures jaunes sur les rectrices, tandis que (B) le mâle présente des couleurs vives de la tête et des ailes uniformes.	44
Figure 28 : évolution du plumage sur 3 ans d'un goéland cendré (<i>Larus canus</i>) (Adriaens <i>et al.</i> , 2021).....	45
Figure 29 : (A) détail d'un follicule plumeux, (B) cycle de croissance d'une plume au niveau d'un follicule plumeux (André, 2001).	46
Figure 30 : fourreau de kératine protégeant les plumes lors de la repousse chez des perruches ondulées (<i>Melopsittacus undulatus</i>) (photo G. Demontrond).	47

Figure 31 : influence de l'ajout de corticostérone sur la repousse (plume R) de plume de pigeons bisets (<i>Columba livia</i>) comparé à la plume originale (O), sur la queue. L'individu de droite n'ayant pas reçu de corticostérone, les plumes repoussent à l'identique. Cependant, la plume de gauche montre un changement de la structure et de la couleur après repousse suite à l'injection de corticostérone (flèche rouge entière). La flèche rouge en pointillée indique l'injection de corticostérone (Jenni-Eiermann <i>et al.</i> , 2015).	50
Figure 32 : lignes de stress sévères sur les rectrices d'un ara rouge (<i>Ara macao</i>) (Dr S. Hoppes, consulté sur le site Merck manual 2023).	51
Figure 33 : trous de plumes d'une hirondelle de fenêtre (<i>Delichon urbica</i>) au microscope à balayage électronique. Les flèches blanches pointent les trous, parfois positionnées en regard d'une barre de stress (A). L'illustration (B) permet d'observer les barbes sans barbules tordues et présentant des signes de micro fractures (Vágási, 2014).	52
Figure 34 : inséparable rosegorge (<i>Agapornis roseicollis</i>) albinos, présentant un plumage blanc, un bec et des pattes roses et les yeux rouges. (The Encyclopedia of Agapornis, 2007).	54
Figure 35 : individu perruche à collier (<i>Psittacula krameri</i>) non muté à gauche et à droite avec la mutation Ino (Roy <i>et al.</i> , 2023).	55
Figure 36 : mouette rieuse (<i>Chroicocephalus ridibundus</i>) mélanistique (T. Fournet, 2020).	56
Figure 37 : leucisme chez goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>) présentant un plumage blanc, des yeux, le bec et les pattes de couleurs normales (G. Bentz, 2006).	57
Figure 38 : perruche ondulée (<i>Melopsittacus undulatus</i>) atteinte du polyomavirus (G. Demontrond).	59
Figure 39 : perruche calopsitte (<i>Nymphicus hollandicus</i>) présentant une lipidose hépatique ayant entraîné une coloration jaune anormale du plumage, indiqué sur l'aile (G. Demontrond).	66
Figure 40 : conure à tête bleue (<i>Thectocercus acuticaudatus</i>) atteinte de picage, présentant une absence de plumes sur le ventre principalement (G. Demontrond).	68
Figure 41 : goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>) présentant un plumage souillé par de l'huile, centre LPO île grande (source photo personnelle).	70
Figure 42 : différence de camouflage de poux selon la couleur du plumage de l'oiseau. A gauche, le poux <i>Neopsittaconirums albus</i> plus clair se confond avec les plumes blanches d'un cacatoès à huppe jaune (<i>Cacatua galerita</i>) tandis que à droite, le poux <i>Neopsittaconirums borgioli</i> plus sombre se confond avec les plumes noires du cacatoès funèbre (<i>Calyptorhynchus funerus</i>) (Bush <i>et al.</i> , 2010).	75
Figure 43 : différentes figures de toilettages, (A) sterne pierregarin (<i>Sterna hirundo</i>) lissant ses plumes (S. Allegret), (B) lorriquet arc-en-ciel (<i>Trichoglossus moluccanus</i>) grattant ses plumes avec son bec (S. Roger), (C) sterne de cabot (<i>Thalasseus aculavidus</i>) s'étirant (Y. Le Boulicaut), (D) sterne royale (<i>Thalasseus maximus</i>) se grattant sa tête avec sa patte (Y. Le Boulicaut).	77
Figure 44 : lissage des plumes chez une sterne royale (<i>Thalasseus maximus</i>), répétant le mouvement dans différents angles (Y. Le Boulicaut).	79

Figure 45 : (A) vue transversale d'une barbe permettant de montrer la structure en cascades et (B) détail d'une barbe, détaillant la hauteur entre les barbules, permettant l'accroche avec la barbule supérieure en crochet (Zhao <i>et al</i> , 2020).....	80
Figure 46 : surplomb maxillaire chez un goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>) (Bush et Clayton, 2018), absent chez une sterne de cabot (<i>Thalasseus acutiflavus</i>) (Y le Boulicaut).....	82
Figure 47 : représentation anatomique de la glande uropygienne (traduit d'après Jacob et Ziswiler, 1982).....	83
Figure 48 : sterne de cabot (<i>Thalasseus acutiflavus</i>) frottant son bec sur la glande uropygienne pour en récupérer les sécrétions (Y. Le Boulicaut).	84
Figure 49 : illustration des deux méthodes de toilettage de la tête à l'aide des pattes (A) en passant sous l'aile et (B) au-dessus de l'aile (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).....	85
Figure 50 : toilettage des zones du cou par un congénère, chez des conures de Molina (<i>Pyrrhura molinae</i>) (F. Armellini).	86
Figure 51 : (A) jeune goéland argenté (<i>Larus argentatus</i>) dans un bain d'eau, en train de s'ébrouer dans l'eau et (B) goéland marin (<i>Larus marinus</i>) adulte dans un bain d'eau, centre LPO île grande (source photo personnelle).....	88
Figure 52 : figures de baignades, (A) mouette rieuse (<i>Chroicocephalus ridibundus</i>) adulte en plumage internuptial plongeant dans une eau douce (C. Wagner), (B) goéland leucophée (<i>Larus michahellis</i>) en train de battre des ailes pour créer un mouvement d'eau (R. Moulaï), (C) goéland leucophée (<i>Larus michahellis</i>) plongeant la tête dans l'eau (R. Moulaï).	89
Figure 53 : sterne pierregarin (<i>Sterna hirundo</i>) effectuant des figures aériennes favorisant la chute de l'eau après une baignade (Y. Le Boulicaut).	90

Liste des tableaux

Tableau 1 : nombre de rémiges primaires, secondaires et des rectrices chez les Laridés et les Psittacidés (d'après Fraigneau, 2017).	21
Tableau 2 : détail du plumage nuptial et d'éclipse de sternes pierragrain, d'après Kiat et al (2022).	44
Tableau 3 : répartition des différentes activités des perruches et perroquets domestiques en proportion de la période d'éveil (traduit d'après Exotic Pet Behavior, (Bays et al., 2006)).....	71
Tableau 4 : répartition des différentes activités de goéland à queue noire (<i>Larus crassirostris</i>), en proportion de la période d'éveil (Adapté d'après Ma et al. (2022)).	72
Tableau 5 : répartition du toilettage indiqué en pourcentage sur le temps total de toilettage d'un pigeon biset (<i>Columba livia</i>) sur les différentes zones du corps (d'après D.Delius, 1988).....	78

Liste des abréviations

Al : Alula

Al j : Alula d'un plumage juvénile

Coloration HE : Coloration à l'hématoxyline et à l'éosine

CP : Couverture Primaire

CPe : Couverture Primaire médiane

CPm : Couverture Primaire externe

CS : Couverture secondaire

kDa : kilo-Dalton

LPO : Ligue pour la protection des oiseaux

P : Rémiges primaires

PBFD : Psittacine Beak and Feather Disease (Maladie du bec et des plumes)

Pe : Rémiges primaires externes

Pi : Rémiges primaires interne

Pm : Rémiges primaires médiane

R : Rectrices

S : Rémiges secondaires

Se : Rémiges secondaires externes

Si : Rémiges secondaires interne

Sm : Rémiges secondaires médianes

Sus-caud : Couverture sus caudale, supérieure aux rectrices

T : Tertiaire

UV : Ultraviolet

Introduction

Les oiseaux, pour assurer leurs fonctions vitales, se doivent d'avoir un plumage en très bon état, c'est-à-dire physiquement structuré et parfaitement fonctionnel. Ils doivent donc veiller à son entretien régulier pour lui permettre d'assurer ses fonctions biologiques essentielles. Souvent sollicité et soumis à rude épreuve, les circonstances susceptibles de l'altérer varient selon que l'oiseau vit à l'état libre ou en captivité. Dans ce dernier cas, certaines affections spécifiques comportementales ou alimentaires peuvent être en cause tandis qu'en milieu naturel, ce sont surtout les intempéries, l'usure liée au vol et parfois certaines infections qui sont en jeu.

C'est pourquoi, pour illustrer ces problématiques qui peuvent être différentes, nous avons choisi de nous intéresser majoritairement à deux taxons : les Psittacidés et les Laridés.

Les Psittacidés sont une famille très présente parmi les oiseaux de compagnie (nouveaux animaux de compagnie), comprenant notamment les perroquets, perruches, inséparables. Ces espèces sont de plus en plus souvent présentées en consultation vétérinaire, souvent pour des motifs liés au plumage. Les anomalies constatées sont souvent imputables à des inadéquations entre les besoins de l'animal et les conditions de captivité.

Les Laridés sont une famille d'oiseaux regroupant les mouettes, goélands et sternes, très présentes sur nos littoraux français et les fleuves, qui doivent faire face aux nombreux défis notamment climatiques liés à leurs environnements aquatiques dont marins. Ces espèces peuvent être présentes en proportions importantes dans certains centres de soins aux animaux de la faune sauvage, où leur réhabilitation dépend notamment de la récupération d'un plumage intact.

Nous utiliserons donc ces deux taxons soumis à des conditions de vies très différentes pour illustrer notre sujet.

Dans un premier temps, nous allons aborder le rôle et la structure des plumes en lien avec les différentes fonctions du plumage. Nous étudierons ensuite les différentes causes susceptibles de l'altérer. Enfin, nous verrons comment l'oiseau entretient ce plumage pour y remédier et comment il est possible d'adapter l'environnement pour optimiser cet entretien.

Première partie : fonctionnalité des plumes

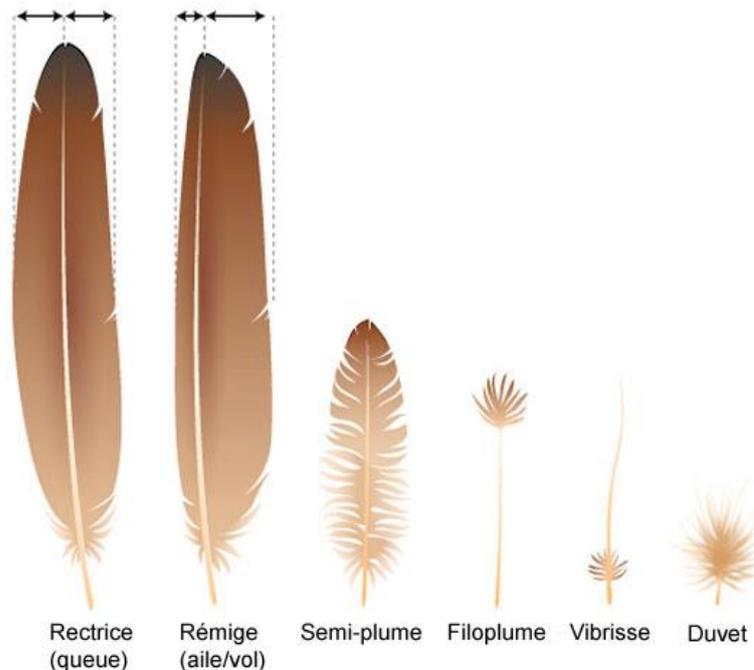
La fonctionnalité du plumage est garantie par une structuration physique très précise des plumes portant à la fois sur leur architecture propre et sur leur positionnement les unes par rapport aux autres. Cette première partie doit nous permettre d'appréhender l'organisation générale du plumage, depuis la description de la composition type d'une plume et de leur diversité avant d'aborder leur organisation topographique. Connaître cette organisation est essentielle pour introduire les différentes fonctions conférées par le plumage et ainsi appréhender comment chaque oiseau agit pour entretenir cette organisation fonctionnelle.

1. Anatomie du plumage

Les plumes sont des structures vacuolées, ce qui en limite la masse, non vascularisées et non innervées. Elles représentent jusqu'à 5 à 10 % du poids total de l'oiseau (Lovette et Fitzpatrick, 2016a) composées de 60 à 80 % de plumes de couvertures et 20 à 40 % de plumes de vol (Jenni et Winkler, 2020).

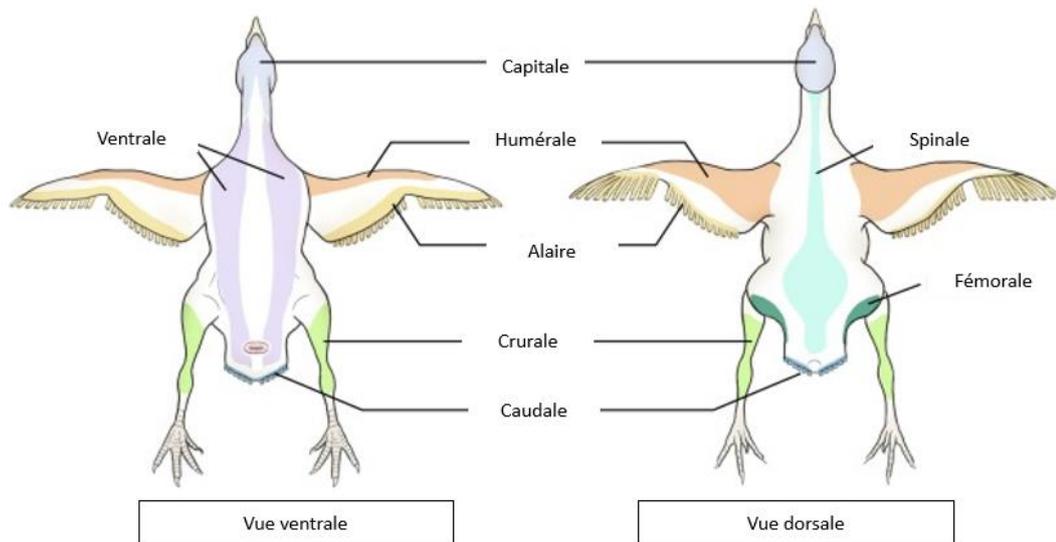
Toutes partagent un schéma commun mais ne remplissent pas les mêmes fonctions selon leur structure propre, ce qui permet de distinguer cinq catégories (Figure 1).

Figure 1 : schéma des différents types de plumes : les plumes de contour comprenant les rectrices, rémiges, et les plumes de couvertures comprenant les semi-plumes, les filoplumes, les vibrisses et le duvet (Kazilek, 2017).



La répartition précise de chacune des catégories de plumes est essentielle pour assurer les différentes fonctions du plumage. Les plumes sont implantées sur le corps de l'oiseau sur différentes zones. Celles où les follicules plumeux sont présents sont appelés ptérylies (Figure 2). Les zones dépourvues de plume de contour et de vol correspondent aux aptéries. Il peut néanmoins parfois s'y trouver des plumes de duvet ou des semi-plumes. Le nombre total de plumes varie également sensiblement d'une espèce à l'autre (Faux et Logsdon, 2022).

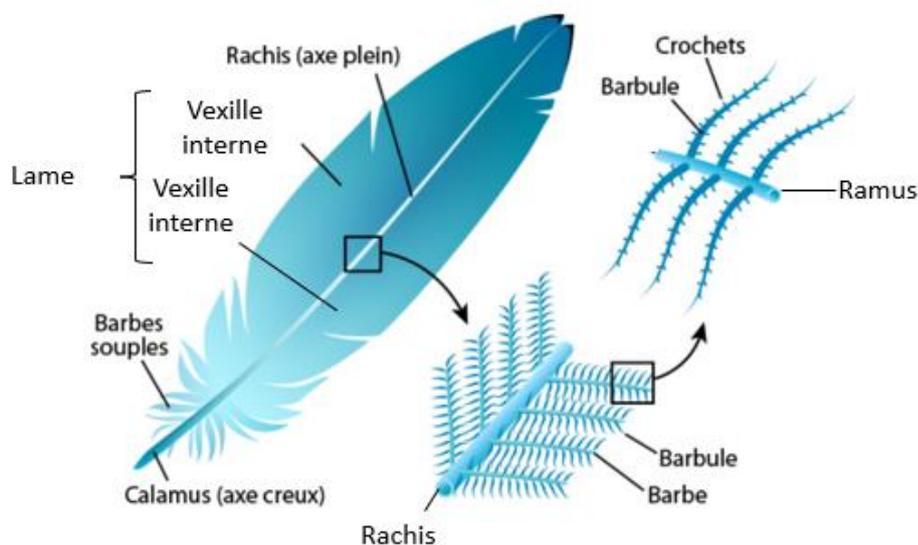
Figure 2 : schéma de la répartition générale des ptérylies chez une poule domestique (*Gallus gallus domesticus*) (Faux et Logsdon, 2022).



A. Anatomie et topographie des plumes

La plume se compose d'un axe principal, la hampe, divisée en deux parties en continuité l'une avec l'autre, le calamus et le rachis. Cet axe principal est le support des vexilles, eux même ramifiés en barbes et barbules (Figure 3).

Figure 3 : schéma et détails d'une rémige (Kazilek, 2017), complété d'après André 2001).

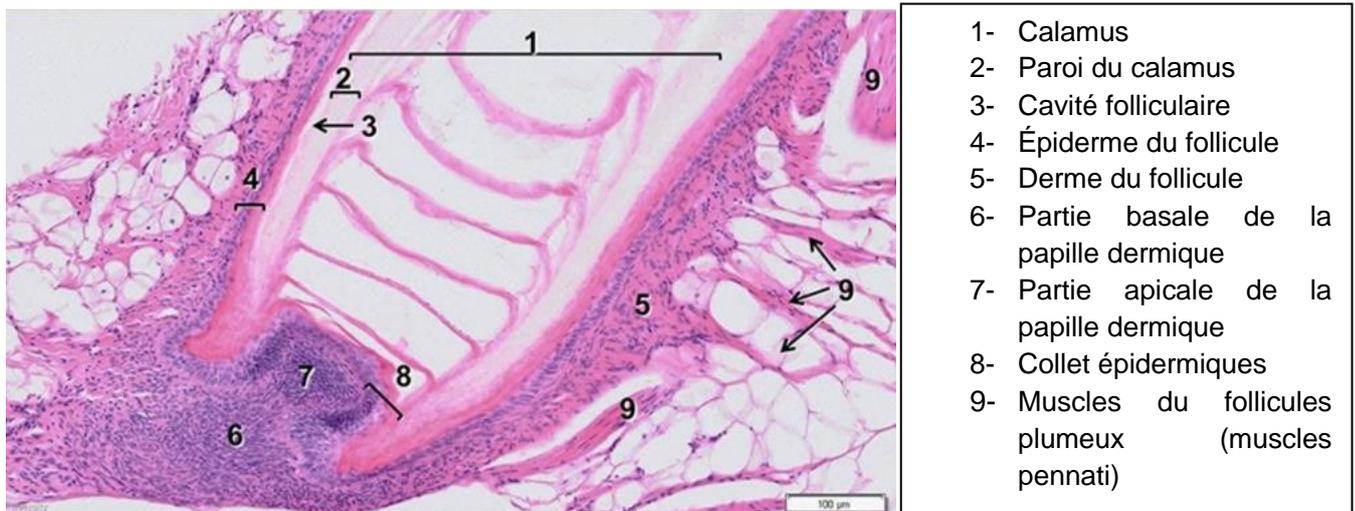


- *Calamus*

Le calamus correspond à une partie de la plume non pigmentée, qui reste implantée au niveau du follicule primaire du derme de l'oiseau. Chaque follicule plumeux est constitué d'une couche épidermique entourée d'un tissu conjonctif dermique auquel s'attachent par de courts tendons les muscles pennati de la plume (Drenckhahn et Jeikowski, 1978) (Figure 4). La musculature des plumes est composée de muscles lisses et striés reliant les différentes plumes entre elles. En se contractant, ils redressent le follicule pileux, ce qui a pour effet d'ériger la plume associée. (Homberger et de Silva, 2003).

Le calamus possède un ombilic inférieur permettant l'entrée de la pulpe vascularisée lors de la croissance plumaire et qui se résorbe progressivement jusqu'à disparaître complètement lorsque la plume est mature, transformant alors le calamus en un tube creux. Il est formé par un épithélium pavimenteux stratifié en trois couches : la gaine, qui est la couche la plus externe, la couche intermédiaire et l'épithélium pulpaire, couche la plus interne. Gaine et couche intermédiaire se poursuivent dans le rachis lors de la croissance puis la gaine se désintègre, persistant sous forme d'un anneau vestigial au niveau de l'ombilic supérieur séparant rachis et calamus. La couche interne va se kératiniser lors de la résorption de la pulpe et persister à l'intérieur du calamus sous forme de cloison (Fraigneau, 2017).

Figure 4 : coupe longitudinale du follicule et du calamus d'une plume de contour d'une poule domestique (*Gallus gallus domesticus*) adulte, vu au microscope après une coloration HE. (Ghent University, consulté en 2023).

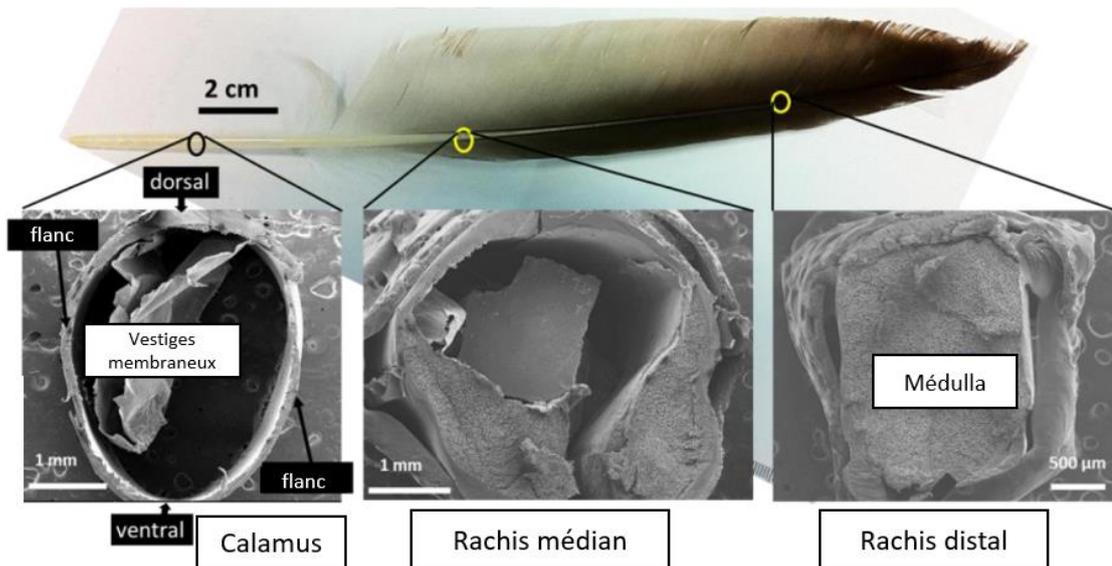


- *Rachis*

Le rachis est l'axe central de la plume, portant les vexilles. S'il semble rectiligne, il est en réalité légèrement courbé. Selon la localisation de la plume, il présente également des courbures latérales et des torsions. Il est souvent plat ou bombé au-dessus et creusé ou fendu en dessous. Ainsi une coupe transversale apparaîtra comme rectangulaire et aplatie dorso-ventralement (Figure 5). Le rachis comprend deux couches, un cortex et une médulla. Comme indiqué précédemment, le rachis va être formé de la couche intermédiaire de l'épithélium primitif. Celle-ci va se kératiniser en formant des cellules épithéliales larges et polygonales, possédant des vacuoles remplies d'air pour former un tissu médullaire spongieux (médulla). Le cortex correspond à des cellules fusiformes remplies de fibres de kératines alignées selon l'axe du rachis. Elles contiennent également des vacuoles remplies d'air et des pigments. Le cortex est à l'origine de la rigidité de la plume.

Certaines plumes présentent un hyporachis sur leur face intérieure, qui est un petit dédoublement duvetueux du rachis au niveau de la jonction calamus-rachis.

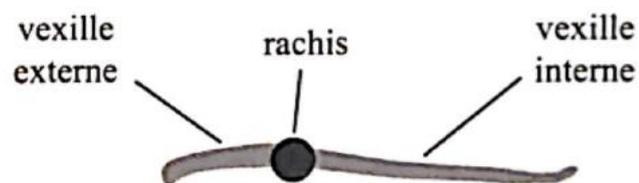
Figure 5 : coupe transversale du calamus et du rachis d'une plume de goéland de Californie (*Larus californicus*) vu au microscope électronique à balayage. Il s'agit d'un cylindre creux rempli de vestiges membraneux au niveau du calamus, de vestiges réduits et de médulla au niveau du rachis moyen, et entièrement médullaire au rachis distal (Wang *et al.*, 2016).



- *Vexilles*

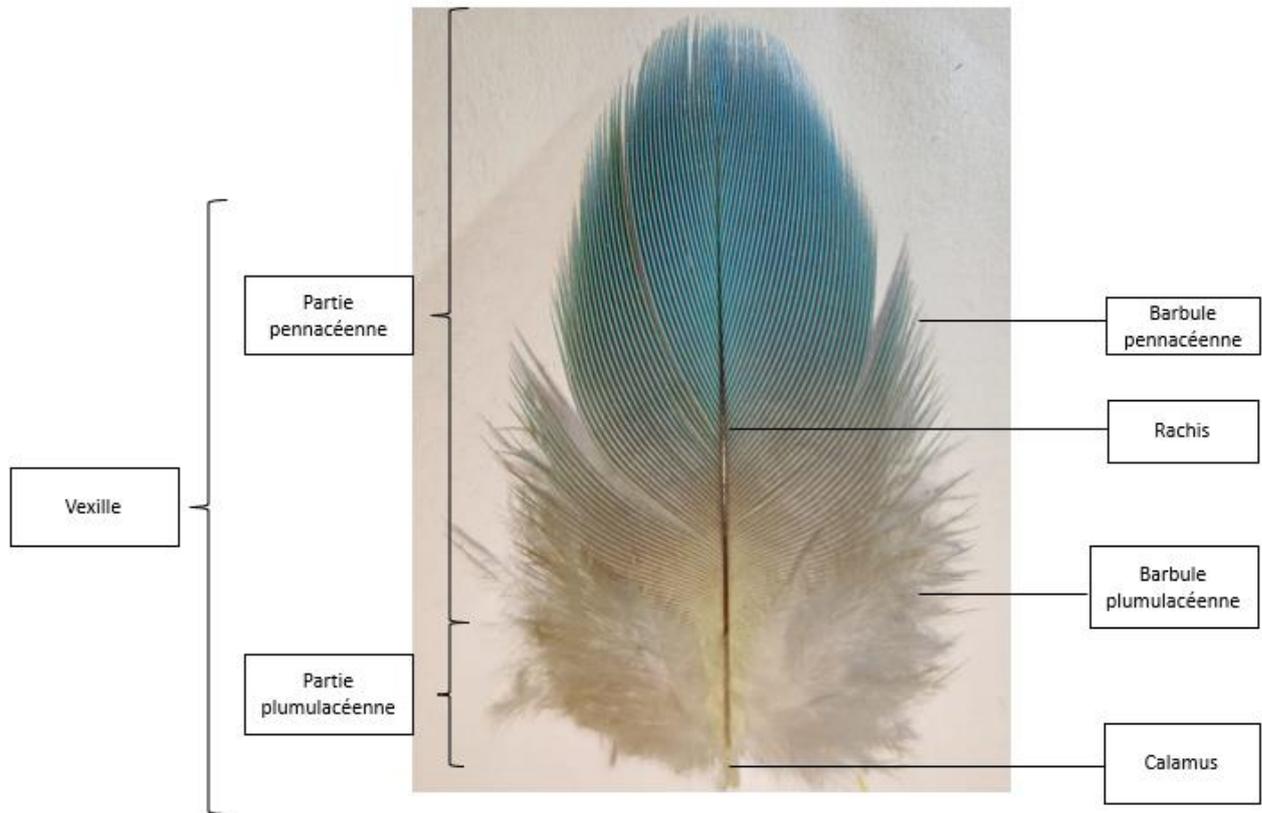
Les vexilles sont constitués de l'ensemble des barbes et barbules. Chaque plume dispose d'un vexille externe et d'un vexille interne, les deux formant la lame. Le vexille interne est situé vers l'axe central de l'oiseau et le vexille externe vers l'extérieur du corps. Leur morphologie est très variable et leur forme plus ou moins symétrique selon la localisation de la plume. Sur les ailes et le corps, les vexilles sont asymétriques avec généralement un vexille externe plus rigide et plus étroit. De plus, les deux vexilles se distinguent également par leur courbure en vue de profil. Cette dernière dépend de la forme des barbes mais également de la courbure du rachis. Le bord du vexille externe a tendance à remonter puis descendre tandis que celui du vexille interne descend puis remonte ; les bords de deux plumes adjacentes peuvent alors glisser l'une sur l'autre pour former une surface de chevauchement (Figure 6).

Figure 6 : coupe transversale d'une plume (Fraigneau, 2017).



Enfin, les vexilles se différencient par leur texture. En effet, il est possible de distinguer la partie proximale des vexilles duveteuses, ou plumulacéenne, isolante et la partie distale, ou pennacéenne, plus compacte (Figure 7). La proportion des deux parties varie selon la position des plumes. Les vexilles des rémiges et rectrices sont majoritairement pennacéennes.

Figure 7 : plume de couverture d'une perruche. Schématisée d'après André 2001 (photo source personnelle).



Les barbes sont des axes parallèles fixés sur le rachis et partageant la même structure que celui-ci. Leurs nombres, espacements, longueurs et angles d'insertion varient selon leur implantation sur le rachis, leur localisation ou la fonction de la plume concernée mais aussi en fonction de l'espèce d'oiseau. De la même façon qu'il est possible de décrire une plume par un rachis et deux vexilles, une barbe possède un axe dit secondaire, le ramus portant deux vanules, similaires aux vexilles et correspondant à l'ensemble des barbules.

Le ramus a une structure similaire au rachis. Il est aplati latéralement et possède un cortex et une médulla. Les coupes transversales du rachis peuvent être ovoïdes, deltoïdes ou linéaires. Il peut également porter soit des barbules plumulacées, duveteuses, soit des barbules pennacées, rigides.

Les barbules possèdent des encoches et des crochets permettant de se solidariser entre elles. Ainsi, selon la plume, les barbules sont plus ou moins liées. Leur liaison forte sur les plumes de vol confère à celles-ci la rigidité nécessaire en lien avec leur aérodynamisme. Les plumes de corps ont une partie distale ou externe liée et étanche et une portion proximale non liée. En l'absence de liaison des barbules, la plume est duveteuse et joue principalement un rôle d'isolation thermique.

b. Plumes de contours ou pennes

Les pennes sont les plumes les plus externes. Elles correspondent aux rémiges, les plumes voilières de l'aile, aux rectrices, les plumes de la queue, et aux tectrices, les plumes de couverture du corps.

Les rémiges et les rectrices, également appelées plumes de vol, sont les principales plumes porteuses en vol et sont articulées à l'os pour supporter le poids de l'oiseau en vol. Elles se caractérisent par un rachis plus épais et représentent les plus grandes plumes de l'aile (Terrill et Shultz, 2023). Leur structure est adaptée à la fonction aérodynamique, et répond aux nombreuses contraintes du vol. Elles sont asymétriques, longues et larges. Leur nombre varie selon les espèces et est résumé pour les Laridés et Psittacidés dans le tableau 1 ci-dessous (Fraigneau, 2017).

Tableau 1 : nombre de rémiges primaires, secondaires et des rectrices chez les Laridés et les Psittacidés (d'après Fraigneau, 2017).

Nombre de plume de vol	Laridés	Psittacidés
Rémige primaire	9 -11	10
Rémige secondaire	20-25	9-11
Rectrice	12	12

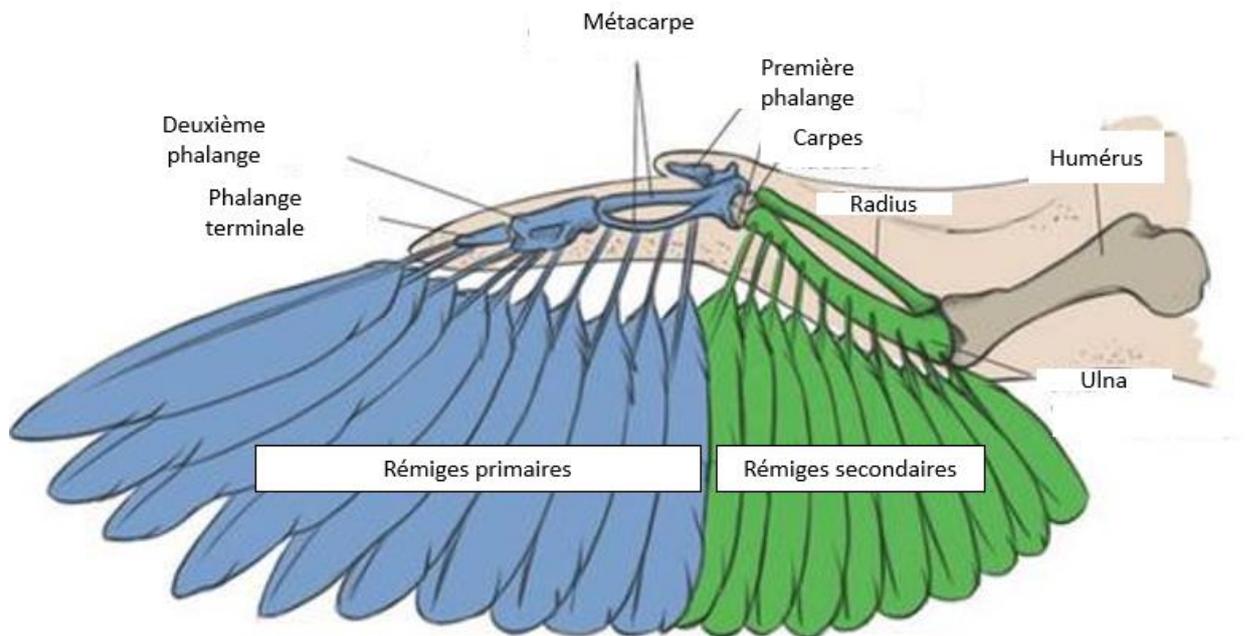
Lorsque l'aile d'un oiseau est repliée, les plumes de vol sont en partie cachées sous les couvertures, ce qui permet d'assurer leur protection (Terrill et Shultz, 2023).

- *Rémiges*

Les rémiges sont classées en rémiges primaires, secondaires et tertiaires (Lucas et Stettenheim, 1972).

- Les rémiges primaires sont implantées sur la main, soit les phalanges et le métacarpe (Figure 8). Elles sont rigides, dotées d'un vexille externe étroit et épais et d'un calamus long. Elles servent à la propulsion.
- Les rémiges secondaires sont implantées sur l'avant-bras, plus précisément sur l'ulna (Figure 8). Elles sont plus souples et plus larges que les rémiges primaires. Leurs vexilles sont de largeur similaire. Elles servent à former la surface de sustentation pour le vol.
- Des rémiges tertiaires sont parfois présentes et correspondent soit à des pennes implantées sur le bras au niveau de l'humérus chez certaines espèces comme chez certains Laridés, soit aux rémiges secondaires les plus proximales, comme chez certains Psittacidés (Figure 9).

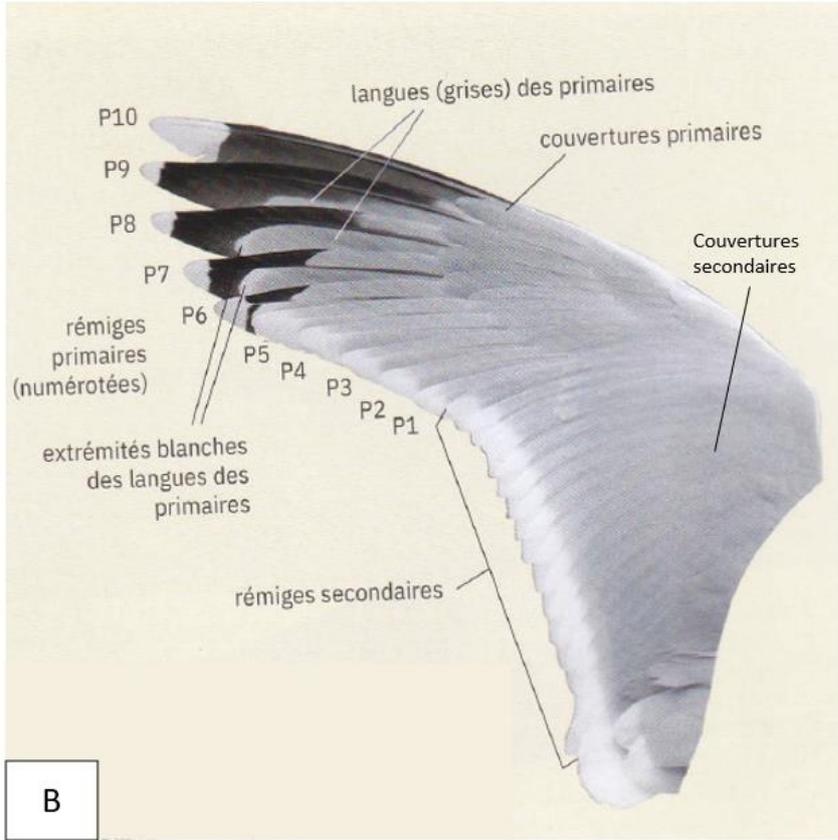
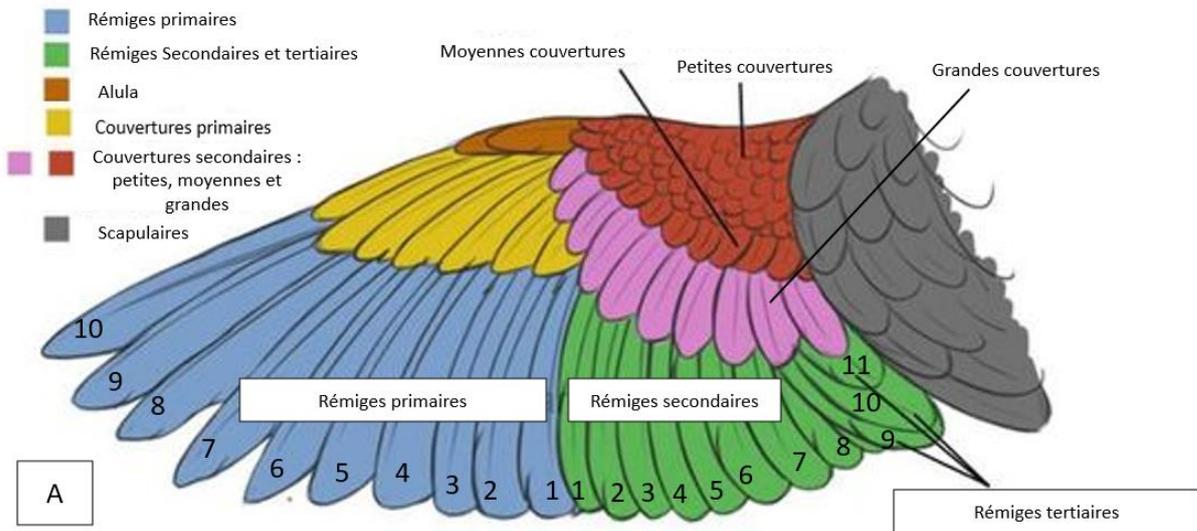
Figure 8 : représentation de l'implantation des rémiges primaires et secondaires sur le squelette d'une aile de Psittacidé vue du dessus (traduit d'après l'illustration de K.Brodie).



- *Alula*

L'alula correspondant à un petit groupe de 3 à 7 plumes, les polliciales, implantées sur la première phalange de l'oiseau (Figure 9). Ces plumes permettent d'augmenter l'aspiration au-dessus de l'aile, stabilisant l'oiseau en cas de turbulences (Fraigneau, 2017). Elles permettent également la production d'un flux d'air turbulent en avant de l'aile, ce qui accroît la portance de l'oiseau. Cette fonction est d'autant plus essentielle pour les vols à faible vitesse ou au moment du posé (Linehan et Mohseni, 2020).

Figure 9 : représentation schématique de la topographie des plumes et de la numérotation des rémiges sur (A) une aile de perroquet vue du dessus (Traduit et adapté d'après l'illustration de K.Brodie), (B) une aile vue du dessus d'un adulte Goéland argenté (*Larus argentatus*) (Adriaens *et al.*, 2021).



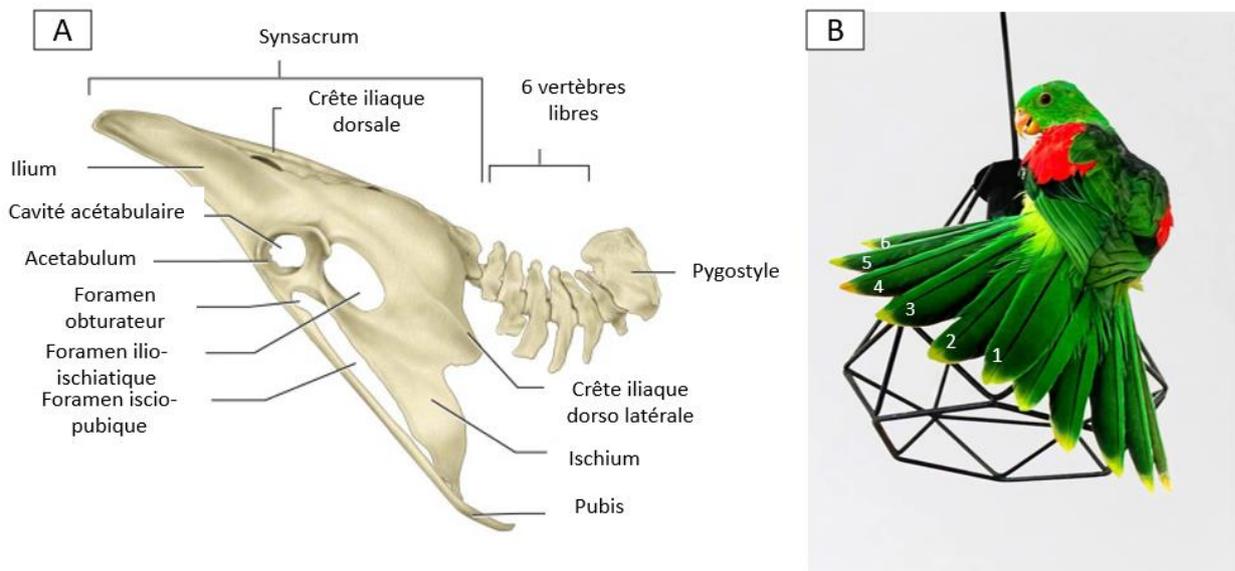
- *Rectrices*

Les rectrices sont les grandes plumes de la queue et sont implantées au-dessus de l'extrémité de la colonne vertébrale, le pygostyle (Figure 10). Leur implantation en lien avec les vertèbres caudales et la musculature associée donne une grande mobilité à ces plumes, ce qui permet à l'oiseau de freiner, de se stabiliser lors du vol. Elles servent aussi de balancier ou pour le déplacement.

Les rectrices sont également recouvertes de plumes de couverture, dénommées sus-caudales et sous-caudales selon qu'elles sont situées respectivement au-dessus ou au-dessous de la queue. Les couvertures sous-caudales ont une forme particulière en « cuillères » à la base des rectrices tandis que les couvertures sus-caudales sont aplaties.

Ces plumes de couverture sont elles-mêmes recouvertes par des tectrices, soit fixées sur le croupion pour recouvrir les couvertures sus-caudales, soit au niveau du ventre recouvrant les couvertures sous-caudales (Lucas et Stettenheim, 1972).

Figure 10 : (A) détail du bassin et de la partie postérieure de la colonne vertébrale des oiseaux, les rectrices se fixant sur le pygostyle (De Iuliis et Pulerà, 2011), (B) numérotation des rectrices sur une perruche érythroptère (*Aprosmictus erythropterus*) (G. Demontrond).



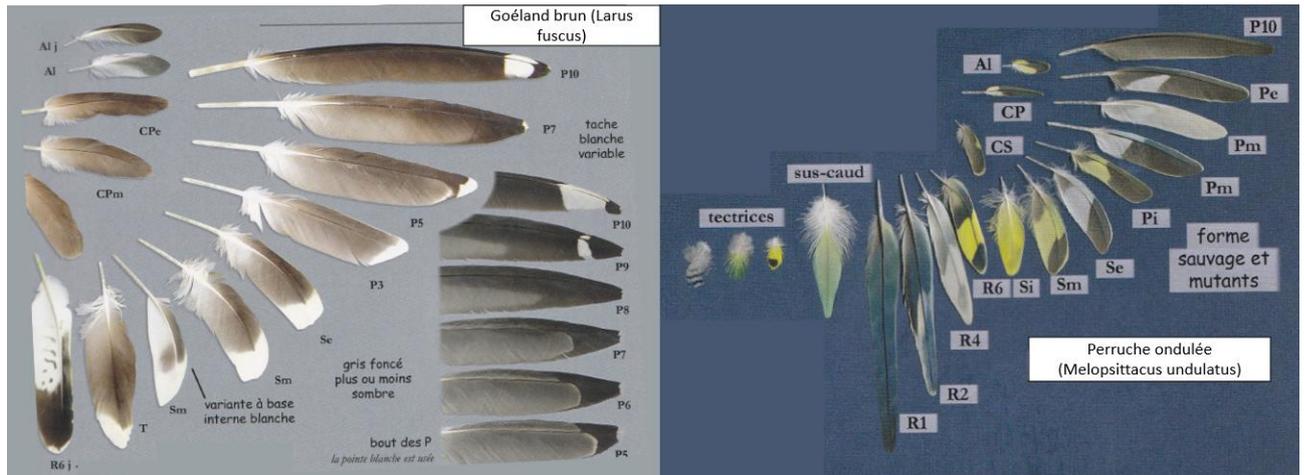
- *Plumes de couvertures ou tectrice*

Les tectrices sont les plumes majoritaires du corps, se superposant en tuilage les unes sur les autres. Ce sont les plumes de couvertures (Figure 11). Pour une esp ce donn e, leur nombre est constant au niveau de chaque pt rylie. La base d'une tectrice est duveteuse, plumulac enne, soit munie de barbes non li es et l'extr mit  est pennac enne, avec des barbes li es. Ce dispositif cr e une premi re couche d'air isolante prot g e par une coque  tanche, qui peut  tre modul e par l'oiseau en  cartant des plumes. L'agencement du plumage prend alors tout son sens : un plumage mal agenc  laissera passer l'eau qui sera absorb e par la couche duveteuse.

Les tectrices ont  galement une importance dans la communication et le camouflage car elles peuvent arborer des couleurs et marques (t ches, stries ou bordures), caract ristiques selon les esp ces, l' ge et le sexe.

Les plumes de couverture alaire sont implantées en rangées superposées pour limiter l'espace entre deux plumes. A l'image des rémiges, les plumes de couverture alaire peuvent être réparties en couvertures primaire et secondaire. Les plumes de couverture primaire sont présentes sur la main et accompagnées de petites plumes formant le bord d'attaque de l'aile. Les plumes de couverture secondaire sont réparties en couches sur l'avant-bras. La couche recouvrant les rémiges est nommée grande couverture, les moyennes couvertures recouvrent les grandes couvertures et enfin les rangs de petites couvertures complètent l'aile jusqu'au son bord d'attaque (Lucas et Stettenheim, 1972).

Figure 11 : planche du plumage d'un goéland brun (*Larus fuscus*) et d'une perruche ondulée (*Melopsittacus undulatus*) (Fraigneau, 2017).

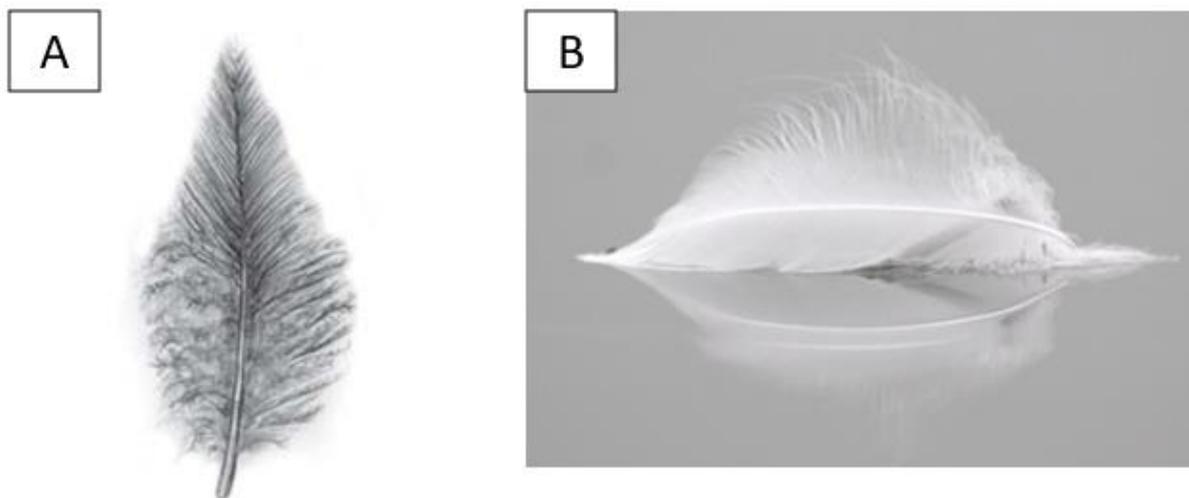


Al : Alula, Al j : Alula d'un plumage juvénile, CP : Couverture Primaire, CPe : Couverture Primaire médiane, CPm : Couverture Primaire externe, CS : Couverture Secondaire, P : Rémiges primaires, Pe : Rémiges Primaires externes, Pm : Rémiges Primaires médiane, Pi : Rémiges Primaires interne, R : Rectrices, S : Rémiges Secondaires, Se : Rémiges Secondaires externes, Sm : Rémiges Secondaires médianes, Si : Rémiges Secondaires interne, sus-caud : Couverture sus caudale, supérieure aux rectrices, T : tertiaire

c. Semi-plumes

Les semi-plumes sont des plumes intermédiaires entre les pennes et le duvet. Elles possèdent un long rachis, plus long que la plus longue barbe de la plume et uniquement des barbes plumulacéennes (Figure 12).

Figure 12 : (A) schéma d'une semi-plume, (Dove et Koch, 2011) et (B) photographie d'une semi-plume d'un goéland (Y. Le Boulicaut).

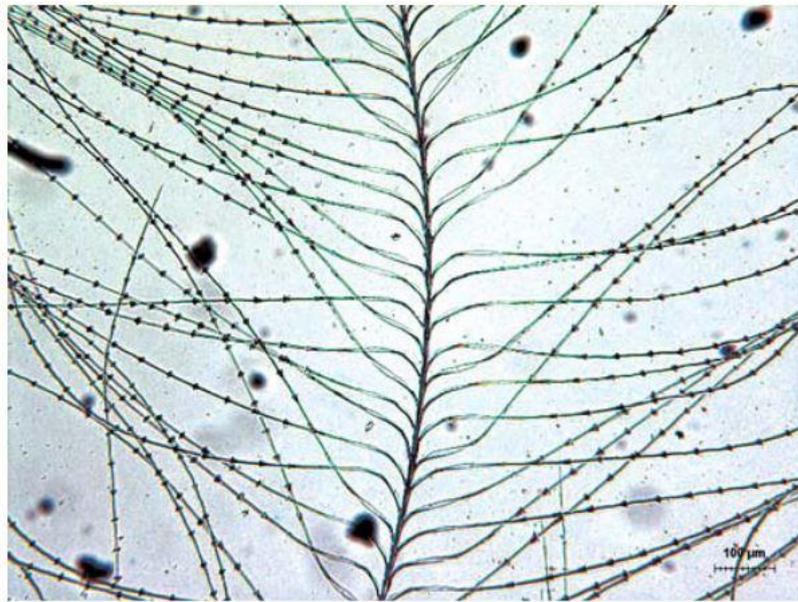


d. Duvet

Composé de plumes uniquement plumulacéennes, leur rachis est plus court que leurs barbes, lesquelles sont toutes libres et emprisonnent l'air (Figure 13). Le duvet forme une enveloppe autour de la peau de l'oiseau, retenant l'air qui sert d'isolant thermique et permet la flottaison. L'épaisseur de duvet est d'autant plus importante que l'oiseau vit dans des régions froides ou en contact avec l'eau. Il permet également de former une couche de protection contre les chocs en cas d'accident, de capture ou de bagarre avec un congénère.

Ce sont les plumes prédominantes composant le premier plumage (néonatal) mais elles sont présentes à l'âge adulte également, principalement chez les espèces vivant dans les régions froides ou en contact fréquent avec l'eau comme les Laridés. Leurs jeunes sont ainsi entièrement recouverts de duvet, issu des follicules plumeux qui vont ensuite produire les plumes de couvertures. Après la première mue, le duvet proviendra de follicule plumeux qui ne produisent que des plumes de duvet et formera une couche en dessous des plumes de couvertures (Pap *et al.*, 2020).

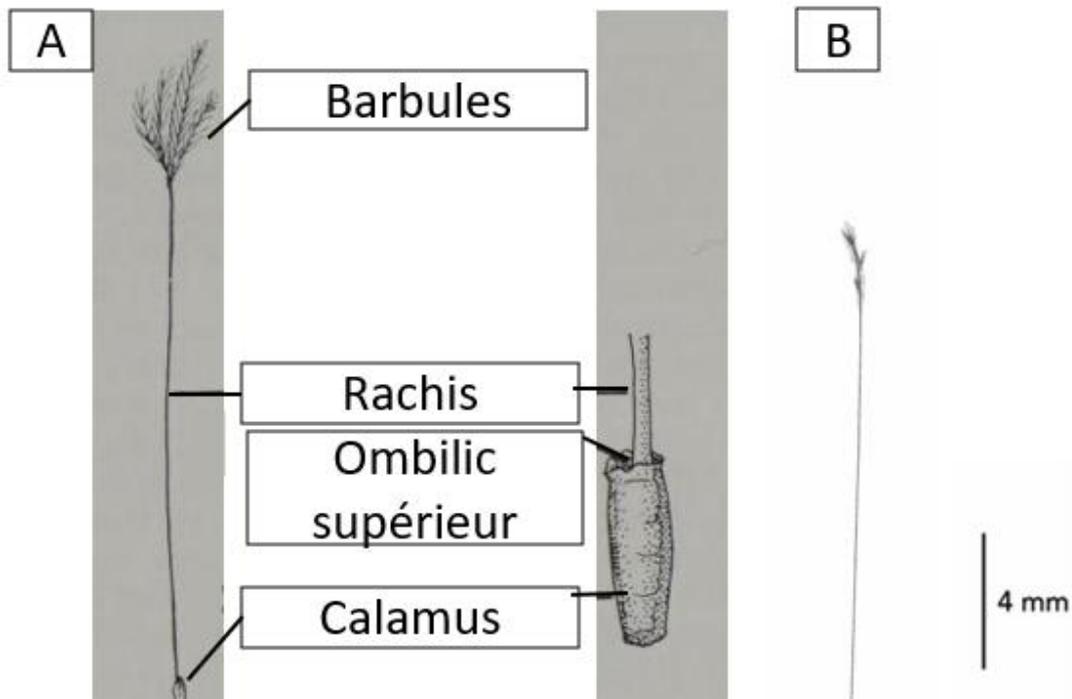
Figure 13 : détail d'une plume de duvet d'un inséparable masqué (*Agapornis personata*) (Dove et Koch, 2011).



e. Filoplumes

Les filoplumes sont des plumes courtes situées à la base des plumes de contours et des plumes de vol primaire. Leur rachis est très long et elles ne possèdent que quelques barbes situées à leur extrémité distale (Figure 14). Selon les espèces, les plumes de vol primaires présentent une unique filoplume ou plusieurs. Chaque filoplume présente une morphologie distincte par rapport à la plume primaire qui lui est associée, ce qui suggère un rôle dans la détection des positions relatives de chaque plume de vol. Leur follicule plumeux est innervé mais ne possède pas de muscle lisse. Elles ont un rôle tactile et donnent des informations à l'oiseau lors de sa toilette sur la qualité et l'agencement du plumage. Leur renouvellement est rapide et progressif et accompagne le développement de la plume de contour et de vol à proximité (Rohwer *et al.*, 2021).

Figure 14 : anatomie d'une filoplume, (traduit depuis Campbell et Lack, 1985), exemple d'une filoplume d'un goéland à bec cerclé (*Larus delawarensis*) (Rohwer *et al.*, 2021).

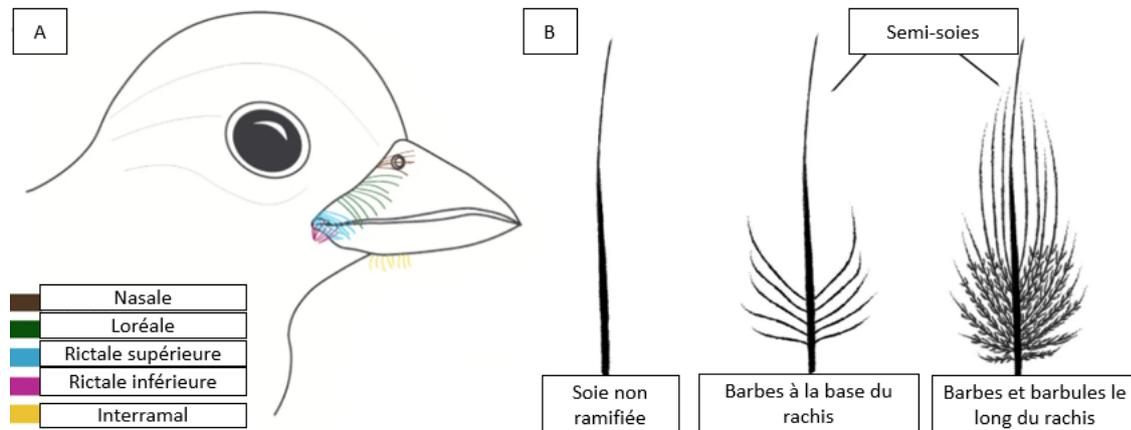


f. Soies

Les soies, plumes sétiformes ou vibrisses sont localisées autour de la base du bec, des narines et des paupières (Figure 15). Elles ont un rôle sensoriel, de protection contre les poussières et aussi de récupération de petites particules d'aliments. Les soies possèdent un rachis rigide, dépourvu de barbe, ou en comptant seulement quelques-unes, en partie proximale. Les corpuscules de Herbst, qui sont des terminaisons nerveuses sensibles au toucher, sont attachés aux soies rictales (Cunningham *et al.*, 2011).

La localisation et la quantité de soies dans les différentes régions autour du bec varient selon les espèces, sans qu'il n'y ait un lien identifié entre le régime alimentaire, le type d'habitat et la présence de soies. Leur morphologie varie : elles peuvent être non ramifiées et ressembler à des structures capillaires, et donc à de vraies soies, ou présenter des barbes ou des barbules ramifiées, c'est-à-dire des semi-soies. Les soies rictales ne sont pas présentes chez toutes les espèces (Delaunay *et al.*, 2022).

Figure 15 : (A) répartition des soies autour du bec, (B) différentes morphologies des soies, traduit d'après (Delaunay *et al.*, 2022).

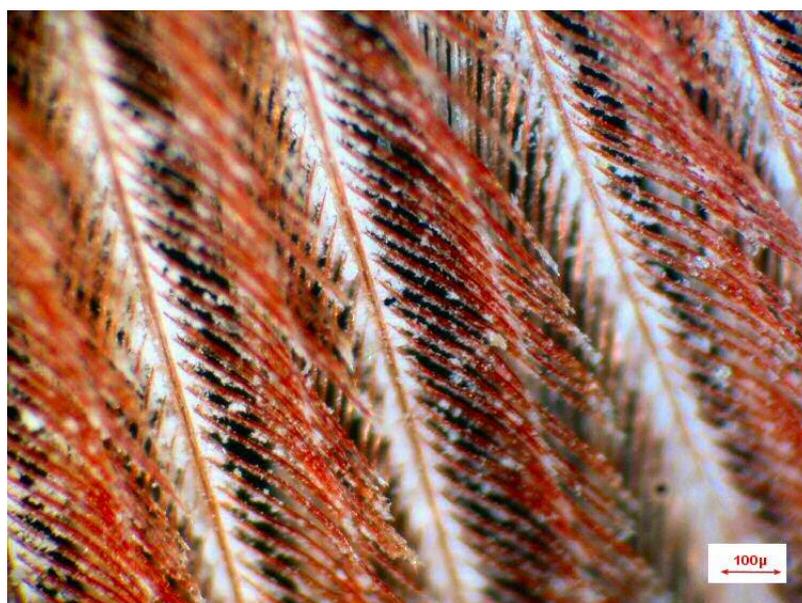


g. Autres plumes

Les huppés érectiles chez certains Psittacidés, par exemple chez les perruches calopsittes (*Nymphicus hollandicus*), servent principalement à la communication (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).

Les pulviplumes, ou duvet poudreux, sont des petites plumes à croissance continue. Une poudre granuleuse et cireuse, principalement composée de kératine, se forme à l'intérieur et est libérée quand la plume se rompt (Figure 16). Elles existent chez les Psittacidés, les Ardéidés, les Ramphastidés et les Ptilonorhynchidés. Elles peuvent se répartir sur l'ensemble du corps, parmi les autres plumes de contours et de duvet ou être regroupées, constituant alors une zone pulvérulente. La quantité de poudre varie selon les espèces (André, 2001).

Figure 16 : poudre de pulviplumme accumulée autour des rami des barbes chez un perroquet gris du Gabon (*Psittacus erithacus*) vu au microscope (Pratx, 2004).



B. Anatomie moléculaire : composition d'une plume

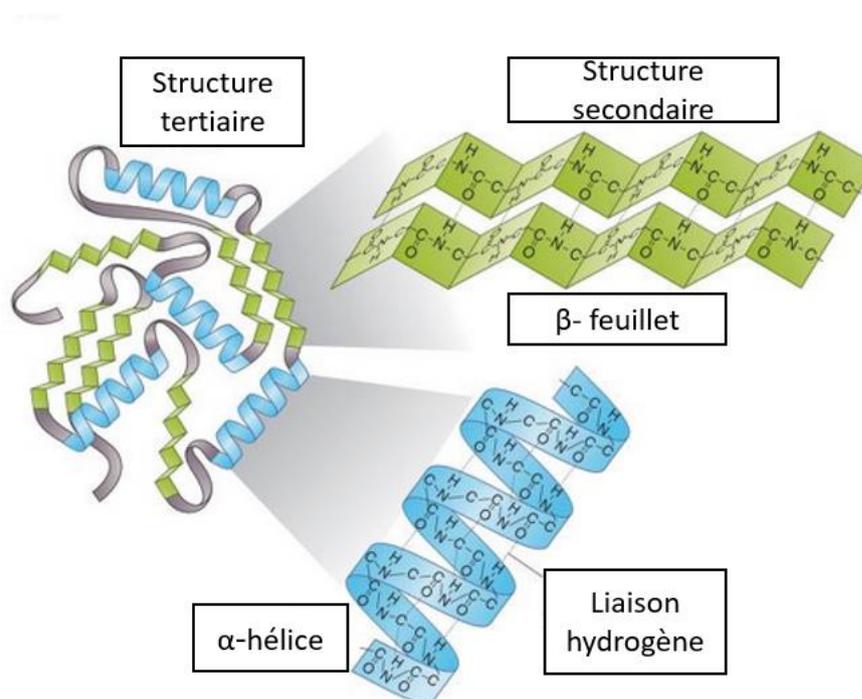
Les plumes qui composent le plumage d'un oiseau peuvent donc différer en taille, forme, structure et coloration selon l'emplacement de leurs follicules. Cependant, elles partagent des propriétés communes dont leur composition biochimique, permettant leurs principales fonctions.

Au niveau microscopique, une plume est constituée de cellules kératinisées et minéralisées : les vacuoles permettent de les alléger, et la minéralisation permet de les rigidifier.

a. Kératine

La kératine est le constituant majoritaire de la composition d'une plume, élément également retrouvé dans la peau, les serres et le bec. C'est une macromolécule insoluble, résistante à la digestion enzymatique. Il s'agit d'un assemblage d'acides aminés, tels que la glycine, la sérine, la proline, la leucine et l'acide glutamique, présents dans des proportions variables en fonction notamment de la localisation de la plume. On distingue l' α -kératine et la β -kératine, cette dernière étant prédominante chez les oiseaux (Figure 17). Elle est caractérisée par une structure supramoléculaire précise, en feuillets, en lien avec les acides aminés qui la composent (Bonser, 1996).

Figure 17 : structure de la kératine. Chez l'oiseau, la forme principale est celle en feuillet (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).



L'analyse de la composition des plumes révèle une très forte homogénéité au sein de la classe des Oiseaux, suggérant une origine phylogénétique commune de la structuration de cette molécule. (Florkin et Scheer, 1967).

Les plumes sont peu sensibles aux kératinases et à l'action des bactéries. La principale cause de fragilisation de la kératine provient des rayons ultra-violet.

En tant que composant majoritaire des plumes, dont la concentration peut toutefois varier selon les emplacements, elle permet, par sa structure, de rigidifier la plume et de lui donner des propriétés mécaniques variables. Cependant, les plumes étant des structures inertes, il n'y a pas de possibilité de guérison. Une fois abimée, elle doit donc être remplacée, soit par un renouvellement ou soit par une mue.

b. Pigments

La couleur d'une plume et, *a fortiori*, de l'ensemble du plumage est une propriété complexe, impliquée dans plusieurs fonctions essentielles de l'oiseau, tels que la reproduction ou le camouflage. Elle peut être obtenue par la présence, ou l'absence, de pigments mais également par la structure physique même de certaines plumes. Nous détaillerons ici les différents types de pigments pouvant être impliqués, dont la concentration absolue ou relative déterminent certaines couleurs.

- *Caroténoïdes*

Les pigments caroténoïdes sont responsables des couleurs vives. Ils sont des pigments organiques dérivés de la famille des carotènes, qui sont des composés que les oiseaux obtiennent de leur alimentation, en particulier de fruits et de légumes et ne peuvent pas être synthétisés directement par les oiseaux. Les caroténoïdes donnent aux plumes des teintes de rouge, orange, jaune et vert (van Grouw, 2021).

- *Mélanines*

Les mélanines sont la deuxième famille de pigments présents dans les plumes, responsables des couleurs sombres (brunes ou noires). Elles se présentent sous la forme de macromolécules simples ou polymérisées à l'origine de couleurs variées. Les mélanoblastes, précurseurs de mélanocytes, présents dans la base du follicule, migrent au sein de la structure de la plume en croissance et synthétisent des mélanines. Ces pigments sont inclus dans des granules dont la forme et la taille varient selon l'espèce de l'oiseau. Plusieurs types de mélanines peuvent être retrouvés chez les oiseaux, dont les principaux sont les eumélanines, noires et brunes et les phéomélanines, brun clair, rougeâtres ou jaunes. Une variation de la phéomélanine permet d'obtenir une couleur cuivrée et violette. Un type mineur, l'érythromélanine, est responsable d'une couleur châtaigne, brun avec des reflets rouges (Lucas et Stettenheim, 1972).

Au-delà de la couleur, les granules de mélanines rendent les plumes plus denses et plus résistantes à l'usure et aux altérations photochimiques (Lucas et Stettenheim, 1972). L'article de Bonser (1995) valide cette différence de résistance en appliquant différentes forces sur les parties des plumes contenant ou non de la mélanine. Les granules de mélanines augmenteraient alors la résistance des plumes d'environ 39 %, c'est-à-dire que les parties qui en sont dépourvues devraient être environ plus épaisses de 39 % pour présenter la même résistance mécanique.

- *Porphyrines*

Les porphyrines ne sont pas observées chez tous les oiseaux, mais sont présentes chez les hiboux (Strigiformes), les engoulevents (Caprimulgiformes), les outardes (Otidiformes) (Galván *et al.*, 2018).

Les porphyrines sont synthétisées par l'oiseau à partir de l'acide δ -aminolévulinique et sont un précurseur de l'hème et de la chlorophylle. Une fois exposée aux ultraviolets, ces porphyrines produisent une coloration très brillante, de couleur rouge-rose mais qui est ensuite dégradée par l'exposition au soleil. Cette coloration brève pourrait servir de signal visuel et est associée à la présence de ressources nutritionnelles suffisantes, notamment dans les sites de reproduction. Ainsi, les individus avec de la porphyrine pourraient avoir de meilleures chances d'attirer un partenaire, en attestant par ce signal d'une bonne qualité de l'environnement. Pour les hiboux, nocturnes, et par conséquent moins exposés aux ultraviolets, l'exposition au moment du coucher du soleil suffirait à activer cette pigmentation, sans toutefois exclure la présence de récepteurs rétiniens supplémentaires permettant d'observer les porphyrines même dans l'obscurité (Galván *et al.*, 2018).

- *Psittacofulvines*

Les psittacofulvines sont des pigments liposolubles retrouvés chez les Psittacidés et sont à l'origine de rouge, orange ou jaune, non attribuables aux caroténoïdes comme chez toutes les autres espèces. Cependant, les données manquent sur la synthèse de ces pigments et leur répartition, ainsi que sur les mécanismes permettant aux follicules plumeux de sélectionner uniquement ces pigments et pas les caroténoïdes. En effet, chez ces espèces, la présence de caroténoïdes circulants est attestée. Or, ces pigments lipidiques diffusent habituellement passivement dans le follicule plumeux lors de la pousse de la plume. Caroténoïdes et psittacofulvines partageant des caractéristiques biochimiques similaires, ils devraient être pareillement absorbés. Les psittacofulvines n'étant pas retrouvées dans la circulation sanguine, ils pourraient être synthétisés directement dans le follicule plumeux, à l'instar des mélanines dans les mélanocytes (McGraw et Nogare, 2004).

Les psittacofulvines, comme la mélanine, présenteraient des capacités de résistances accrues aux bactéries, capacité qui dépend de la longueur de chaîne du pigment. Les pigments rouges, à longue chaîne, forment de nombreuses liaisons avec la kératine et sont plus résistantes que les pigments jaunes, à plus courte chaîne (Burt *et al.*, 2011).

De plus, dans les plumes contenant des psittacofulvines, l'activité des phéomélanines est également modulée, évitant une redondance fonctionnelle des pigmentations, ce qui renforce l'hypothèse d'une régulation de la pigmentation au niveau du follicule plumeux (de Oliveira Neves *et al.*, 2020).

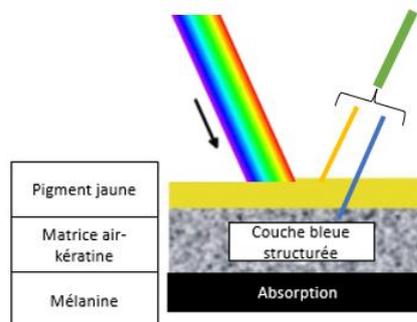
Les interactions entre les différents pigments de psittacofulvines ainsi que leur répartition dans la plume permettent de décliner les couleurs majeures et participent à la variabilité des teintes observées (Barnsley *et al.*, 2018).

- *Coloration de structure*

Cette coloration est directement liée aux propriétés physiques du plumage et peut générer deux types de couleurs : les couleurs non iridescentes et les couleurs iridescentes, c'est-à-dire variant selon l'angle de vue.

- Les couleurs non iridescentes : les couleurs bleues, vertes et violettes ne sont généralement pas liées directement à la présence d'un pigment (Figure 18). La réfraction de la lumière sur les vacuoles des cellules polygonales des rami est à l'origine d'une couleur bleue générée par effet Tyndall. La présence de granules de mélanines, ou d'autres pigments, au sein de ces vacuoles absorbant certaines longueurs d'ondes pourront moduler cette couleur.

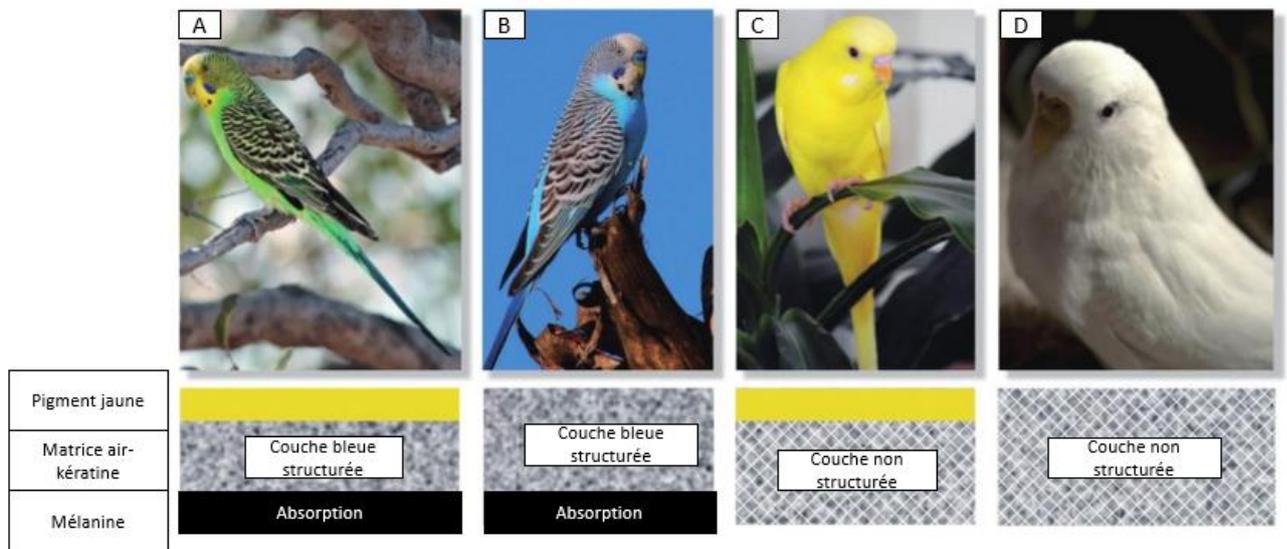
Figure 18 : détail de l'absorption de la lumière dans les différentes couches, adapté d'après (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).



L'association des pigments et des différentes propriétés physiques produisant les couleurs permet de développer une grande variété de couleur (Figure 19). Par exemple, la couleur naturelle de la perruche ondulée (*Melopsittacus undulatus*) est le vert. En effet, lorsque la lumière parvient sur la plume, la couche de pigment jaune réfléchit des longueurs d'ondes uniquement dans le jaune et la matrice d'air et de kératine réfléchit uniquement des longueurs d'onde correspondant au bleu. La couche de mélanine absorbe toutes les autres longueurs d'ondes : les deux longueurs d'ondes sélectionnées sont le bleu et le jaune, donnant la couleur verte.

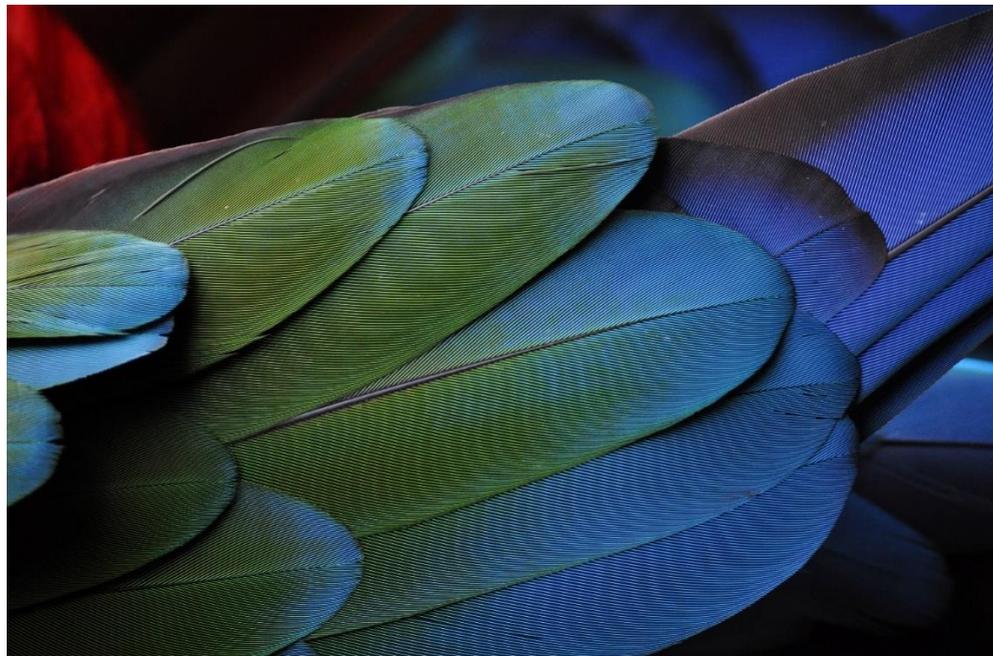
La sélection artificielle permet de faire varier les couleurs. Le variant bleu est ainsi dépourvu de pigment jaune, les seules longueurs d'onde réfléchies sont donc dans le bleu. Le variant jaune n'a que le pigment jaune et n'absorbe pas les autres couleurs. La couleur blanche résulte de l'absence de pigmentation, associée avec une réflexion complète (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).

Figure 19 : différents variants de couleurs de perruche ondulée (*Melopsittacus undulatus*) et représentation des trois couches participant à la réfraction de la lumière (traduit d'après (Lovette et Fitzpatrick, 2016a)).



- Les couleurs iridescentes : les couleurs irisées, pouvant donner un aspect métallique, sont liées à la structure torsadée des barbules. Selon l'angle de vue, la couleur perçue sera différente (Figure 20). Cependant, cette torsion empêche la fixation des crochets, ce qui en réduit la résistance. Elles résultent des interférences avec les couches cellulaires de kératine des barbules. La quantité de mélanine présente dans les couches de cellules peut modifier également l'iridescence (Campbell et Lack, 1985).

Figure 20 : visualisation de la couleur iridescente sur une plume d'ara rouge (*Ara macao*) (photo 123RF).



2. Rôles du plumage

Nous avons vu que le plumage possède une architecture très précise et complexe. Cette structure est essentielle pour remplir les différents rôles dévolus au plumage que sont la thermorégulation, l'imperméabilité, la communication et le vol.

La primauté d'apparition d'une fonction sur l'autre au cours de l'évolution a suscité l'intérêt des spécialistes. Les premières traces de la présence de plume se retrouvent sur des archosaures ne possédant pas d'ailes, il y a 150 millions d'années. Ces proto-plumes correspondaient à un fin duvet en lien avec une isolation thermique. Ce plumage originel se serait structuré et ramifié pour former un calamus et des barbes, il y a environ 99 millions d'années, au Crétacé. Les ailes étaient cependant encore peu développées et la musculature générale, notamment des pectoraux, ne permettaient toujours pas le vol, seulement éventuellement de planer. A cette période, les mélanosomes sont déjà organisés, ce qui permet d'émettre l'hypothèse que plumes et ailes pouvaient déjà contribuer aux fonctions de communication, notamment au cours des parades liées à la reproduction. Le vol serait apparu ensuite, après de nombreuses évolutions morphologiques comme l'allongement des ailes, le développement des muscles du vol et la formation du bréchet entre autres. Les plumes évoluent également, par exemple vers une aile aux pennes asymétriques permettant la présence d'un bord d'attaque et d'un bord de fuite impliqués dans les déplacements d'air lors du vol (Ng et Li, 2018).

A. Thermorégulation

a. *Endotherme*

Un des rôles essentiels du plumage est d'assurer la thermorégulation. Cet enjeu est primordial chez ces animaux endothermes, c'est-à-dire ayant la capacité de maintenir une température corporelle stable dans un environnement éminemment variable sur le plan thermique. Le maintien de la température corporelle, assuré principalement par le métabolisme, est très coûteux en énergie. Le plumage joue un rôle essentiel dans les mécanismes de protection mis en place pour économiser l'énergie. Cela est d'autant plus vrai pour les oiseaux aquatiques, tels que les Laridés qui doivent lutter contre l'hypothermie suite au contact prolongé avec une eau bien plus froide que leur température corporelle. Cela rend indispensable une isolation performante, obtenue par un ensemble de mécanismes. D'autres stratégies entrent évidemment en jeu dans ce processus, comme celles engageant des comportements de groupe ou les phénomènes migratoires mais qui ne seront pas développées ici (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).

Les plumes sont également utilisées par les parents pour garnir le nid, ce qui permet une isolation thermique. Ils peuvent ainsi ajouter ou retirer des plumes pour moduler la température ambiante au niveau de la couvée (Liljeström *et al.*, 2009).

b. Modulation de la température

Les oiseaux peuvent se réchauffer en modifiant leur position dans l'espace pour s'exposer directement aux rayons du soleil : ouvrir les ailes ou écarter une partie des plumes du corps pour augmenter les échanges directs avec la peau. L'angle des plumes exposées varie et permet d'absorber plus ou moins les radiations du soleil. Les espèces de petite taille bénéficient davantage d'une réflectivité élevée dans les longueurs d'onde proche de l'infrarouge dans les milieux chauds et arides, ce qui permet de minimiser la perte d'eau liée au refroidissement compensatoire par évaporation, réduisant ainsi cette perte à seulement 2 % de la masse corporelle par heure (Medina *et al.*, 2018).

A l'inverse, ils peuvent limiter leur thermolyse en rentrant le cou et en rapprochant la tête du corps, en mettant le bec sous les ailes et en s'accroupissant pour également protéger les pattes. L'agencement particulier des plumes permet à l'oiseau de moduler l'importance de la couche d'air directement au contact de la peau. En général, les oiseaux vivant dans des environnements froids ont des plumes de duvet plus longues avec des barbules moins denses, pouvant emprisonner davantage d'air (Pap *et al.*, 2017). De plus, certains oiseaux, particulièrement exposés aux températures froides, présentent des plumes plus longues en comparaison à celles d'oiseaux des régions plus tempérées. Ces plumes plus longues présentent une plus grande partie plumulacéenne, duveteuse et avec des barbes également plus longues, s'entrecroisant entre plumes adjacentes pour emprisonner plus d'air (Barve *et al.*, 2021).

C'est le cas chez les Psittacidés où les tectrices dotées d'une base duveteuse sont particulièrement nombreuses en région ventrale et leur permet d'emprisonner de l'air à ce niveau. Chez les Laridés, le ventre est également recouvert de tectrices partiellement duveteuse mais avec une partie pennacéenne et non pas entièrement duveteuse qui permet de constituer une couche d'air isolante importante.

La coloration du plumage influe également sur le transfert de chaleur externe en modulant les échanges d'énergie par radiation. Un plumage noir augmentera l'absorption de chaleur par rapport à un plumage clair. Le transfert de la chaleur ainsi emmagasinée au niveau du plumage externe va ensuite s'opérer par conduction jusqu'à la peau, plus ou moins facilement en fonction de la densité du plumage (Rogolla, 2022).

B. Imperméabilité

a. Importance

L'imperméabilité du plumage est une condition essentielle à la survie de l'oiseau, notamment pour les espèces telles que les Laridés, exposées à l'eau. Cette étanchéité permet de garder l'oiseau à l'abri des basses températures. En effet, l'eau ayant une conductivité jusqu'à 30 fois supérieure à celle de l'air, un oiseau mouillé subit une thermolyse accrue et, pesant plus lourd, doit dépenser plus d'énergie pour voler, allant jusqu'à l'impossibilité de décoller.

Les mécanismes visant à obtenir un plumage imperméable sont multiples et nécessitent une attention constante de la part de l'oiseau. Ces mécanismes tiennent à la fois à la conservation d'une structure de plume précise et éventuellement à l'application des sécrétions de la glande uropygienne (Rijke, 2011) (Srinivasan, 2014).

b. Composition et structure

La composition riche en kératine des plumes joue un rôle déterminant car cette molécule a des propriétés hydrophobes.

La forme des plumes crée une tension de surface qui retient l'eau : le diamètre et la densité de leurs barbes génère une interface air-eau poreuse, permettant de former à leur surface des gouttes (Figure 21), qui s'évacuent sans imbiber les plumes, plus facilement qu'une couche uniforme. Il en résulte un caractère hydrofuge marqué rendant le plumage plus ou moins imperméable selon les espèces (Rijke, 2011).

Enfin, le chevauchement serré des plumes contribue également à l'étanchéité : elles sont plaquées entre elles sous la pression de l'eau ainsi que par les muscles plumaires.

Figure 21 : formation d'une goutte à la surface de la plume (Terrill et Shultz, 2023).



c. Cire uropygienne et tension de surface

La glande uropygienne est située au niveau du croupion et produit la cire uropygienne, composée d'esters et d'alcools. Les oiseaux récupèrent ces sécrétions au moyen de leur bec, puis les appliquent sur leurs plumes (*cf.* partie 3.3.c). Cette cire seule ne garantit pas l'imperméabilité mais en augmentant la tension de surface, elle participe à la formation de gouttes d'eau à la surface de la plume. Elle permet également d'assurer l'agencement des barbes et de garder les plumes souples (Srinivasan, 2014).

Certaines espèces néanmoins présentent une glande uropygienne très atrophiée. Une analyse portant sur 1.164 oiseaux appartenant à 126 espèces et répartis dans 49 familles n'a révélé aucune espèce dépourvue de glande uropygienne. Par ailleurs, la même étude n'a pas identifié de variations de taille de la glande uropygienne en lien avec la phylogénie ou l'habitat. Par exemple, aucune différence significative de taille n'a été observée entre oiseaux aquatiques et terrestres. Les espèces présentant des glandes uropygiennes particulières atrophiées, tel que les Aras peuvent néanmoins présenter un plumage imperméable, suggérant que cette glande ne serait pas indispensable à cette fonction (Montalti et Salibián, 2000).

C. Vol

La fonction de vol a permis aux oiseaux d'étendre leur domaine vital tout au long de leur cycle annuel, parfois sur de très longues distances par le biais du phénomène migratoire, mais également de diversifier leurs zones de gagnage et ressources trophiques en accédant aux milieux aquatiques (Rosén *et al.*, 1999).

Le vol est une fonction qui nécessite de répondre à des contraintes aérodynamiques nombreuses et complexes. L'allègement de la masse de l'oiseau est primordial : il passe notamment par une optimisation du nombre de plumes, leur structure vacuolée ou un squelette dont certains os sont pneumatés. Le vol lui-même combine des phases plus ou moins énergivores comme le décollage et l'ascension, le maintien en altitude, la descente ou l'atterrissage dans des conditions météorologiques parfois instables.

Les plumes à la fois rigides et flexibles sont adaptées au vol battu et résistent aux contraintes associées. Elles jouent un rôle mécanique essentiel dans cette fonction physiologique importante (Lovette et Fitzpatrick, 2016b).

a. Structure d'une plume

Une plume se doit d'être flexible et résistante pour supporter les déformations imposées par les mouvements de l'aile. Les macrofibrilles de β -kératine assurent ainsi au rachis une rigidité qui évite qu'il ne se fracture sous l'effet des forces de torsion ou flexion (Bonser, 1996).

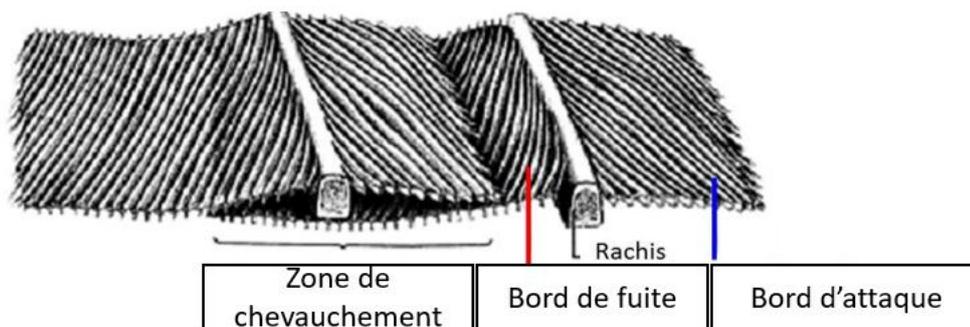
Le rachis présente également une morphologie différente (longueur, géométrie, épaisseur) en fonction de la localisation précise de la plume sur le corps de l'oiseau (Tubaro, 2003).

b. Organisation du plumage

A l'échelle du plumage, le positionnement des différentes plumes les unes par rapport aux autres confère à l'oiseau un profil aérodynamique. Les mécanorécepteurs présents dans les follicules des plumes de contour et des filoplumes détectent les flux d'air qui permettent l'adaptation en retour de la position des plumes du vol pour éviter tout risque de décrochage, quand la vitesse chute au point de ne pouvoir assurer la portance.

Ainsi, les plumes doivent à la fois offrir une surface rigide mais également présentant une orientation dynamique très précise en réponse à l'action des muscles du derme. Vexilles et barbules créent une véritable cohésion de la surface alaire. De plus le chevauchement des barbules sur celles de la plume adjacente forme une valve pour le passage de l'air : les mouvements d'air venant du haut vers le bas plaquent les barbules ensemble et les rendent imperméables tandis que les mouvements d'air de bas en haut laissent passer l'air (Figure 22). Ainsi, la plume prend un appui sur l'air durant le vol et les mouvements des ailes s'en trouvent facilités (Lucas et Stettenheim, 1972).

Figure 22 : schéma de la zone de chevauchement des barbules entre deux rémiges, donnant un profil aérodynamique à l'aile d'après Lucas et Stettenheim (1972).



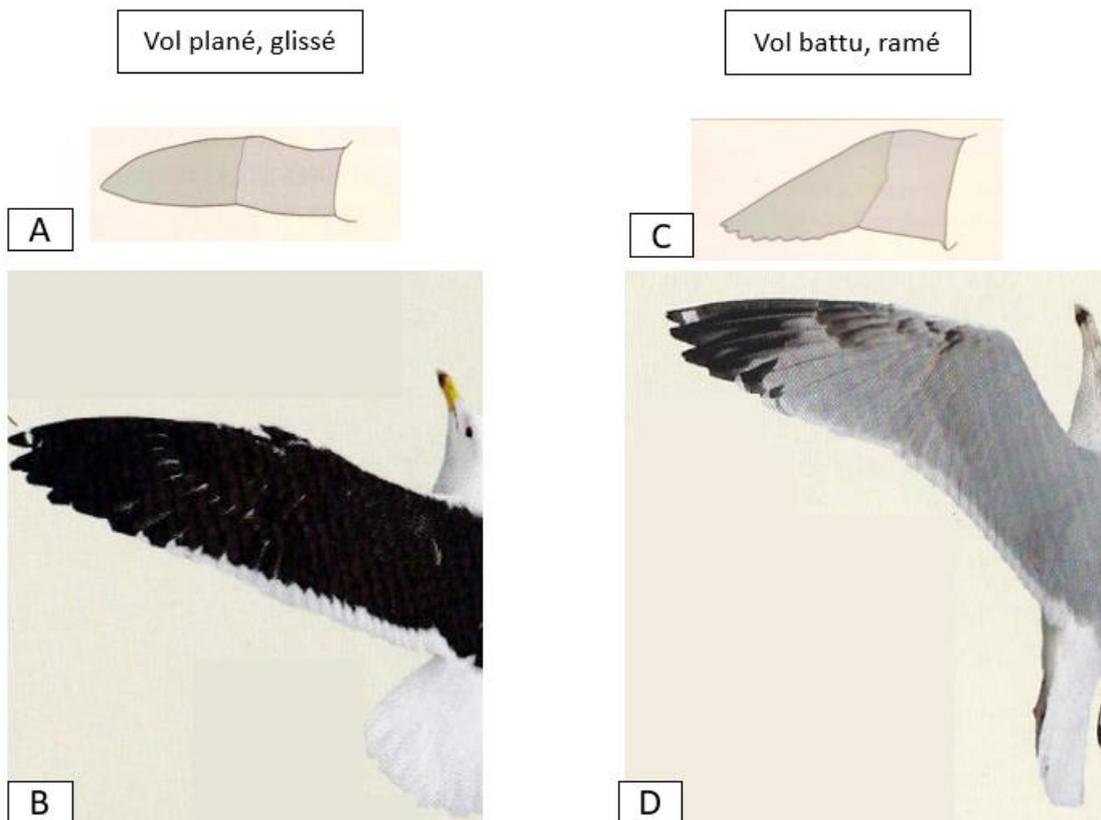
Cette cohésion n'est cependant pas permanente, ce qui constitue un élément de protection de la plume : barbules et barbules peuvent ainsi se séparer sous une pression d'air trop importante, et ainsi éviter des dommages plus conséquents. Lors du toilettage, l'oiseau va lisser les plumes, ce qui lui permet de régénérer le chevauchement de la microstructure.

c. Structure des ailes et de la queue

Il est possible de distinguer plusieurs types de vols et d'adaptation, tels que le vol plané, le vol battu, le vol à voile, par l'observation de la forme des ailes, la proportion relative des différents os qui composent le membre antérieur et la ceinture scapulaire.

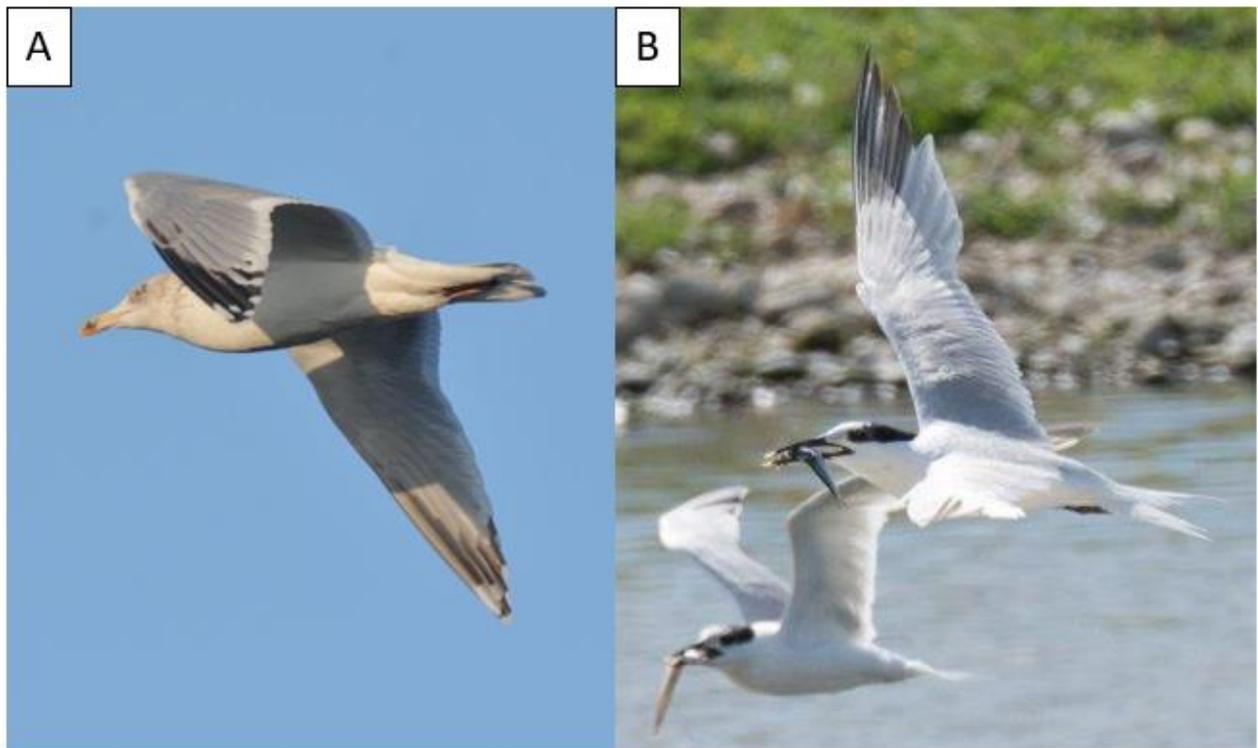
Les grands Laridés sont une illustration du vol plané ou glissé. Leurs ailes sont étroites, la main triangulaire, avec un bord en biseau et l'avant-bras long. La taille des rémiges primaires diminue rapidement vers l'extérieur de l'aile, les rémiges secondaires sont courtes. Cet agencement du plumage permet un vol à très faible altitude, par exemple au niveau de la surface de l'eau ou en circulant dans les courants d'air le long des falaises et permet une économie d'énergie. Les Laridés de plus petites tailles et les Psittacidés ont un profil d'aile correspondant à un vol battu ou ramé, permettant de voler dans toutes les conditions, notamment en l'absence de courant d'air. Ce vol peut être interrompu pour de brèves périodes où l'oiseau plane. L'avant-bras est alors plus court et large et la main triangulaire (Figure 23) (Fraigneau, 2017).

Figure 23 : illustration de deux types de profils d'ailes lors du vol plané et du vol battu. (A) et (C) (Fraigneau, 2017), (B) Goéland marin (*Larus marinus*) (D) Goéland argenté (*Larus argentatus*) (Adriaens *et al.*, 2021).



Les différentes formes de queues peuvent également présenter des adaptations au vol. Les queues courtes et plates peuvent apporter une portance supplémentaire lors du vol plané, comme chez le goéland argenté (*Larus argentatus*) (Figure 24). Les queues peuvent être plus ou moins échancrées et participer aux changements de directions. Certaines espèces présentent des queues fourchues, où les rectrices latérales sont plus longues que celles du milieu de la queue. C'est notamment le cas des Sternes. Cette adaptation leur permet de modifier la portance de l'oiseau lorsqu'ils baissent la queue et d'effectuer ainsi des virages rapides (Tubaro, 2003).

Figure 24 : exemple de différentes queues (A) d'un goéland argenté (*Larus argentatus*), courte et plate et (B) d'une sterne caugék (*Thalasseus sandvicensis*), fourchue (C. Wagner).



d. Apport des couleurs au vol

La répartition des couleurs et des motifs des plumes est en partie reliée à la fonction de vol. En effet, les surfaces de plumes sombres se réchauffent plus efficacement par radiation, comme vu précédemment. Or, une surface plus chaude modifie le rapport entre portance et trainée de l'aile et contribue à diminuer les coûts énergétiques du vol. Les Laridés par exemple ont généralement les ailes plus sombres que le reste du corps (Hassanalian, 2017) (Rogolla, 2022).

D. Communication

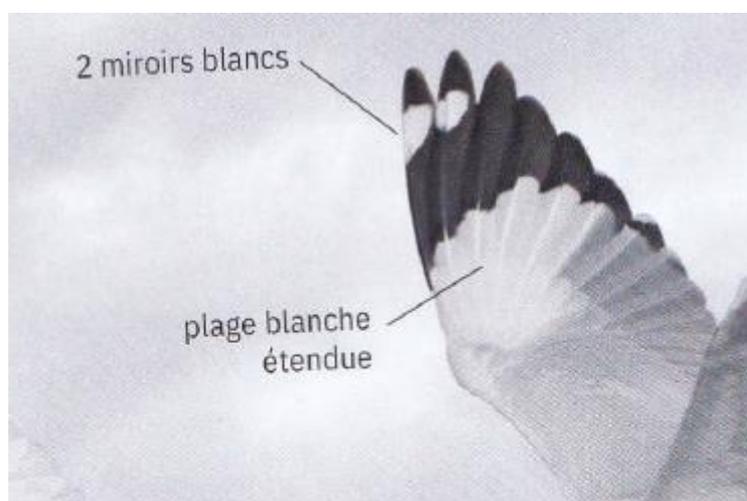
Couleur et marques éventuelles d'un oiseau lui sont très utiles pour communiquer. Elles dépendent de son espèce mais également de l'âge, du sexe, de l'alimentation, de l'usure des plumes. Tous ces éléments sont perçus et interprétés par ses conspécifiques.

a. Camouflage

La couleur répond en partie aux pressions de l'environnement. Par exemple, la majorité du plumage est blanche chez les Laridés, à l'instar du dessous des ailes, lesquelles sont noires sur le dessus avec une tâche blanche à l'extrémité, appelé « miroir » (Figure 25). Cette couleur les distingue plus facilement sur la surface de l'eau pour des oiseaux volant au-dessus d'eux. Ils sont par contre plus difficiles à détecter (ailes blanches sur fond clair) par les poissons qui constituent leurs proies potentielles.

Les contrastes de couleurs de l'aile peuvent dérouter les prédateurs et faciliter la fuite.

Figure 25 : illustration de miroirs sur une aile d'une mouette à tête brune (*Chroicocephalus brunnicephalus*) (Adriaens et al., 2021).



Pour les oiseaux très colorés, tels que les Psittacidés, une économie de pigmentation est possible, lorsque seul est coloré le dessus du vexille externe, venant recouvrir le vexille interne de la plume suivante. Le vexille interne est alors plus terne (Figure 26). Vu du dessous, c'est l'inverse qui se produit avec, un vexille interne davantage coloré, correspondant à la partie qui est visible lors du vol (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).

Figure 26 : illustration de « l'économie » de pigments sur une rémige de perruche omnicolore (*Platycercus eximius*) : le vexille interne recouvert par la plume adjacente et les plumes de couvertures sont sombres, tandis que le vexille externe et l'extrémité visible sont bleus (Fraigneau, 2017).



b. Dimorphisme sexuel

Il existe chez certaines espèces des variations liées au dimorphisme sexuel, lequel ne s'exprime généralement que chez l'adulte. La variation dans la complexité des couleurs et du dimorphisme sexuel chez les perroquets est associée à leur taille corporelle. Les espèces de plus grande taille affichent des couleurs plus vives et présentent un dimorphisme sexuel moins prononcé, tandis que les perroquets plus petits arborent des couleurs moins vives mais montrent un dimorphisme sexuel plus marqué. Les processus tels que la compétition pour les ressources, le choix mutuel des partenaires, la sélection sociale, le risque de prédation, et la paternité extra-paire sont autant de mécanismes potentiels qui ont conduit à ces différentes évolutions dans l'expression des couleurs et du dimorphisme sexuel chez les espèces de perroquets, en fonction de leur taille (Carballo *et al.*, 2020).

Les sélections de variétés d'individus mutés pour obtenir de nouvelles couleurs en captivité peuvent toutefois masquer le dimorphisme sexuel. Par exemple, chez la perruche calopsitte (*Nymphicus hollandicus*) (Figure 27), plusieurs éléments marquent le dimorphisme chez le phénotype sauvage : les plumes de la tête sont plus colorées chez le mâle que chez la femelle, laquelle présente des rayures jaunes sous les rectrices. Le dimorphisme sexuel est moins marqué chez les espèces de Laridés et se traduit principalement par des variations de taille et de couleurs du bec et des pattes.

Figure 27 : perruches calopsittes (*Nymphicus hollandicus*) femelle (A) et mâle (B) étendant les ailes sous un arrosage en volière (G.Demontrond). (A) La femelle a des couleurs moins vives sur la tête et présente des rayures jaunes sur les rectrices, tandis que (B) le mâle présente des couleurs vives de la tête et des ailes uniformes.



c. Changements de couleurs saisonniers

- *Plumage nuptial et plumage d'éclipse*

Le plumage nuptial est un ensemble de caractéristiques de couleur et de structure du plumage que les oiseaux revêtent pendant la saison de reproduction, également connue sous le nom de période nuptiale. Ces caractéristiques de plumage sont souvent plus vibrantes, colorées et distinctes que le plumage porté en dehors de la saison de reproduction, appelé plumage d'éclipse. Le plumage nuptial a plusieurs fonctions liées à la reproduction et à la compétition entre mâles pour attirer les femelles.

Kiat *et al.* (2022) ont ainsi étudié le plumage de sternes pierregarin (*Sterna hirundo*). Les oiseaux adultes et matures sexuellement présentent deux périodes de mues. Une première avant la saison de reproduction, aboutissant au plumage nuptial puis une seconde générant le plumage d'éclipse. Ces différents plumages sont détaillés dans le tableau 2.

Tableau 2 : détail du plumage nuptial et d'éclipse de sternes pierragrain, d'après Kiat et al (2022).

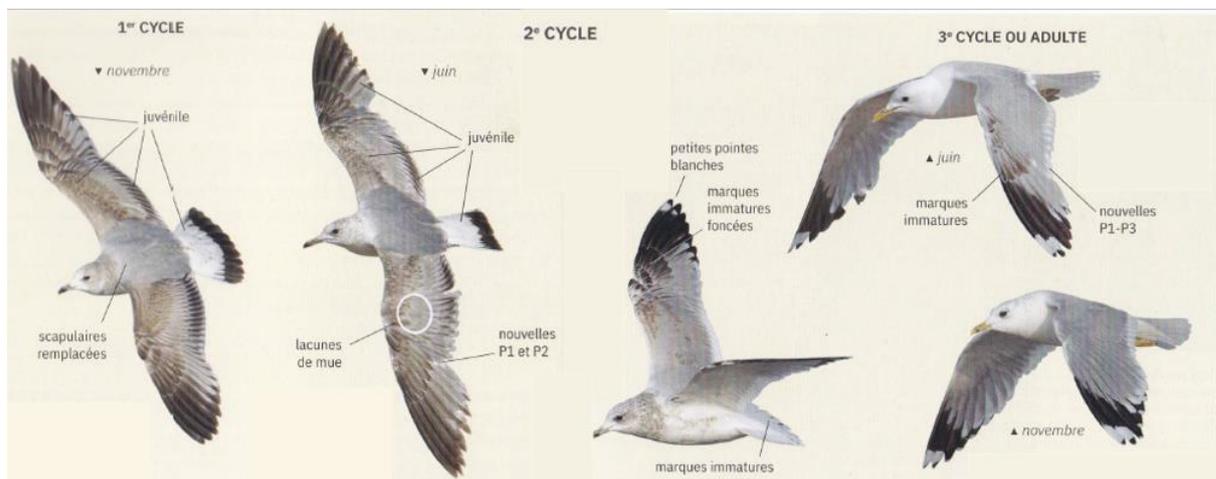
	Plumage nuptiale	Plumage d'éclipse
Calotte tête	Noire	Blanche
Croupion, couverture sus alaire	Blanche	Grise
Barre carpale	Gris clair	Gris foncé
Bec	Rouge	Noir
Patte	Rouge orangé	Rouge foncé

- *Retard de maturation du plumage*

Les jeunes individus, qui n'ont pas atteint la maturité sexuelle, présentent également des périodes de mues, tout en conservant un plumage d'éclipse. Certains individus adultes observés durant cette étude présentaient également un plumage d'éclipse pendant la période de reproduction, malgré des signes de mues récentes et un bon état général, rendant peu probable l'hypothèse d'une pathologie à l'origine de cette anomalie de mue. Les hypothèses avancées par Kiat *et al.* (2022) seraient une reproduction plus tardive de ces individus ou une anomalie hormonale influençant la pigmentation des plumes. Une année sans activité de reproduction, et donc sans développement du plumage nuptial, pourrait également être mise en place pour éviter l'épuisement de l'individu et optimiser les chances de reproduction l'année suivante.

Le retard de maturation du plumage a été étudié par Hawkins *et al.* (2012) et se définit comme l'acquisition tardive de la coloration et du motif définitifs du plumage allant jusqu'à la fin de la première période de reproduction potentielle d'un individu. Cela mène à l'obtention d'un plumage subadulte, distinct du plumage juvénile et du plumage adulte. Par exemple, les goélands, espèces longévives, présentent jusqu'à deux plumages subadultes et ne se reproduisent généralement pas les premières années alors qu'il leur serait physiologiquement possible de le faire dès l'âge d'un an (Figure 28). Si certains oiseaux se reproduisent avant d'acquérir leur plumage final lorsque les conditions sont propices, l'adoption d'un plumage subadulte est notamment observée en cas de ressources limitées. Ce plumage intermédiaire permettrait d'optimiser la réussite de la reproduction : en limitant l'agression par les congénères plus âgés, il réduit leur rivalité avec les jeunes, tant pour l'obtention de ressources que pour les opportunités de reproduction (Figure 28).

Figure 28 : évolution du plumage sur 3 ans d'un goéland cendré (*Larus canus*) (Adriaens *et al.*, 2021).



E. Renouvellement du plumage par la mue

a. Définition

La mue correspond au phénomène périodique au cours duquel les anciennes plumes tombent et sont remplacées par des nouvelles. En effet, chaque plume a une croissance limitée et finit par s'user plus ou moins rapidement. Le taux d'usure d'une plume est généralement caractérisé par la perte de résistance à l'abrasion, les fractures des barbules, la présence de parasites plumicoles. Les techniques de toilettage permettent de ralentir l'usure mais la mue finit par renouveler le plumage (Pap *et al.*, 2007). Selon les espèces, elle peut concerner une partie ou l'intégralité du plumage, se dérouler sur une période courte ou tout au long de l'année. Durant cette phase, les productions cornées et épidermales sont généralement également renouvelées (Jenni et Winkler, 2020). C'est un processus très coûteux en énergie. En effet, en période de mue, l'énergie nécessaire pour maintenir la thermoneutralité au repos est augmentée de 10 à 30 % en lien avec la taille de l'oiseau et l'intensité du renouvellement du plumage (Jenni et Winkler, 2020).

b. Déroulement

Les nouvelles plumes se développent à partir de la papille dermique ou follicule plumeux (Figure 29). Les nouvelles plumes sont protégées dans un fourreau kératinique dont l'oiseau se débarrassera en se toilettant (Figure 30). La mue est généralement progressive, en suivant une séquence précise qui lui permette de continuer à pouvoir voler, même si, chez certains oiseaux, la mue est simultanée, les clouant au sol durant cette période (André, 2007).

La mue est un processus complexe, qui ne sera pas davantage développé dans cette présentation. Il est sous le contrôle de la période de l'année, de la photopériode, de la température ambiante, de l'hygrométrie mais également de l'alimentation ou de l'âge. Un apport énergétique accru est nécessaire, ainsi qu'une supplémentation en vitamines, acides aminés et minéraux, notamment en mobilisant le calcium des os, exposant l'oiseau à un risque de fracture plus élevé.

Une mue incomplète, retardée, anormalement prolongée, doit alerter sur l'état de santé de l'animal.

Figure 29 : (A) détail d'un follicule plumeux, (B) cycle de croissance d'une plume au niveau d'un follicule plumeux (André, 2001).

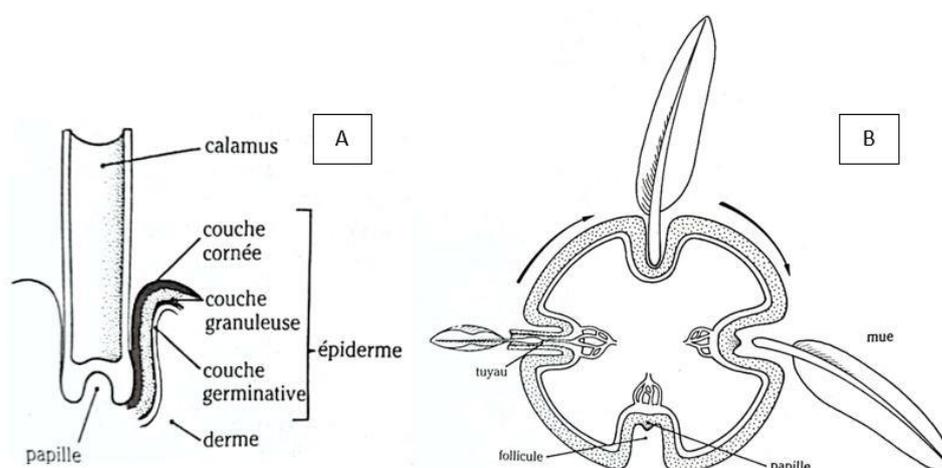
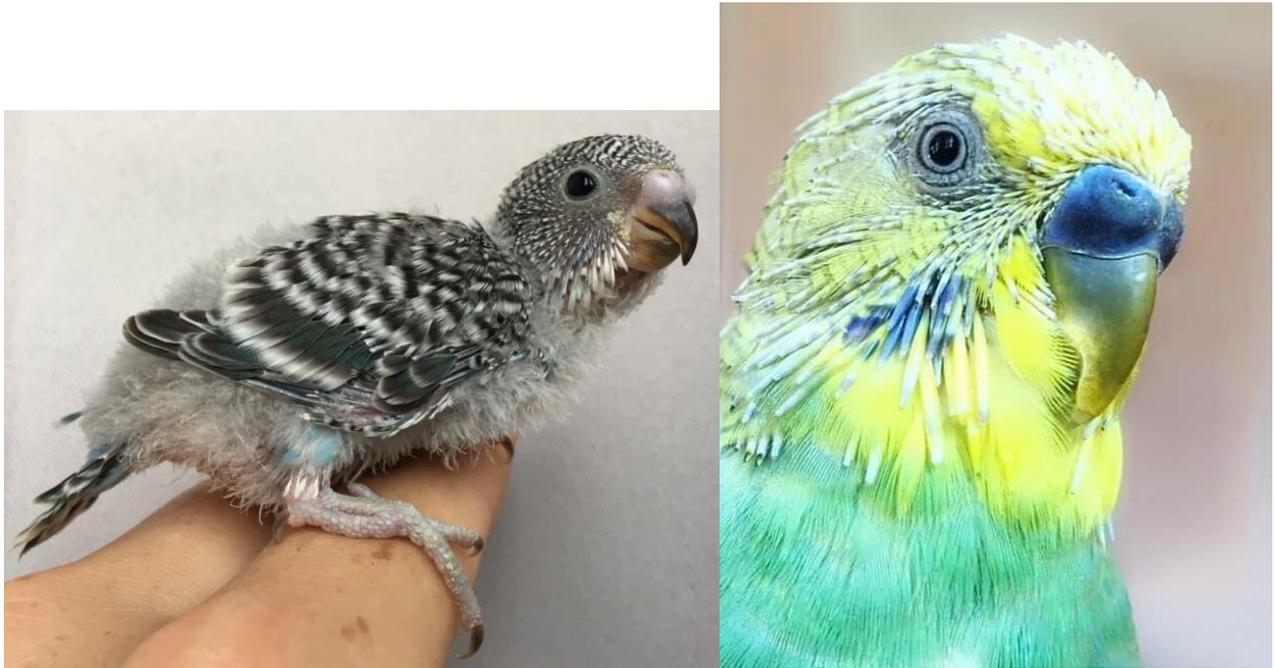


Figure 30 : fourreau de kératine protégeant les plumes lors de la repousse chez des perruches ondulées (*Melopsittacus undulatus*) (photo G. Demontrond).



c. Différentes mues

Il est possible de distinguer les mues intervenant (Lovette et Fitzpatrick, 2016b):

- entre plumages néonatal (sortie d'œuf) et juvénile : Le premier plumage est principalement composé de duvet. Certaines espèces, comme la plupart des Psittacidés naissent nus et en sont donc dépourvus. Le passage au plumage juvénile correspond à l'apparition de plumes de contour. Les Laridés au contraire naissent avec un duvet épais.
- entre plumages juvénile et adulte : Le plumage juvénile est généralement de moindre qualité car les jeunes sont souvent soumis à une forte compétition alimentaire et sont plus sensibles aux parasites comme aux aléas de l'environnement, ainsi qu'à la nécessité de développer rapidement ce plumage, coûteux en énergie. Ces plumes sont donc généralement plus légères, avec des défauts comme des perforations des vexilles ou un grand nombre de lignes de stress (Pap *et al.*, 2007). Le plumage adulte, ou d'éclipse, concerne le plumage définitif entre deux mues. C'est le plumage présent la majeure partie du temps.
- entre plumages d'éclipse et nuptial (période de reproduction) : il diffère généralement selon les sexes et est plus coloré en période de reproduction. La mue pré-nuptiale est propre à chaque espèce : chaque individu présente la même étendue de mue, indépendamment de la taille des gonades, de l'habitat ou du comportement de vol. Les espèces présentant une mue pré-nuptiale très étendue réalisent généralement une reproduction plus tardive (Tökölyi *et al.*, 2008).

d. Abrasion des plumes

Pendant la période de reproduction, de nombreux oiseaux développent un plumage nuptial coloré, d'autant plus essentiel pour les espèces polygames où la concurrence pour est intense. La mue est généralement le principal mécanisme de changement de couleur, mais il est possible d'observer une usure des extrémités des plumes d'éclipse, notamment chez les Passereaux. Il consiste en la présence de plumes supplémentaires qui dissimulent des ornements particuliers qui peuvent être révélés en écartant les plumes ou exposés durant la période de reproduction par l'abrasion des plumes qui les dissimulaient. Les oiseaux peuvent moduler l'usure de leurs plumes par des bains et du toilettage, ce qui leur permet d'ajuster l'expression de leurs couleurs en fonction des besoins de signalisation dans leur environnement social (Tökölyi *et al.*, 2008).

Ce processus est plus économe en énergie et en temps, ce qui peut réduire la nécessité d'une mue complète, surtout chez les oiseaux de petite taille, comme les Passereaux. Il diminue également le risque de prédation dans les zones d'hivernage découvertes où ils arborent un plumage d'éclipse moins visible tout en disposant de certains ornements dissimulés par les extrémités discrètes des plumes, en particulier chez les espèces qui se déplacent en groupe et communiquent intensément entre conspécifiques (Hansen et Rohwer, 1986).

Deuxième partie : altération des fonctions du plumage

Le plumage joue un rôle de première ligne dans la protection de l'animal vis-à-vis des conditions extérieures. Cette fonction essentielle peut être mise à mal par différents facteurs internes comme externes. Après avoir présenté l'organisation d'un plumage en bon état et fonctionnel, nous allons à présent dresser un tableau des principales causes d'altération de celui-ci. Chez les Psittacidés de compagnie, ces troubles peuvent constituer jusqu'à 20 % des consultations (André, 2001).

Les principaux symptômes d'une atteinte du plumage vont être une chute anormale de plumes ou des irrégularités du plumage, comme des plumes ébouriffées, des anomalies de texture, de brillance, de pigmentation (hypochromie, hyperchromie).

L'oiseau peut également présenter un phénomène de picage sous l'effet de causes environnementales, médicales ou comportementales. Le picage correspond à l'activité d'un animal s'arrachant les plumes, pouvant affecter l'intégralité du plumage, à l'exception des plumes de la tête, inaccessibles.

1. Anomalies non infectieuses des plumes

A. Anomalies structurelles des plumes

a. Effet du stress durant la mue

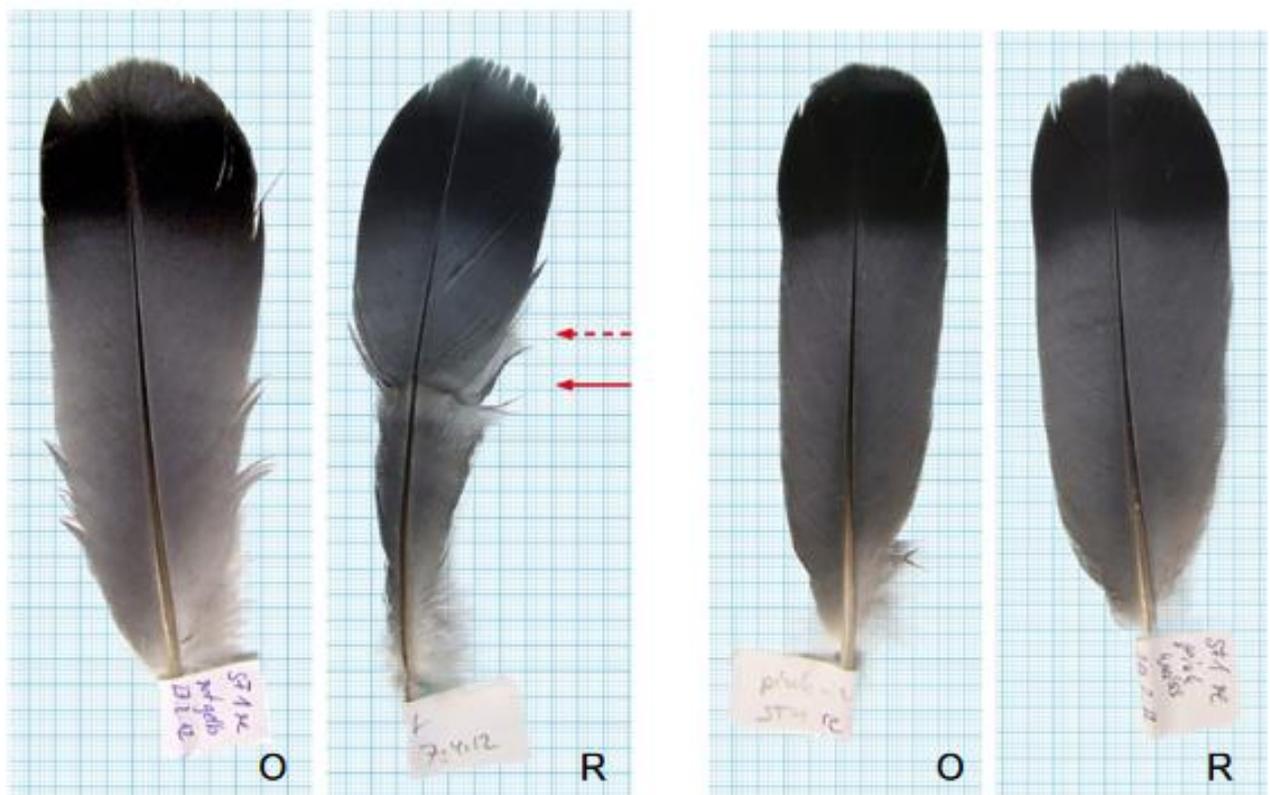
Harms *et al.* (2014) ont analysé les niveaux de corticostérone dans les plumes en lien avec la survie des individus, leur condition corporelle et de leur succès reproducteur, sur 242 femelles d'eider commune du Nord (*Somateria mollissima borealis*) durant 5 ans. La région d'étude située à l'est du Canada, était régulièrement exposée à des épidémies de choléra aviaire (*Pasteurella multocida*). La corticostérone est la principale hormone glucocorticoïde sécrétée par l'axe hypothalamo-pituitaire adrénale en réponse à un stress. Elle s'accumule dans les plumes durant leur croissance et son taux est positivement corrélé au taux de corticostérone circulant (Lattin *et al.*, 2011). Le dosage de cette hormone permet donc de quantifier l'état de stress de l'animal, notamment son état physiologique, durant la croissance des plumes. Chez cette espèce, il n'y a qu'une seule période de mue survenant après la période de reproduction. L'étude montre que les niveaux de corticostérone et donc des événements stressants durant la mue sont corrélés négativement à la survie des individus ainsi qu'à leur succès reproducteur.

DesRochers *et al.* (2008) ont étudié l'effet de la corticostérone endogène et exogène sur la qualité des plumes. La forme exogène était générée par des implants et conduisait à des concentrations importantes de corticostérone circulante. Il en résultait des rectrices plus légères, avec une distance inter-barbes réduites et une quantité de barbules augmentées. Les rectrices et les rémiges primaires présentaient une cohésion des barbules entre elles réduites. La production de corticostérone endogène était induite de manière aiguë ou chronique par une restriction alimentaire. L'exposition aux restrictions alimentaires a entraîné des plumes plus courtes, plus légères avec un seuil de fracture plus bas.

Les plumes plus légères sont davantage sujettes à l'abrasion et limitent la capacité de vol en lien avec une altération de la portance et de la manœuvrabilité. La moindre cohésion des barbules peut aussi mettre en danger l'isolation thermique des oiseaux.

Jenni-Eirmann *et al.* (2015) ont étudié l'effet de la corticostérone exogène sur la croissance des plumes chez le pigeon biset (*Columba livia*) en leur posant des implants au moment de la repousse de rectrices enlevées mécaniquement. L'étude montre un ralentissement de près de 50 % du taux de croissance des plumes chez les oiseaux traités sans toutefois affecter leur taille finale par rapport aux témoins. Il faut cependant noter que les plumes des premiers présentaient des structures anormales et des anomalies de couleur (Figure 31).

Figure 31 : influence de l'ajout de corticostérone sur la repousse (plume R) de plume de pigeons bisets (*Columba livia*) comparé à la plume originale (O), sur la queue. L'individu de droite n'ayant pas reçu de corticostérone, les plumes repoussent à l'identique. Cependant, la plume de gauche montre un changement de la structure et de la couleur après repousse suite à l'injection de corticostérone (flèche rouge entière). La flèche rouge en pointillée indique l'injection de corticostérone (Jenni-Eiermann *et al.*, 2015).



b. Lignes de stress

Il est possible de visualiser des lignes de stress, correspondant à la présence de lignes transversales sur la structure de la plume, révélant une interruption ou une perturbation intervenue durant sa formation au niveau du follicule (Jovani et Rohwer, 2016). Ces barres de stress peuvent être peu marquées, modérées ou importantes. Dans les cas les moins sévères, on ne distingue qu'une fine ligne à peine détectable. Lorsqu'elles sont modérées, un manque de dépôt de kératine génère une ligne transparente, des déformations du rachis et parfois un manque de quelques barbules. Enfin, quand elles sont importantes, les barbes, souvent plus fragiles, sont dépourvues de barbules sur plusieurs millimètres (Figure 32). Il peut parfois en résulter une perte de l'intégrité du vexille. Le rachis, également fragilisé peut parfois se fracturer.

Figure 32 : lignes de stress sévères sur les rectrices d'un ara rouge (*Ara macao*) (Dr S. Hoppes, consulté sur le site Merck manual 2023).



La prédisposition à la formation de ces lignes ainsi que le type de plume atteint pourraient être héréditaires, mais dépendent des espèces. L'origine de ces lignes et le mécanisme de leur formation ne sont pas encore tout à fait compris. La malnutrition représente une hypothèse majeure de la présence de lignes de stress, en dépit du fait que des études de restriction alimentaire n'aient pas réussi à en produire. L'âge est un facteur important, les jeunes individus présentant davantage de lignes de stress que les adultes. Leur présence accrue chez les premiers était par ailleurs négativement corrélée à leur survie. (Jovani et Rohwer, 2016). Enfin, une forte charge infectieuse et parasitaire peut être à l'origine de l'augmentation de lignes de stress. L'étude de Romano *et al.* (2011) simule la charge parasitaire par l'administration de lipopolysaccharide bactérien à des individus. Les individus témoins présentaient le double de lignes de stress par rapport au groupe témoin. La corticostérone pourrait être impliquée dans la formation des lignes de stress, mais d'autres études sont nécessaires pour préciser son effet. La qualité de l'habitat et la pression de prédation pourraient jouer également un rôle dans leur genèse (Jovani et Rohwer, 2016).

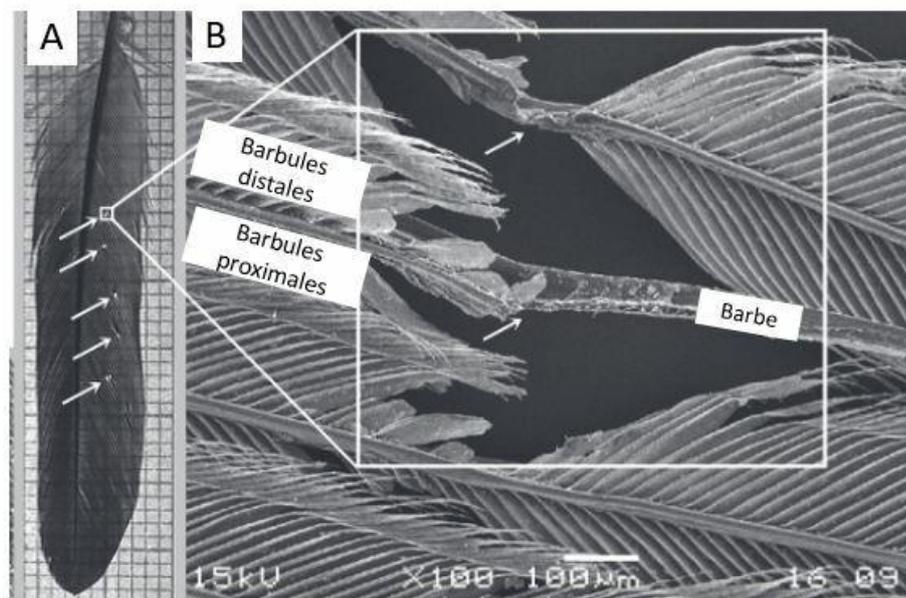
En fragilisant les plumes, l'impact de ces lignes peut être assez important. Ainsi, chaque ligne de stress sur une rectrice de mésange boréale (*Poecile montana*) et de mésange huppée (*Lophophanes cristatus*) pourrait être responsable d'une réduction de la survie des individus allant jusqu'à 5 % (Eggers et Low, 2014). Jovani et Rohwer (2016) ont replacé l'existence de ces lignes dans l'histoire évolutive et émis des hypothèses sur la conservation de ces défauts malgré la fragilisation des plumes. Leur présence pourrait ainsi favoriser la possibilité de fracture de ces plumes en cas d'attaque par un prédateur, permettant à l'oiseau attrapé de s'échapper. Bonser (1995) a relevé que les lignes de stress apparaissaient plutôt sur les plumes les moins utiles durant le vol ou les plus faciles à remplacer.

c. Trous des plumes

- *Origine des trous dans les plumes*

Les trous de plumes sont de petites perforations principalement observées sur les rémiges et rectrices, où les barbules sont absentes (Figure 33) (Vágási, 2014). Leur origine est néanmoins encore peu étudiée. La principale hypothèse est la présence de poux broyeurs (Phthiraptères). Plusieurs arguments sont en faveur de cette théorie, comme la corrélation positive entre leur abondance et le nombre de trous. Ces derniers sont préférentiellement situés sur les zones de couleur blanche, moins riches en mélanines et donc moins résistantes. Toutefois, ces ectoparasites semblent davantage privilégier les parties les plus tendres comme les filaments des parties plumulacéennes des plumes de duvet. La formation des trous serait donc multifactorielle impliquant également des bactéries dégradant la kératine, des micro-fractures de la plume survenues au cours de son développement ou après. Une dégradation de la condition physique de l'oiseau et un moins bon entretien du plumage peuvent aussi être en cause.

Figure 33 : trous de plumes d'une hirondelle de fenêtre (*Delichon urbica*) au microscope à balayage électronique. Les flèches blanches pointent les trous, parfois positionnées en regard d'une barre de stress (A). L'illustration (B) permet d'observer les barbules sans barbules tordues et présentant des signes de micro fractures (Vágási, 2014).



- *Impact sur les plumes*

Barbosa (2002) a étudié l'effet des poux de plumes (*Myrsidea rustica*) sur le vol des hirondelles rustiques (*Hirundo rustica*). Ces parasites induisent des perforations de 0,5 à 1 millimètres. Aucune variation de la fréquence de battement d'aile ou de comportement de vol de fuite n'a été constatée chez les oiseaux concernés alors que ceux-ci consacrent une partie plus importante de leur vol à battre des ailes.

Les mâles d'hirondelles rustiques avec une forte charge parasitaire et de nombreux trous présentent généralement une queue raccourcie et un moins bon succès reproducteur. Il pourrait en résulter une asymétrie des plumes de queue contribuant à des anomalies de vol (Pap et al., 2005).

La répartition des perforations des plumes permet d'étudier les préférences des poux. Chez les jeunes hirondelles, les perforations sont réparties de manière uniforme tandis qu'après la mue juvénile, le nombre de perforation diminue et elles sont principalement localisées sur les plumes tous juste muées. Cela permet de déduire que les poux se nourrissent principalement des jeunes plumes. Les premières plumes juvéniles soumises à la mue sont les rémiges et les rectrices, qui sont alors généralement les plus atteintes (Pap et al., 2007).

B. Anomalie de couleur

La coloration du plumage assure de nombreuses fonctions, comme la communication entre individus, lors des parades nuptiales, pour attirer les femelles par exemples. Au moment de la reproduction, il peut permettre au contraire de réduire le risque de prédation par le camouflage des femelles notamment ou potentialiser les actions de chasse sans se faire repérer par les proies. Des anomalies de couleurs peuvent donc avoir des conséquences très fortes sur la survie et la reproduction des individus. Elles concernent généralement les mélanines et peuvent consister en une absence de pigments, une diminution de leur concentration, des changements de teintes depuis le rouge vers l'orange ou le jaune principalement ou des modifications de leur répartition. Les pigments caroténoïdes peuvent être affectés par des carences alimentaires mais également sous l'effet de certaines mutations.

a. Lignes pâles

Les lignes pâles sont des anomalies de couleur de quelques millimètres à quelques centimètres. Elles sont à distinguer des barres de stress car elles ne comportent pas de défaut de structure mais uniquement des anomalies de couleurs. Ces lignes peuvent être produites suite à une carence en amino-acides sulfuré dans l'alimentation (Murphy et al., 1988). L'étude de Jenni-Eiermann et al (2015) déjà mentionnée plus haut, relève la présence de ces lignes suite à un phénomène de stress, induit dans l'étude par des implants de corticostérone.

b. Défaut de synthèse de la mélanine

- *Albinisme*

L'albinisme est un phénomène qui se caractérise par l'absence totale de pigmentation : les plumes sont alors entièrement blanches, le bec, les yeux et la peau de l'oiseau sont complètement dépigmentés. Les yeux apparaissent alors rouges par transparence en lien avec les vaisseaux sanguins tapissant le fond d'œil (Figure 34). L'albinisme est principalement dû à des mutations qui affectent les gènes responsables de la production de pigments, suite à l'absence de l'enzyme tyrosinase. Celle-ci, présente habituellement en grande quantité dans les mélanocytes, permet de convertir la tyrosine en mélanine. Son absence conduit donc à une absence d'eumélanine et de phéomélanine. Chez les Laridés, des individus albinos ont été observés chez 10 espèces différentes et représentaient 1,8 % de la totalité des 1847 oiseaux albinos recensés en Amérique du Nord entre 1880 et 1980 (Gross, 1965).

Les albinos ne survivent généralement pas jusqu'à l'âge adulte car leur couleur permet un repérage facilité par leurs prédateurs. De plus, l'absence de mélanine intra-oculaire les rend sensibles à la lumière et réduit leur champ de vision, les exposant davantage aux accidents, un rendement moins élevé dans la prospection de leur nourriture d'où un plus faible taux de survie (van Grouw, 2021).

Figure 34 : inséparable rosegorge (*Agapornis roseicollis*) albinos, présentant un plumage blanc, un bec et des pattes roses et les yeux rouges. (The Encyclopedia of Agapornis, 2007).



- *Défaut de la synthèse de mélanine*

Plusieurs mutations découlent d'un dysfonctionnement de la synthèse de la mélanine en raison d'une oxydation incomplète des pigments, malgré la présence de granules pigmentaires (selon van Grouw, 2018). Deux de ces mutations sont particulièrement importantes.

La première mutation est liée à la réduction de l'activité de la tyrosinase permettant l'oxydation de l'eumélanine. Les pigments noirs deviennent brun foncé, et les pigments bruns deviennent brun clair d'où le nom de mutation « brune ». La phéomélanine n'est pas affectée. Cette mutation est la plus courante des anomalies génétiques. De plus, l'eumélanine non oxydée s'avère alors plus sensible à la photolyse et les individus deviennent rapidement blancs.

La deuxième mutation ou « Ino » consiste en une mutation du gène SLC45A2 codant des protéines de régulation de la synthèse de la mélanine. Les deux types de mélanine sont alors affectés avec différents degrés de sévérité. Chez certains individus, la mélanine n'est presque pas produite et les individus sont très clairs, tandis que chez d'autres, l'éclaircissement étant ténu, ils peuvent être confondus avec des individus atteints de la mutation brune. Même si ces mutations affectent également les yeux et la peau, la vision de ces individus reste meilleure que celle des albinos. En effet, les albinos ne produisent pas du tout de mélanine tandis que les individus Ino ont un niveau de mélanine minimal mais suffisant pour permettre la vision. Par conséquent, un individu adulte présentant un plumage blanc et des yeux rougeâtres est probablement Ino plutôt qu'albinos (van Grouw, 2021). Chez les Psittacidés, les couleurs produites par les autres pigments que la mélanine, comme le jaune et le rouge, persistent (Figure 35).

Figure 35 : individu perruche à collier (*Psittacula krameri*) non muté à gauche et à droite avec la mutation Ino (Roy *et al.*, 2023).



c. Défaut du type de mélanine produite

Le mélanisme est un phénomène génétique de coloration sombre ou noire dû à une augmentation de la pigmentation mélanique ou une modification de leur répartition (Figure 36). Les yeux, pattes et becs sont généralement de couleur normale. Cette mutation étant héréditaire et dominante, la prévalence de mélanisme dans une population peut augmenter si un plumage noir apporte un avantage sélectif par exemple par un meilleur camouflage (van Grouw, 2021).

Figure 36 : mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*) mélanistique (T. Fournet, 2020).



d. Défaut de dépôt de la mélanine

La dilution est un phénomène génétique qui peut être plus ou moins prononcé. Le nombre de granules de mélanine est plus ou moins réduit, les couleurs sont donc d'intensité moindre, comme éclaircies. La dilution peut affecter uniquement l'eumélanine et les plumes apparaissent alors grises au lieu de noires ou brune selon la proportion de caroténoïdes, ou bien affecter eumélanine et phaeomélanine, aboutissant à des plumes plus claires (van Grouw, 2021).

e. Défaut du développement des mélanocytes

Deux types de mutations sont responsables d'anomalies du développement de mélanocytes : celles générant l'absence de mélanocytes sur certaines régions du corps de l'oiseau et celles à l'origine d'une disparition ou d'une altération de l'activité des mélanocytes (van Grouw, 2021).

- ***Leucisme***

Le leucisme est un phénomène génétique qui affecte la migration des mélanoblastes de la peau lors du développement embryonnaire, le résultat étant un manque de pigmentation survenant dans certaines parties du corps de manière symétrique. Les plumes issues des follicules pileux de ces zones ne contiennent pas de mélanocytes et donc pas de mélanine. Contrairement à l'albinisme, où il y a une absence totale de pigmentation, le leucisme se caractérise par une perte partielle de la couleur normale. Les oiseaux leucistiques présentent des plumes qui sont généralement blanches, gris pâles ou partiellement décolorées. Contrairement aux oiseaux albinos, les oiseaux leucistiques ont généralement les yeux, le bec et les pattes de couleur normale (Figure 37). Cependant, les zones affectées peuvent varier en taille et en étendue (van Grouw, 2021).

Figure 37 : leucisme chez goéland argenté (*Larus argentatus*) présentant un plumage blanc, des yeux, le bec et les pattes de couleurs normales (G. Bentz, 2006).



- *Grisonnement progressif*

Le grisonnement progressif est un phénomène selon lequel les couleurs des plumes perdent en vivacité ou éclat au fur et à mesure du vieillissement, et deviennent plus ternes ou s'éclaircissent. Ce grisonnement est lié à une diminution de l'activité de l'enzyme tyrosinase ou par une perte de mélanocytes, suite à l'âge ou à des facteurs environnementaux. Ainsi, l'oiseau peut d'abord présenter des plumes blanches semblant distribuées aléatoirement sur son plumage puis leur proportion peut augmenter. Une fois la plume devenue blanche, les plumes successives qui la remplaceront lors des mues suivantes seront également blanches (van Grouw, 2021).

2. Pathologie infectieuse

A. Virus

Deux maladies contagieuses sont majoritairement prévalentes dans les élevages de Psittacidés et sont à l'origine de troubles du plumage, la maladie du bec et des plumes et la polyomavirose.

La transmission de ces deux virus est favorisée par des conditions d'élevages génératrices de poussières ou par la présence d'individus porteurs sains non testés. D'autres affections virales telles que la maladie de dilatation du proventricule peuvent mener à un comportement de picage, suite aux troubles neurologiques induits, mais ne sont pas à l'origine d'une atteinte spécifique du plumage.

Les maladies virales sur les Laridés sont différentes et ne causent généralement pas d'atteinte spécifique du plumage, c'est pourquoi elles ne seront pas évoquées ici.

a. *Maladie du bec et des plumes*

La PBFD, Psittacine Beak and Feather Disease (maladie du bec et des plumes) est due à un circovirus. Ce dernier a un tropisme épithélial ciblant notamment les plumes (follicules plumeux) et le bec. Il empêche la production de kératine, protéine structurale essentielle à la formation des plumes, du bec et des écailles des pattes. L'expression des signes cliniques est notamment marquée lors de la mue. Les plumes vont tomber spontanément en plus grand nombre qu'attendu. La formation de plumes malformées peut provoquer une gêne et induire un comportement de picage. Les premières plumes atteintes sont les tectrices et le duvet, puis les rectrices et enfin les rémiges. La perte de plume évolue de manière symétrique (André, 2001).

Les espèces sensibles sont notamment les gris du Gabon (*Psittacus erithacus*), les Cacatoès et plutôt les jeunes perroquets. La transmission se fait par inhalation de poudre de plumes contaminées, par les fientes ou par les œufs. L'incubation peut durer de 2 à 3 semaines à plus de 2 ans. La présentation de cette maladie peut être suraiguë et induire une mort subite en moins d'une semaine. La forme aiguë, évoluant sur moins d'un an est une forme immunosuppressive, entraînant quelques plumes dystrophiques mais principalement une myélo-suppression. Cette dernière va affaiblir l'oiseau et le rendre particulièrement vulnérable aux surinfections bactériennes ou fongiques au niveau du plumage. Enfin, la forme chronique est exclusivement tégumentaire, conduisant à une hyperkératose puis une nécrose de l'épiderme du follicule plumeux précédant une atteinte du bec et des ongles. Un des symptômes précurseurs est un plumage de couleur inhabituelle, brillant, résultant de l'absence de poudre de plumes utilisée habituellement pour le lissage des plumes (Koski, 2002).

b. *Polyomavirose*

Le polyomavirus affecte également les Psittacidés. La contamination intervient, comme pour le PBFD, par transmission aérogène du virus dont le support matériel peut être de la fiente ou de la poussière de plumes. Une transmission verticale, du parent vers le petit, est également possible. C'est une maladie du jeune, souvent déclarée au sevrage.

De nombreux Psittacidés sont sensibles mais la maladie s'exprime différemment selon les espèces. Chez la plupart d'entre elles, l'atteinte des oisillons consiste en une baisse de croissance, une malformation des plumes puis, une fois adulte, la forme asymptomatique va dominer et les oiseaux atteints deviennent alors des porteurs sains.

Chez les perruches ondulées (*Melopsittacus undulatus*) plus particulièrement, c'est une maladie entraînant une mort subite ou une guérison accompagnée d'une mue « française » ou un oiseau dit « Runner » (Figure 38). Ce phénomène consiste en une absence de développement des rémiges primaires et secondaires : l'oiseau ne peut pas voler et se déplace en courant (Koski, 2002).

Figure 38 : perruche ondulée (*Melopsittacus undulatus*) atteinte du polyomavirus (G. Demontrond).



B. Ectoparasites

La présence d'ectoparasites n'est problématique que lorsqu'elle est excessive, c'est-à-dire quand la charge parasitaire est suffisamment importante pour entraîner des défauts de plumages et réduire la survie de l'oiseau. Certains parasites sont à l'origine de prurit, conduisant l'oiseau à augmenter la fréquence de toilette et entraînant une perte de plumes.

Les oiseaux marins sont particulièrement exposés aux parasites suite à leurs déplacements annuels lors des migrations. Boulinier (1996) a ainsi étudié les dynamiques de populations de mouettes tridactyles (*Rissa tridactyla*) en présence de tiques dures (*Ixodes uriae*). Lorsque l'habitat est particulièrement infesté, le succès de reproduction est plus faible. La fidélité au site de reproduction les années suivantes diminue en relation avec le niveau de la prévalence et impacte en conséquence le comportement de ces oiseaux coloniaux, pouvant mettre en danger la colonie elle-même.

De plus, les effets des parasites sont nombreux sur la survie individuelle des individus. Leur présence en trop grand nombre réduit notamment la masse corporelle (Clayton *et al.*, 1999). Les différents rôles des plumes peuvent être ainsi affectés, comme la capacité de voler (Barbosa et Merino, 2002) ou d'assurer la thermorégulation de l'oiseau (Booth *et al.*, 1993).

a. Acariens

- *Tiques*

Les tiques sont des acariens hématophages, du sous ordre Ixodida chez les oiseaux et comprennent environ 900 espèces. Elles peuvent être dures (Ixodidae) ou molles (Argasidae). Les tiques dures se nourrissent d'un seul long repas sanguin à chacun de leurs trois stades de vie (larve, nymphe, adulte), tandis que les tiques molles effectuent plusieurs repas sanguins de plus courte durée aux stades nymphal et adulte (Khan *et al.*, 2019).

L'impact direct des tiques sur les oiseaux est difficile à évaluer mais serait d'autant plus important que les populations hôtes ont déjà des difficultés à s'alimenter et pourrait participer à la mortalité juvénile et à l'abandon d'un site de reproduction (Boulinier et Danchin, 1996). Les tiques peuvent transmettre une grande variété d'agents pathogènes, comme des virus, des protozoaires, des helminthes ou des bactéries telle que *Borrelia burgoderferi*. Les oiseaux pourraient alors servir de réservoir et contribueraient à la propagation de la maladie de Lyme (Anderson *et al.*, 1986).

- *Autres acariens*

Les acariens des sous ordres Epidermoptidés, notamment du genre *Myialges* et Sarcoptidés, notamment du genre *Cnemidocoptes* sont particulièrement impliqués dans les infestations cutanées de la peau, des plumes ou du bec. Ils génèrent du prurit mais peuvent également fragiliser les plumes. Ces acariens peuvent être hématophages mais également s'alimenter de débris de plumes, de la pulpe des plumes ou bien de la cire uropygienne (Proctor, 2003).

Leur niche sur l'hôte peut être très localisée : *Microspalax brevipes* et *Zachvatkinia ovata* se retrouvent tous deux ainsi sur les rémiges mais se répartissent entre espèces sur des plumes différentes. (Stefan *et al.*, 2015).

La gale déplumante, causée par *Cnemidocoptes laevis*, est contagieuse et transmise par contact direct. Les acariens sont localisés dans les manchons des plumes et ingèrent des débris de kératine. Les symptômes débutent initialement en région caudale (queue) puis remontent vers le cou. Cette gale prurigineuse conduit à un picage important et la chute des plumes, à l'exception des rectrices et rémiges. La gale du bec et des pattes, causée par *Cnemidocoptes pilae*, est similaire à la gale déplumante, bien que moins prurigineuse. Elle débute au niveau des pattes puis remonte vers la tête.

La pseudo-gale est prurigineuse et liée à la présence de *Megninia cubitalis*. La perte de plumes, en taches, est localisée sur la face et le cou.

Dermanyssus ou faux pou rouge, est un acarien blanc à jaune mesurant moins d'un centimètre. Hématophage, il se colore en rouge après un repas. Nocturne, il se dissimule en journée dans l'environnement. Il provoque un prurit marqué, ainsi qu'une anémie pouvant être mortelle. Il peut de plus servir de vecteur pour d'autres parasites, comme la coccidie *Lankesterella* sp., ou *Plasmodium* sp. (André, 2001).

Les acariens du genre *Myialges* sont également responsable d'une dermatite prurigineuse avec perte de plumes sur la tête pouvant s'étendre au reste du corps. En cas de chronicité, des kystes plumeux se forment et l'oiseau présente un picage important pouvant aller jusqu'à l'automutilation.

Cependant si ces exemples illustrent des acaroses pouvant être néfastes pour le plumage des oiseaux, certains acariens se nourrissent de la cire uropygienne sans causer de dommages à la structure de la plume. Leur présence pourrait même contribuer à l'entretien des plumes et à une masse corporelle supérieure (Blanco et Frías 2001).

b. Entomose

- *Phthiriose*

Les poux (Phthiraptera) peuvent être suceurs (sous-ordre des Anoplura) ou broyeurs (sous-ordre des Mallophaga). Plus de 3000 espèces sont décrites, et présentes chez presque tous les oiseaux.

Ces parasites sont spécifiques de l'hôte et réalisent généralement tout leur cycle sur l'oiseau. Les adultes se fixent sur la peau et aux plumes, les œufs et lentes à la base ou le long des rachis des plumes. Leur cycle peut être assez court, avec une éclosion survenant au bout de 3 à 10 jours puis une mue des nymphes en 3 à 12 jours.

Ils sont contagieux par transmission verticale, du parent vers sa progéniture, ou horizontale, entre adultes. Les poux se nourrissent de kératine et de sang majoritairement. Ils peuvent donc soit s'alimenter directement de la poudre de kératine abimée mais ils peuvent également être actifs, en mordant la peau, les plumes émergentes et les barbules plumulacéennes. Ils endommagent ainsi leur structure générale, menant à une rupture d'isolation thermique notamment. Booth *et al.* (1993) ont montré que des pigeons bisets (*Columba livia*) fortement parasités par des poux (*Ischnocera*) présentaient une masse de plumage réduite, en lien avec une conductance de celui-ci plus élevée, résultant en une thermolyse accrue. Les individus concernés voient ainsi leur taux métabolique basal augmenter de 8,5 % par rapport aux témoins.

Les individus très parasités sont fragilisés, ce qui peut induire un moindre toilettage pour économiser de l'énergie, augmentant encore le développement des parasites.

Les facteurs favorisant la présence de poux sont variés. La charge parasitaire peut être corrélée positivement avec la densité de la population d'oiseaux et de leurs nids, et donc de la disponibilité globale en hôtes (Rivera-Parra *et al.*, 2014). Un environnement très humide ou très sec influence l'hygrométrie de la couche d'air en contact direct avec la peau, ce qui peut affecter le niveau de parasitisme, les poux préférant les milieux humides (Moyer *et al.*, 2002).

- *Pulicose*

Les puces, de l'ordre des Siphonatéres sont des insectes hématophages d'environ 3 millimètres sans réelle spécificité d'hôte mais avec des préférences cependant. Les œufs, larves et nymphes de la plupart des puces vivent sur l'hôte mais peuvent également tomber dans l'environnement. Les adultes, par contre, se nourrissent obligatoirement de sang et doivent évoluer sur l'hôte. La présence de ces parasites dépend grandement des conditions de l'environnement (Khan *et al.*, 2019).

Les puces des oiseaux marins peuvent appartenir aux genres *Ceratophyllus*, *Parapsyllus*, *Mioctenopsylla* et *Xenopsylla*. Leurs effets directs peuvent se manifester sous la forme d'irritation et de prurit, induire une perte d'énergie par spoliation de sang mais également ralentir la fabrication de nids. La durée d'incubation des oeufs peut être également rallongée (Kristjánsson *et al.*, 2016). Les puces peuvent également être à l'origine d'effets indirects, en servant de vecteurs à certaines bactéries, virus et endoparasites. Par exemple, un des vecteurs des Avipoxvirus responsables de la variole aviaire (avipoxvirus) pourrait être la puce *Parapsyllus longicornis* (Kane *et al.*, 2012).

- *Mouches*

Les mouches parasites des oiseaux sont principalement les hippoboscidés (diptères), dont deux sous familles, les Ornithomyiinae et les Hippoboscinae, comprennent des parasites spécifiques des oiseaux. Ce sont des parasites très mobiles dans le plumage. Un plumage gras et l'humidité favorise leur présence. Leur impact sur les oiseaux est principalement lié à la transmission de microparasites comme les hémospodidies (Khan *et al.*, 2019).

- *Moustiques*

Les moustiques pouvant affecter les oiseaux appartiennent à 3500 espèces différentes de 7 genres (*Aedes*, *Anopheles*, *Culex*, *Mansonia*, *Haemagogus*, *Psorophora* et *Sabethes*). Leurs œufs, larves et nymphes évoluent dans l'eau mais les adultes piquent les hôtes pour s'alimenter en sang. Ils peuvent alors transmettre de nombreux agents infectieux. Durant les périodes où les moustiques sont présents en forte quantité, notamment lors de fortes températures, la prédation sur les goélands est augmentée, provoquant potentiellement une forte mortalité *in ovo* (Gaston *et al.*, 2002).

C. Mycose

Les champignons peuvent décompenser de nombreux matériaux, dont la kératine et la cellulose. De nombreuses espèces sont présentes sur les oiseaux, leur répartition sur le corps étant propre à chaque champignon, en lien avec le gradient de température. Les espèces kératinophiles sont davantage retrouvées sur les plumes extérieures, de contours, où la température avoisine les 25 °C, car elles sont inhibées par les températures avoisinant 40 °C au contact de la peau. Les atteintes de la peau d'origine fongique sont préférentiellement localisées sur la tête et les pattes. La contamination s'effectue par l'environnement (Pugh, 1972).

La plupart de ces champignons ne sont pas pathogènes mais certains provoquent des mycoses prurigineuses. Le mycélium de *Trichophyton* spp., agent de la teigne envahit les follicules plumeux, fracture les plumes et provoque leur chute.

D. Bactéries

Les bactéries sont plus rarement à l'origine de perte directe de plumes, néanmoins certaines, telles que *Staphylococcus* spp. ou *Streptococcus* spp., peuvent être à l'origine de folliculites. Elles sont néanmoins généralement secondaires au picage et correspondent à une surinfection faisant suite à la détérioration du plumage.

La psittacose, imputable à *Chlamydia psittaci*, provoque des symptômes similaires au picage. Les individus présentent un plumage plus terne, les plumes sont cassantes et tombent (Vanrompay *et al.*, 1995).

Certaines bactéries possèdent également des kératinases, enzymes dégradant les plumes. Leur action affecte notamment le cortex et la couche spongieuse des barbes, notamment colorées, induisant des variations de la teinte des plumes (Shawkey *et al.*, 2007). Une charge bactérienne accrue peut altérer l'iridescence du plumage (Leclaire *et al.*, 2014) ou être impliquée dans les trous dans les plumes (Vágási, 2014). Une bactérie fréquemment identifiée est *Bacillus licheniformis*. Gunderson (2008) a testé l'effet de ce microorganisme sur des plumes mélanisées ou non et a constaté que les plumes mélanisées semblaient plus résistantes à l'activité bactérienne.

Les populations de bactéries peuvent être modulées par l'ingestion de métaux lourds. Par exemple, des suppléments en zinc et plomb ont diminué la charge bactérienne, ainsi que la fréquence de toilettage, confirmant le fait qu'une charge bactérienne élevée favorise le toilettage (Chatelain *et al.*, 2016).

3. Pathologie nutritionnelle

Les troubles alimentaires et les carences sont à l'origine de nombreux défauts des plumes, notamment de la couleur. A l'état sauvage, l'alimentation est généralement suffisamment diversifiée pour limiter la survenue de telles anomalies. C'est pourquoi les troubles décrits dans cette partie ont été principalement étudiés sur les Psittacidés. Cela est lié aux problèmes alimentaires, d'équilibre et de faible diversité, fréquemment constatés en captivité.

A. Syndromes de malnutrition

Plusieurs signes peuvent suggérer un déséquilibre alimentaire, comme la perte d'éclat ou de pigmentation. Des lignes de stress apparaissent sur les plumes suite à une période stressante ou un déficit alimentaire. Une ligne horizontale parcourt alors les vexilles consécutivement à un déficit de fibres des barbes et barbules, ce qui provoque une ligne de couleur modifiée. Pour certaines carences, une alopecie survient, généralement au niveau de la tête, du cou et du cloaque. Celle-ci peut être résolue par une révision du régime alimentaire, un apport de vitamines et d'acides aminés (soufrés notamment). La carence peut concerner un seul ou plusieurs éléments simultanément à l'origine de syndromes de malnutrition chronique.

La plume ayant une composition différente de celle des autres tissus de l'oiseau, ces anomalies sont révélatrices de carences spécifiques. Par exemple, les plumes sont particulièrement riches en certains acides aminés, comme la cystéine (3,5 % dans les protéines de la plume contre 1 % dans les protéines du muscle). L'impact de ces carences pourrait ainsi se manifester d'abord au niveau du plumage avant d'atteindre d'autres tissus (Prin, 2006).

Des déséquilibres énergétiques dans la ration, conduisant à une obésité ou au contraire à un amaigrissement peuvent altérer la qualité du plumage et produire des alopecies.

Plus indirectement, les déséquilibres nutritionnels chroniques peuvent générer des troubles généraux impactant aussi les phanères. Une alimentation trop grasse à l'origine d'une lipidose hépatique peut entraîner des décolorations et des troubles de la mue.

B. Carences vitaminiques, en oligo-éléments et en acides aminés

a. Carences en vitamine A

La vitamine A est impliquée dans la différenciation cellulaire, notamment des épithéliums. Certaines plantes sont riches en précurseurs de cette vitamine, comme les carotènes.

Ainsi, l'hypovitaminose A provoque une métaplasie squameuse des épithéliums, qui conduit à une mauvaise qualité des phanères. Elle peut également être à l'origine de colorations atypiques par exemple chez les perroquets chez qui les plumes bleues ou vertes peuvent être remplacées par des plumes jaunâtres et ternes (Fraigneau, 2017).

Une carence en vitamine A, associée à un excès de matière grasse ou une carence en calcium, peut rendre le plumage anormalement gras.

De plus, l'hypovitaminose A peut provoquer une hyperplasie de la glande uropygienne pouvant dégénérer en uropygite infectieuse. Cette affection conduit parfois à des comportements anormaux de stimulation excessive de la glande, pouvant entraîner des saignements. Suite à ces anomalies glandulaires, les plumes deviennent plus sèches (André, 2001).

b. Carences en vitamine B

Les vitamines B sont impliquées dans le métabolisme énergétique ainsi que dans la synthèse de protéines. Un déficit de ces vitamines peut être à l'origine de dépigmentation et de défaut de structures des plumes. Cependant, ce type d'hypovitaminose est moins fréquent, même en captivité (André, 2001).

c. Carences en vitamine D

Chez l'oiseau, la seule forme de vitamine D métabolisée est le cholécalférol ou vitamine D3. Impliquée dans les régulations du calcium, elle provient en partie de l'alimentation. La glande uropygienne peut également en produire des précurseurs qui sont activés par l'exposition aux ultraviolets et transformés par le foie et les reins en une forme utilisable par l'organisme. Dans de mauvaises conditions de captivité, cette exposition aux ultraviolets peut être déficitaire et participer à l'installation d'une carence.

La vitamine D est essentielle à l'absorption et à l'utilisation du calcium et du phosphore, des minéraux cruciaux pour la formation et la structure des plumes (André, 2001).

d. Carences en oligo-éléments

Plusieurs oligo-éléments sont impliqués dans le maintien d'un plumage de qualité.

Chez les perroquets, une carence en cobalt induit un plumage sec et cassant.

Un manque d'iode génère un dessèchement et une dépigmentation du plumage.

Une carence de manganèse favorise des dermatoses et le picage.

Une carence en calcium peut être primaire, suite à un déséquilibre alimentaire ou bien secondaire en cas de défaut d'assimilation ou de la régulation, comme par exemple, consécutivement à une hypovitaminose D3. Si les effets d'une hypocalcémie affectent principalement les os, le bec ou les muscles, des retards de pousse de plumes lors de la mue et un picage peuvent être aussi observés (André, 2001).

e. Carences en acides aminés

Une carence en acides aminés importants pour la formation de la kératine modifie cette macromolécule et peut provoquer un changement de couleur des plumes. Il en est de même pour la mélanine dont un défaut de synthèse conduit à un éclaircissement des couleurs. C'est notamment l'effet des déficits en lysine souvent présente en quantité réduite dans les rations données aux Psittacidés (André, 2001).

4. Pathologie endocrinienne et métabolique

A. Hyperoestrogénisme

Les troubles endocriniens associés à l'hyperoestrogénisme chez les perruches ondulées, par exemple, entraînent une alopecie généralisée. Chez d'autres espèces, cette anomalie peut se trouver circonscrite au niveau du cou ou du cloaque. (André, 2001)

B. Hypothyroïdie

La thyroxine agit sur les cellules du follicule plumeux pour permettre la différenciation du plumage. Des dérèglements de sa sécrétion, notamment suite à un hypothyroïdisme, conduisent à un non remplacement de plumes, lesquelles apparaissent usées et fragiles. Elles finissent par tomber, ce qui conduit à une alopecie. Le développement des plumes peut également être affecté, l'oiseau ne présentant plus de mue. (Girolamo *et al.*, 2023)

Ces anomalies de la thyroïde peuvent faire suite à des carences en certains éléments (notamment en iode ou tyrosine), des anomalies de la glande (thyroïdite) ou une infection (Andreu de Lapierre, 2005). Certaines expositions à des toxiques (mercure) ou à des perturbateurs endocriniens peuvent entraîner des baisses de la concentration circulante de thyroxine et donc provoquer des anomalies du plumage (Burger et Gochfeld, 2002).

C. Insuffisance surrénalienne

Les glandes surrénales peuvent également présenter des dysfonctionnements à l'origine d'insuffisance surrénalienne pouvant faire suite à des affections comme l'aspergillose ou à des péritonites. Une diminution des hormones surrénaliennes peut conduire à des anomalies de mues semblables à celles de l'hypothyroïdisme. Le plumage est terne et fragile. L'oiseau présente souvent un picage (André, 2001).

D. Pathologie hépatique

Le foie peut être atteint par différents agents bactériens pouvant libérer des endotoxines, par des mycobactéries, des virus ou des toxines. De nombreux parasites (trématodes, nématodes, flagellés et coccidies) sont également susceptibles d'induire des hépatopathies (Davies, 2000).

Les Psittacés vivant en captivité peuvent avoir une alimentation déséquilibrée, par exemple trop grasse mais carencée en protéines, ou trop riche en protéines. Ces déséquilibres peuvent mener à une lipidose hépatique. Chez un oiseau en bonne santé, l'albumine a pour fonction de transporter les acides gras circulants vers le foie, où ils subissent une oxydation pour produire de l'énergie ou sont incorporés dans les triglycérides. Si la quantité d'acides gras en circulation excède la capacité du foie à les métaboliser, l'excès de lipides est stocké dans cet organe, conduisant ainsi à un syndrome lipidique ou une lipidose hépatique. De plus, les oiseaux peuvent présenter simultanément une amyloïdose. L'amyloïde est un produit de dégradation des protéines inflammatoires, se déposant dans le foie, suite à une maladie chronique. L'hémochromatose correspond à une accumulation de fer dans le foie, généralement suite à une ration déséquilibrée en fer (Doneley, 2004).

Les symptômes d'une affection hépatique se manifestent par une altération de l'état général, une coloration des urates allant du jaune au vert due à une augmentation de l'excrétion de biliverdine, ainsi que des problèmes de malabsorption. On observe également une détérioration de la qualité du plumage, avec une décoloration des plumes (Figure 39), particulièrement prononcée chez celles qui étaient initialement de couleur bleue ou verte (Jones, 2008).

Figure 39 : perruche calopsitte (*Nymphicus hollandicus*) présentant une lipidose hépatique ayant entraîné une coloration jaune anormale du plumage, indiqué sur l'aile (G. Demontrond).



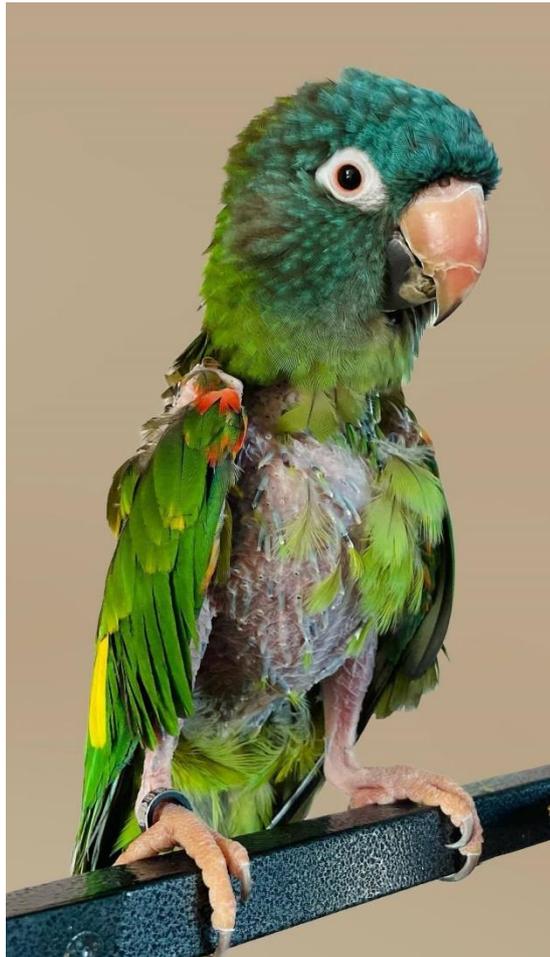
5. Pathologie de la captivité

A. Picage

Le picage est un terme désignant le fait que l'oiseau s'attaque lui-même à son plumage au moyen de son bec. Il se traduit par une perte de plumes plus ou moins étendue sur les zones accessibles pour l'oiseau, le plus souvent sur le ventre (Figure 40). Ce trouble est bien étudié chez les Psittacidés, bien qu'il soit souvent difficile d'en identifier l'étiologie précise. Il faut tout d'abord exclure les causes médicales par exemple les ectoparasites, les infections, les tumeurs, la psittacose, les carences alimentaires ou l'intoxication aux métaux lourds pour ne citer que les principales. Le picage est relativement compliqué à prendre en charge, notamment lorsqu'il est d'origine comportemental car alors l'oiseau s'est accoutumé à s'arracher les plumes. Il est également possible d'observer de l'allopicage, résultant de la domination de certains oiseaux sur d'autres. Dans ce cas, les pertes de plumes sont localisées sur le crâne et l'arrière du cou (André, 2001).

De nombreux facteurs peuvent être à l'origine de troubles comportementaux. Il est possible de citer le surpeuplement, une frustration sexuelle, des manipulations excessives ou un changement de propriétaire. Un élevage à la main avec une sociabilisation incomplète ont aussi été liés au développement de troubles du comportement. L'ennui est également une cause fréquente de picage. En effet, les espèces de Psittacidés en captivité n'ont généralement pas un environnement permettant de stimuler leur intérêt. Par exemple, la prospection alimentaire est réduite à néant ou presque en captivité quand en liberté elle occupe une part considérable du budget-temps de l'oiseau. Un manque d'interaction sociale peut également conduire à de l'ennui. Cela est d'autant plus vrai en période de reproduction car le taux d'hormone augmente et les besoins de contacts également. Les besoins d'un individu isolé peuvent conduire à une frustration qui est redirigée vers un comportement d'automutilation. Tout stress (manque de sommeil ou non-respect de l'équilibre entre photo- et scotopériodes) peut également induire du picage. Des situations génératrices de stress chroniques sont parfois mises en cause comme l'exposition à des bruits extérieurs, l'absence de fuite possible ou de cachette disponible, une cage trop exiguë (Bays *et al.*, 2006).

Figure 40 : conure à tête bleue (*Thectocercus acuticaudatus*) atteinte de picage, présentant une absence de plumes sur le ventre principalement (G. Demontrond).



B. Anomalies des conditions d'élevages

L'absence d'exposition directe au soleil, une température trop élevée font partie des paramètres impliqués dans les syndromes de perte de plumes.

Un environnement inadéquat peut mener à des anomalies de mues, soit parce qu'elles surviennent en dehors des périodes habituelles ou durent anormalement longtemps, soit se traduisent par un renouvellement du plumage inadéquat. Il peut en résulter une « mue molle », avec des plumes qui chutent sitôt formées, ou bien un nombre élevé de jeunes plumes restant dans leur fourreau (Prin *et al.*, 2006).

Certains animaux captifs subissent régulièrement des coupes de rémiges. Cette technique empêche le vol, ce qui limite les risques de fuite. Elle consiste en une section des rémiges primaires, intervenant au-delà de la partie recouverte par les plumes de couvertures et doit être symétrique. Cependant, des complications peuvent survenir telle que la coupe d'une plume en croissance (risque hémorragique) ou un déséquilibre de l'oiseau, ce qui provoque sa chute. La coupe de rémiges peut provoquer un réel inconfort et entraîner une mastication des plumes et des lésions cutanées (Avanzi, 2020).

Les paramètres environnementaux diffèrent généralement selon que l'individu est chez un particulier ou dans un élevage. Dans le premier cas, les cages sont souvent petites et le vol n'est pas réalisable. Les individus sont isolés. En élevage, à l'inverse, les oiseaux peuvent être en condition de surdensité. Une section d'une partie du bec peut éviter les comportements d'automutilation ou d'allo-mutilation mais cette mutilation est de moins en moins tolérée.

6. Problèmes survenant dans les milieux naturels

A. Traumatismes physiques

Les oiseaux du littoral doivent faire face à de nombreuses contraintes dans leur environnement.

Il y a d'abord les dangers inhérents à l'espèce comme les comportements de prédation exercés sur elle par d'autres espèces, ainsi que les comportements de défense et attaque entre conspécifiques qui peuvent créer des lésions des plumes. Certaines espèces utilisant les plumes pour garnir le nid et garantir l'isolation thermique des oisillons peuvent en effet s'attaquer à d'autres individus pour prélever leurs plumes (Whitney, 2007).

La présence humaine sur le littoral induit des modifications de l'environnement comme par exemple la présence de fils électriques ou barbelés dans lesquels les oiseaux peuvent se coincer, casser notamment les rémiges et rectrices, avec un impact sur le vol. Si la lésion atteint le duvet, il y a un risque de dysrégulation thermique mais également de perte d'imperméabilité. Des objets flottants, comme des filets, peuvent également se prendre dans les pattes et les ailes empêchant les oiseaux de s'envoler (Burger et Gochfeld, 2002).

B. Atteintes par des produits toxiques dans l'environnement

En raison de leur proximité constante avec des environnements aquatiques, de plus en plus pollués, les oiseaux marins sont exposés à divers toxiques, tels que les hydrocarbures chlorés, les produits pétroliers, les solvants, les pesticides et insecticides, les particules plastiques entre autres (Figure 41). Cette exposition se produit par contact externe, inhalation et surtout ingestion de nourriture et d'eau contaminées. A ces produits s'ajoute également une gamme élargie de composés industriels et agricoles qui pourraient avoir des effets bioactifs, incluant ceux qui interfèrent avec le système endocrinien (Burger et Gochfeld, 2002). En milieu aquatique, les toxiques circulent et se diffusent plus rapidement, la plupart de ces produits sont incolores et donc difficiles à repérer pour les oiseaux, rendant plus difficile leur évitement. La toxicité dépend de la nature du polluant présent dans l'eau mais également de l'âge, de l'espèce et du sexe de l'oiseau qui y est exposé.

Les produits huileux, notamment les hydrocarbures présentent une toxicité hépatique notamment mais vont également nuire à l'imperméabilité du plumage. En effet, ils agglutinent les barbules entre elles, créant des espaces vides au sein du plumage, endommageant sa structure même, à l'origine d'une perte critique d'étanchéité. Ces substances modifient également la tension de surface en supprimant l'interaction cire uropygienne – eau par une tension superficielle inférieure, ce qui expose les plumes au risque de pénétration de l'eau. Imperméabilité et capacité de thermorégulation s'en trouvent fortement impactées (Horak, 2020).

Un film de pétrole supérieur à 3 micromètres à la surface de l'eau expose l'oiseau à une agglomération des barbules mais également une augmentation de la masse de la plume. Cette agglomération est d'autant plus marquée avec les huiles brutes, plus visqueuses (Matcott *et al.*, 2019). Un plumage alourdi réduit la flottabilité des individus atteints, ainsi que leur capacité à voler.

Figure 41 : goéland argenté (*Larus argentatus*) présentant un plumage souillé par de l'huile, centre LPO île grande (source photo personnelle).



Troisième partie : entretien du plumage

Un objectif de ce travail est de mieux comprendre les processus qui permettent au plumage d'un oiseau de conserver sa multi-fonctionnalité tout en résistant aux diverses agressions auxquelles il peut être soumis. Les plumes ne peuvent pas se régénérer d'elles-mêmes et c'est donc l'oiseau qui va les entretenir par du toilettage régulier et des comportements précis entre deux mues successives. Ces activités ciblées vont également permettre de lutter contre les parasites potentiels. Cette partie va essayer de répondre aux questions suivantes : comment ces comportements sont acquis ? A quelle fréquence et comment se déroulent ils ?

1. Contrôle du comportement

A. Importance des comportements de toilettage

Le budget-temps représente la proportion des différentes activités auxquelles se consacre un individu au cours d'un cycle de 24 heures.

En général, le toilettage représente un pourcentage significatif du temps d'éveil d'un oiseau, pouvant aller de 20 % à 60 %, comme détaillé dans le tableau 3. Les variations constatées peuvent dépendre de l'espèce, voire de l'individu, mais aussi de l'état du plumage, de l'état de santé ou de facteurs externes comme les conditions météorologiques ou la présence de prédateurs (Bays *et al.*, 2006).

Le toilettage représente donc un besoin en énergie important et peut être engagé tout au long du temps d'éveil.

Tableau 3 : répartition des différentes activités des perruches et perroquets domestiques en proportion de la période d'éveil (traduit d'après Exotic Pet Behavior, (Bays *et al.*, 2006)).

Activité	Budget temps (%)
Toilettage (individuel ou mutuel)	20 - 66
Recherche de nourriture	40-60
Vocalisations	2-5
Interactions sociales	10-40

Cette répartition est légèrement différente pour les Laridés, car leur mode de vie comprend les interactions avec l'eau. Van Rhijn (1977) estime à 15 % la proportion d'une journée consacrée par les goélands argentés (*Larus argentatus*) aux comportements de toilettage. Cette proportion peut grimper jusqu'à 26 % pour des Laridés en captivité et nourris. Ma et al. (2022) étudient les comportements de goéland à queue noire (*Larus crassirostris*), espèce abondante dans la zone d'étude, durant 24 heures. Les comportements se répartissent en une période « jour », entre le lever et le coucher du soleil et une période « nuit », sur le temps restant. Les comportements observés sont différents sur ces 2 périodes. La recherche de nourriture sur l'eau, les plongeurs sont principalement effectués durant le jour, et sont détaillés dans le tableau 4. On constate également l'importance du budget temps consacré au toilettage. Lors de la nuit, les comportements sont principalement du sommeil, de vol autour de la zone de repos, mais également des comportements de lissage des plumes.

Tableau 4 : répartition des différentes activités de goéland à queue noire (*Larus crassirostris*), en proportion de la période d'éveil (Adapté d'après Ma et al. (2022)).

Activité	Budget temps (%) sur l'eau (journée)
Toilettage (individuel : plonger la tête dans l'eau, ébrouage, lissage, grattage)	26
Toilettage durant les vols	1
Vol de recherche de nourriture	28
Pêche (Plongeurs et nage)	19
Vol (entre la terre et la mer)	26

Le toilettage peut entraîner des coûts énergétiques élevés ; par exemple, cette activité chez les guillemots de Brünnich (*Uria lomvia*) entraîne une augmentation d'environ 200 % du taux métabolique (Croll et McLaren, 1993), soit bien plus que pendant l'alimentation (+49 %) ou la plongée (+140 %). De plus, le temps consacré au toilettage ne peut pas être utilisé pour d'autres comportements essentiels tels que la recherche de nourriture ou la parade nuptiale.

Le toilettage peut mettre en danger les individus concernés car ils peuvent perdre en capacité de vol par exemple après un bain, et leur vigilance peut également être réduite à ce moment, ce qui les expose à une plus forte pression de prédation (Redpath, 1988).

Ainsi, le temps passé au toilettage, parfois relativement important, doit être optimisé, notamment dans un environnement naturel.

B. Déterminisme du comportement de toilettage

Le comportement est généralement la résultante d'une composante génétique, d'une composante environnementale et d'un apprentissage parental ou acquis par l'individu.

Les comportements de toilettage sont présents dès la naissance, suggérant l'importance de la contribution génétique. Le développement et l'apprentissage des oisillons dépendent de nombreux facteurs, impliquant des différences notables selon que l'espèce est nidifuge ou nidicole.

Les espèces nidifuges vont produire des oisillons relativement autonomes, dotés d'un duvet à l'éclosion, d'yeux ouverts et d'une bonne coordination musculaire, ce qui leur permet de s'alimenter en partie de manière autonome. Par ailleurs, nombre de leurs comportements sociaux sont déjà fonctionnels à la naissance. Les oisillons nidicoles éclosent nus, aveugles, avec une faible capacité de thermorégulation et relèvent entièrement de leurs parents pour ce qui est de l'accès à l'alimentation. Ce sont les interactions intraspécifiques qui leur permettent de développer leurs compétences sociales, de mieux appréhender l'environnement.

Les Psittacidés sont des nidicoles : leurs oisillons, totalement dépendants, attendent au nid que leurs parents les nourrissent. Lorsque leurs plumes commencent à pousser, ils commencent à battre des ailes et surtout entament une phase de sociabilisation en observant les parents. Cet apprentissage par observation est appelé vicariant, permettant à l'individu de développer ses propres comportements en analysant les situations observées et en mettant en jeu les réponses adaptées. Le jeune porte son attention sur un geste précis, le mémorise, essaie de l'imiter puis le reproduit une fois qu'il en a saisi l'utilité. Ainsi, chez les Psittacidés, le jeune acquiert et structure, entre le moment de l'éclosion et son émancipation ses comportements de toilettage individuel et mutuel. *A contrario*, les individus non exposés ou mal exposés à ce type de comportement pourront présenter des toilettages inadaptés (Bays *et al.*, 2006).

Les Laridés sont des oiseaux qualifiés d'intermédiaires, ou semi-nidicoles. Déjà recouverts d'un duvet à l'éclosion, leurs yeux sont ouverts mais ils restent à proximité du nid et sont nourris par les parents.

Leurs apprentissages sont principalement réalisés par les parents mais également par les autres membres de la colonie (Gariboldi et Ambrogio, 2018).

C. Contrôle du toilettage

a. Modèles de contrôle du toilettage

Si des données existent pour les circuits neuronaux contrôlant les comportements chez les mammifères, les informations sont plus rares pour les oiseaux.

Chez les mammifères, deux modèles ont été proposés quant à l'apparition des phénomènes de toilettages.

Le modèle périphérique décrit un comportement de toilettage qui répondrait à des stimuli externes spécifiques, tels que la sensation de saleté corporelle. En conséquence, l'individu ne se toilette pas à intervalles fixes, mais plutôt lorsqu'il est stimulé, en mettant l'accent sur les zones les plus souillées. En revanche, le modèle central décrit le toilettage comme une activité régulière, se produisant à intervalles fixes, en particulier après une période de repos (Bandura, 2001).

Chez les oiseaux, le toilettage pourrait se manifester selon un modèle intermédiaire. Ils présentent en effet des comportements de toilettage régulièrement répartis dans la journée. Cette régularité leur permettrait de conserver un plumage optimal et de lutter contre les ectoparasites. De plus, les oiseaux passent d'une action à une autre, suite à l'apparition d'un stimulus déclencheur. Ainsi, un oiseau peut commencer un comportement de baignade, en s'aspergeant volontairement, après une aspersion d'eau involontaire, par exemple en atterrissant ou planant au-dessus de l'eau. De même, le fait de boire, et donc d'immerger le bec, est susceptible d'enclencher une séquence d'aspersion qui peut être suivie d'un secouement puis d'un lissage des plumes. L'action "mettre la tête dans l'eau", commune à la prise de boisson et au toilettage, peut donc servir de stimulus déclencheur, transitionnel, pour passer d'une activité à une autre (Lind, 1959).

Cependant, même en l'absence de ces stimuli intermédiaires, les oiseaux effectuent un toilettage régulièrement, lors des périodes de repos notamment.

b. Conditions environnementales

Ces comportements dépendent également des conditions environnementales. Par exemple, lors d'un épisode de canicule, s'il se met à pleuvoir, les individus vont aussitôt profiter de cette pluie pour procéder à des bains. Au contraire, en cas d'intempéries persistantes interrompues par une éclaircie, les individus vont profiter de l'accalmie pour étendre leurs ailes au soleil.

Après une perturbation plaçant l'oiseau en situation d'alerte, l'individu va se toiletter, étirer aile et patte. Ces comportements sont qualifiés de comportement de déplacement, dans lequel le comportement « négatif » est redirigé vers un comportement de toilettage apaisant, lequel permet de revenir au comportement précédent l'alerte (par exemple se recoucher si l'oiseau a été réveillé brusquement). Généralement, ce toilettage n'est que partiel. Le temps qui y est consacré est raccourci, tout en conservant la proportion du temps d'attention dévolu à chaque région du corps.

Au contraire, d'autres événements peuvent inhiber le toilettage, par exemple la fabrication du nid ou la couvaison sont inversement corrélés à la fréquence de toilettage (Delius, 1988).

c. Stimuli physiques et visuels

Delius (1988) a montré que l'application de poudre de plumes conduit à un toilettage accru, révélant la sensibilité cutanée des oiseaux à la qualité du plumage. En effet, la poudre en excès peut simuler la présence de parasites, produisant de nombreux déchets de kératine et induisant du prurit. Un état dégradé du plumage conduit l'oiseau à augmenter la fréquence de toilettage, et donc à y investir plus d'énergie, pour rétablir l'état initial.

Parfois, les oiseaux peuvent visualiser les parasites directement sur leur plumage, et donc chercher à les éliminer par le toilettage. Bush *et al.* (2010) ont étudié la relation entre la couleur de différents goélands et celle d'une seule espèce de poux (*Quadraceps punctatus*). Il existe une corrélation entre la couleur du plumage et la couleur de poux, un oiseau au plumage clair sélectionnant des poux plus clairs (Figure 42). Ce constat n'est pas vérifié au niveau de la tête, non accessible à la vision de l'oiseau, au niveau de laquelle, il n'y a pas de différence de couleurs entre les poux d'un oiseau au plumage clair ou foncé. Cette étude démontre l'impact visuel des parasites sur le toilettage.

Figure 42 : différence de camouflage de poux selon la couleur du plumage de l'oiseau. A gauche, le poux *Neopsittaconirums albus* plus clair se confond avec les plumes blanches d'un cacatoès à huppe jaune (*Cacatua galerita*) tandis que à droite, le poux *Neopsittaconirums borgioli* plus sombre se confond avec les plumes noires du cacatoès funèbre (*Calyptorhynchus funerus*) (Bush *et al.*, 2010).



2. Figures de toilettage

A. Définition du toilettage

a. Définition du toilettage

Le toilettage englobe les comportements permettant à l'oiseau d'entretenir un plumage fonctionnel. Ce terme comprend les activités de lissage et le grattage des plumes, les étirements, l'application des sécrétions uropygiennes (Figure 43). A ces activités, peuvent se rajouter des comportements où l'oiseau utilise des éléments de l'environnement comme dans le cadre des bains de poussière ou d'eau. Il peut être individuel ou impliquer plusieurs oiseaux, pour exprimer une relation de dominance ou d'aide mutuelle. En effet, le toilettage mutuel est utile pour nettoyer les zones difficilement accessibles comme la tête et le cou, particulièrement au sein d'un couple mais également sur les jeunes. Il peut également permettre d'établir une hiérarchie.

b. Composition du toilettage

Au cours d'une journée, les oiseaux effectuent plusieurs séquences de toilettage. Une séquence de toilettage se définit ainsi : une série continue d'actions de toilettage, sans interruption de plus de 60 secondes entre ces diverses actions, telles que le lissage des plumes ou l'application de cire uropygienne.

Peuvent être distingués :

- le lissage des plumes : l'oiseau saisit la base de la plume avec le bec puis lisse les barbes jusqu'à l'extrémité. Cette action permet de raccrocher les crochets qui forment les liaisons entre les barbules. Il permet également de lutter contre les poussières et parasites.
- le grattage des plumes : cette action est réalisée principalement au moyen des pattes et du bec. Il est d'autant plus prononcé dans les zones où il n'y a pas un accès possible par le bec, par exemple la tête, au niveau de laquelle les pattes vont effectuer des mouvements pour remettre les plumes en place.
- l'étirement : l'oiseau effectue des mouvements d'ailes, pour permettre le remplacement correct des plumes.
- l'ébrouement : notamment suite à des bains d'eau ou de poussière, l'oiseau se secoue pour expulser le maximum de gouttes d'eau et de sable.
- l'application des sécrétions uropygiennes : l'oiseau passe son bec au niveau de la glande uropygienne pour ensuite étaler les sécrétions sur les plumes. Il va donc repasser au niveau de la glande de nombreuses fois durant son toilettage.

Figure 43 : différentes figures de toilettages, (A) sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) lissant ses plumes (S. Allegret), (B) lorriquet arc-en-ciel (*Trichoglossus moluccanus*) grattant ses plumes avec son bec (S. Roger), (C) sterne de cabot (*Thalasseus acutirostris*) s'étirant (Y. Le Boulicaut), (D) sterne royale (*Thalasseus maximus*) se grattant sa tête avec sa patte (Y. Le Boulicaut).



B. Répartition du toilettage

L'étude du toilettage permet d'observer le temps passé sur les différentes zones durant cette activité (Tableau 5). Les ailes occupent 40 % du temps de toilettage, ce qui semble cohérent au vu de la structure très précise à entretenir pour permettre le vol.

Tableau 5 : répartition du toilettage indiqué en pourcentage sur le temps total de toilettage d'un pigeon biset (*Columba livia*) sur les différentes zones du corps (d'après D.Delius, 1988).

Zone du corps	Proportion temps passée au toilettage (%)
Ventre	9,8
Poitrine	7,2
Epaules	8,4
Ailes (extérieure)	27,2
Ailes (intérieure)	13,0
Dos	25,2
Queue	6,0
Tête	2,6

C. Séquence de toilettage

a. Description

Van Rhinj (1977) a étudié les séquences de toilettage de goélands argentés (*Larus argentatus*). Les oiseaux pouvaient présenter des activités d'entretien plus ou moins fugaces durant la journée, comme s'étirer les ailes ou lisser une plume, ou bien s'adonner à une séance complète de toilettage. Dans ce dernier cas de figure, les oiseaux commencent par un bain, décrit plus en détail ci-dessous. Puis, en sortant de l'eau, les oiseaux s'ébrouent pour évacuer un maximum d'eau, se grattent et effectuent quelques figures de toilettage, notamment un lissage de plume sur la poitrine. Les oiseaux entament un toilettage avec le bec pour permettre l'application de cire uropygienne. Cette application dure 2 minutes et est très similaire d'une séance à l'autre. Les individus appliquent d'abord la cire uropygienne sur le ventre, le dos, la queue et la poitrine. L'application de cire uropygienne ne s'effectue jamais avant un bain mais uniquement après. Puis ils poursuivent par les ailes, sur les deux faces. Au bout d'environ une minute d'application, surviennent à nouveau les mouvements d'étirements. Après l'application de la cire, les mouvements de toilettages, de mordillement peuvent reprendre et durer encore quelques minutes en reprenant d'abord par le ventre, le dos, la queue et la poitrine pour terminer par les ailes.

Ainsi, on observe que les séquences de toilettages sont généralement réalisées dans un ordre précis, durant lequel les différents comportements sont plus ou moins exprimés. Par exemple, l'oiseau va mettre en œuvre majoritairement des comportements de grattage ou d'étirement. L'enchaînement de ces comportements est souvent répétable d'une séance à l'autre pour les individus d'une même espèce (van Rhijn, 1977).

Chez les espèces à bec long, en comparaison avec celles dotées d'un bec court, la proportion du lissage par le bec est diminuée par rapport au grattage. Un bec plus long serait en effet moins maniable pour permettre d'attraper les parasites (Bush et Clayton, 2018).

De plus, certaines espèces possèdent une griffe pectinée ou dentelée formant un peigne sur les pattes. Son utilité est discutée et pourrait jouer un rôle dans l'élimination de la poudre de plume ou pour le lissage des plumes. Cependant, elle ne semble pas intervenir dans la lutte contre les ectoparasites (Clayton *et al.*, 2010).

b. Rôles du toilettage

- *Rétablissement de la structure de la plume*

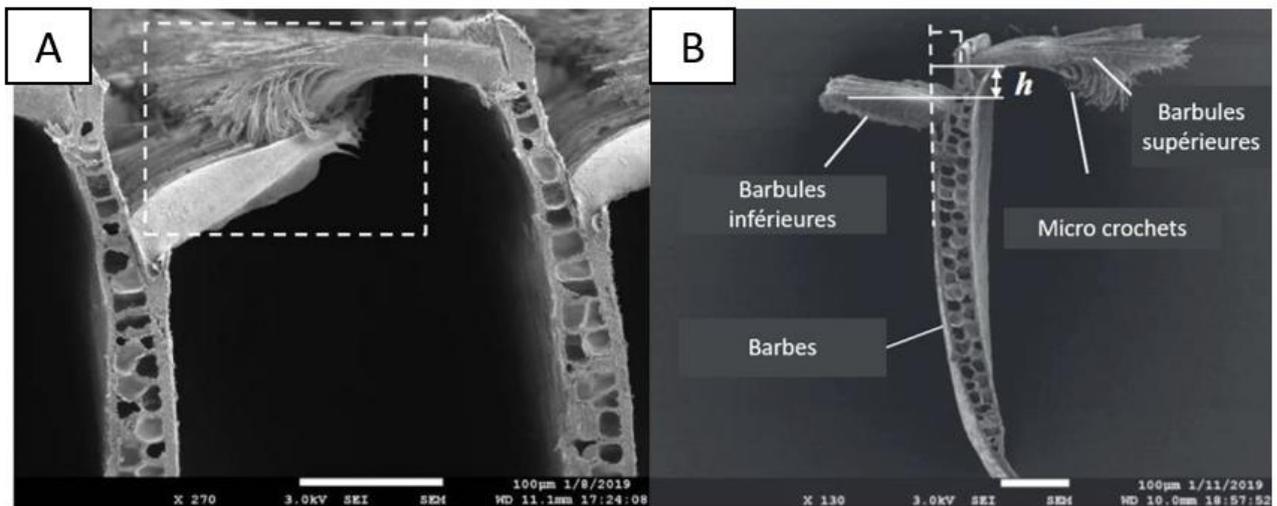
Zhao *et al.* (2019) ont analysé la façon dont le toilettage permet de remettre en place des plumes ébouriffées, sur différents oiseaux notamment des perroquets mais également sur des plumes individuelles. L'expérience consistait à décrocher les connexions entre les différentes barbes ou à les aligner volontairement de manière incorrecte puis à observer leur processus de récupération. Les individus observés commençaient par secouer les plumes mais aussi à faire des mouvements d'ailes, en les étendant, permettant de créer des vibrations désunifiant les plumes. Ensuite, ils procédaient à l'accrochage des barbes avec le bec. La grande flexibilité de la tête et des ailes permettait un accès aux plumes sous différents angles et donc un lissage sur plusieurs côtés d'une même plume (Figure 44).

Figure 44 : lissage des plumes chez une sterne royale (*Thalasseus maximus*), répétant le mouvement dans différents angles (Y. Le Boulicaut).



L'étude de la plume au microscope électronique rend compte d'une asymétrie des barbes. En effet, les barbules sont légèrement plus hautes d'un côté, permettant d'obtenir une structure en cascade, avec d'un côté des barbules formant un crochet, et en face des barbules plus basses. Les différences de hauteur sont de l'ordre de 50 à 80 μm comme indiqué sur l'illustration B de la figure 45. Ainsi, le bas du crochet se place au même niveau que la barbule sur laquelle le crochet se fixe. Cette différence de hauteur permet une flexibilité de décrochage pour éviter les ruptures du rachis. Mais elle est suffisamment faible pour que lorsque l'oiseau faisant vibrer la plume, en utilisant son élasticité, induise également un potentiel d'énergie suffisant pour que les crochets se fixent.

Figure 45 : (A) vue transversale d'une barbe permettant de montrer la structure en cascades et (B) détail d'une barbe, détaillant la hauteur entre les barbules, permettant l'accroche avec la barbule supérieure en crochet (Zhao *et al*, 2020).



- *Nettoyage de substances contaminantes*

Le toilettage permet donc de rétablir la structure des plumes comme observé également après une exposition à une pollution de la surface de l'eau par de l'huile. Camphuyseen (2011) a étudié la capacité de toilettage de goélands bruns (*Larus fuscus*) après exposition à des huiles d'origine inconnue. Les oiseaux étaient bagués et l'étendue des zones de plumes tachées par l'huile quantifiée. Les goélands pouvaient se nourrir sur les rivages, ce qui limitait les risques d'exposition répétée aux huiles comme chez d'autres espèces vivant uniquement sur l'eau. Certains individus, même particulièrement exposés aux huiles, ont présenté un plumage propre en l'espace de deux semaines, après un toilettage répété. Le taux de survie des individus dépend également des températures environnantes et de la toxicité du composé ingéré. Le nombre de décès augmente en effet durant l'hiver, le plumage taché assurant moins bien son rôle isolant.

De nombreux oiseaux nécessitent toutefois une prise en charge en centre de soins aux animaux de la faune sauvage pour traiter leur plumage ainsi que leur fournir un soutien alimentaire, thermique et soigner les intoxications associées. Il est alors nécessaire de procéder au nettoyage du plumage. Horak (2020) a montré que les protocoles de nettoyage et de réhabilitation permettent une bonne récupération de la structure des barbules en constatant une baisse de l'agglutination de ces dernières et une récupération de la thermorégulation par rapport à des individus mazoutés et non réhabilités. Les produits utilisés pour le nettoyage des oiseaux en centre de soins sont cependant difficiles à choisir car il faut un équilibre entre l'efficacité du produit pour nettoyer un contaminant huileux, un hydrocarbure sans que ce produit ne cause plus de dommages à des plumes déjà fragilisées.

Plusieurs études ont été menées pour optimiser de manière systématique les matériaux et les protocoles associés à l'élimination des produits pétrochimiques sur les plumes contaminées. Des méthodes ont été développées pour évaluer de manière objective l'efficacité des tensioactifs dans ces processus. Lorsque le contaminant résiste à l'élimination par le détergent seul, une étape supplémentaire de prétraitement avec des agents tels que l'huile d'olive, l'huile végétale, l'oléate de méthyle et le sojate de méthyle peut être nécessaire. Des études ont également exploré l'emploi de particules magnétiques pour séquestrer les contaminants sur un animal affecté, suivi d'un traitement magnétique ultérieur pour éliminer simultanément le contaminant et l'agent nettoyant. Cette approche de nettoyage magnétique présente des avantages potentiels, notamment la possibilité d'éliminer un contaminant spécifique ou simultanément un contaminant et son agent de nettoyage, offrant ainsi une alternative ou un complément aux méthodes traditionnelles à base de détergents (Munaweera *et al.*, 2012).

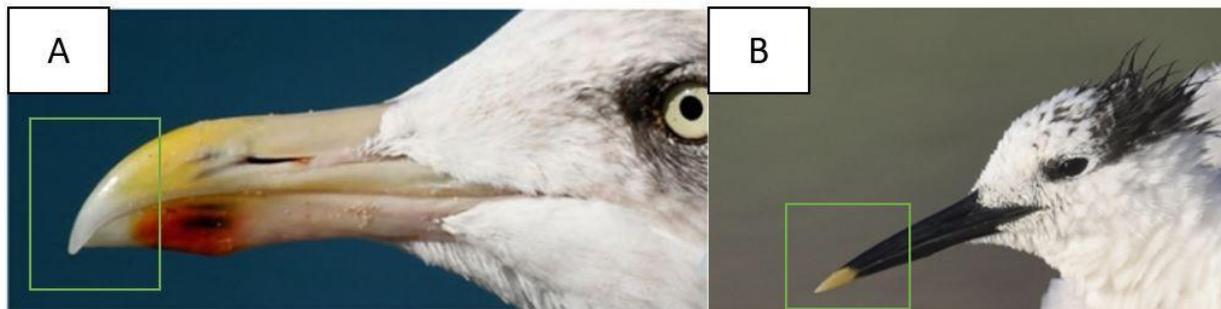
- *Lutte contre les ectoparasites*

La cire uropygienne, comme évoqué ci-dessus possède des propriétés antibactériennes et anti fongiques. De plus, nous avons également observé que la présence de parasites à l'origine de prurit déclenche un comportement de toilettage (Delius, 1988). Leclaire *et al.* (2014) ont remarqué que plus la charge parasitaire est importante, plus la quantité de cire uropygienne produite et les comportements pour l'appliquer augmentent.

A l'inverse, des anomalies de la taille du bec ou des pattes entraînent une augmentation du nombre de parasites. Clayton *et al.* (1999) ont relevé que des anomalies du bec pouvait générer davantage de poux et sélectionner des parasites de plus grande taille, par rapport aux individus témoins doté d'un bec fonctionnel, ne comptant que des poux étaient de plus petite taille, plus mobile. De même, en cas d'anomalie des pattes, le nombre de parasites présent sur la tête et le cou est plus élevé (Bush et Clayton, 2018). Les individus capables de se toiletter correctement peuvent héberger jusqu'à deux fois moins de poux que des oiseaux ne pouvant pas se toiletter (Bush et Clayton, 2023).

Des adaptations anatomiques contribuent à la lutte contre les ectoparasites. Clayton *et al.* (2005) ont ainsi souligné l'existence d'une saillie maxillaire du bec de 2 millimètres chez de nombreuses espèces (Figure 46). Son impact a été étudié chez les pigeons bisets (*Columba livia*). Lorsque la saillie maxillaire était retirée expérimentalement, la charge parasitaire augmentait fortement. Après repousse de la saillie, la charge parasitaire revenait à son niveau initial. Une force de cisaillement semblait en cause dans ce cas. En effet, lorsque la saillie maxillaire était présente, les mouvements entre mandibule et maxille pouvait atteindre jusqu'à 31 mouvements par seconde. Privé de ce surplomb, les forces de cisaillement était bien inférieure et présentait peu d'effet sur les ectoparasites. Cette saillie n'ayant aucune conséquence sur la prise alimentaire, elle semble bien correspondre donc à une adaptation dans la lutte contre les parasites.

Figure 46 : surplomb maxillaire chez un goéland argenté (*Larus argentatus*) (Bush et Clayton, 2018), absent chez une sterne de cabot (*Thalasseus acutirostris*) (Y le Boulicaut).



La mue pourrait également avoir un effet sur la réduction des populations de parasites, cependant, Clayton *et al.* (2010) précise que de nombreuses inconnues persistent à ce sujet. En effet, même si la quantité de parasites dans le plumage fluctue selon les saisons et semble globalement en accord avec les mues, d'autres facteurs de confusion comme les variations d'ambiance climatiques (température, hygrométrie) peuvent jouer un rôle sur ces fluctuations. Enfin, la mue étant une période de risque car très énergivore, elle pourrait au contraire parfois favoriser la prolifération parasitaire.

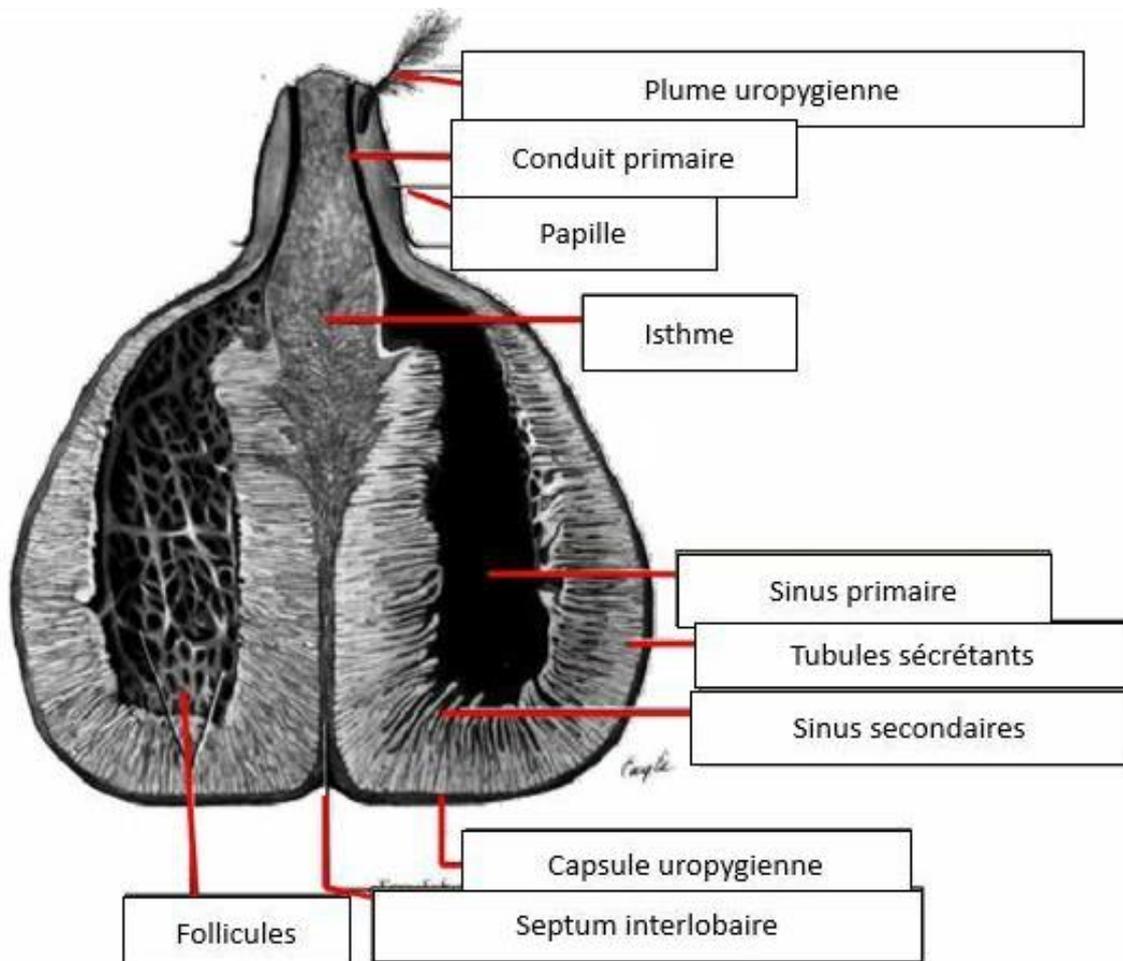
c. Application des sécrétions uropygienne

Les oiseaux ne possèdent pas de glandes sébacées, à l'exception, pour une partie d'entre eux, de la glande uropygienne. Certaines espèces, comme les Psittacidés en sont privées. Lorsque cette glande est présente, elle est située sur le croupion, dorsalement aux vertèbres caudales, au-dessus des muscles élévateurs de la queue, à la base des plumes de la queue.

Cette glande varie en taille et en forme selon les espèces, sans que ces variations puissent être associées à des différences d'habitat (Salibian, 2009).

C'est un organe bilobé, les deux côtés étant séparés par un septum interlobaire et entourés par une capsule (Figure 47). Chaque lobe est formé par un ensemble de tubules produisant une sécrétion, s'abouchant à des conduits terminaux aboutissant à des pores situés au sommet d'un pédoncule. La production de cire va être stimulée par le frottement du bec sur la glande, puis répartie sur le plumage lors du toilettage par des séquences précises détaillées plus bas.

Figure 47 : représentation anatomique de la glande uropygienne (traduit d'après Jacob et Ziswiler, 1982).



La cire, liposoluble et hydrofuge, possède une grande capacité d'étalement et résiste à l'effet du dioxygène. Elle a un rôle dans l'imperméabilisation, le maintien de la flexibilité des plumes, l'absorption de particules, ainsi que des propriétés antibactériennes et antimycotiques. Les propriétés olfactives de la glande peuvent intervenir dans la reconnaissance interindividuelle. Cette cire protège également les plumes d'un vieillissement prématuré, en ayant un rôle de lubrification du bec et des plumes pour éviter que celles-ci et notamment leurs barbules ne soient abimées par l'action mécanique du bec (Figure 48) (Lucas et Stettenheim, 1972).

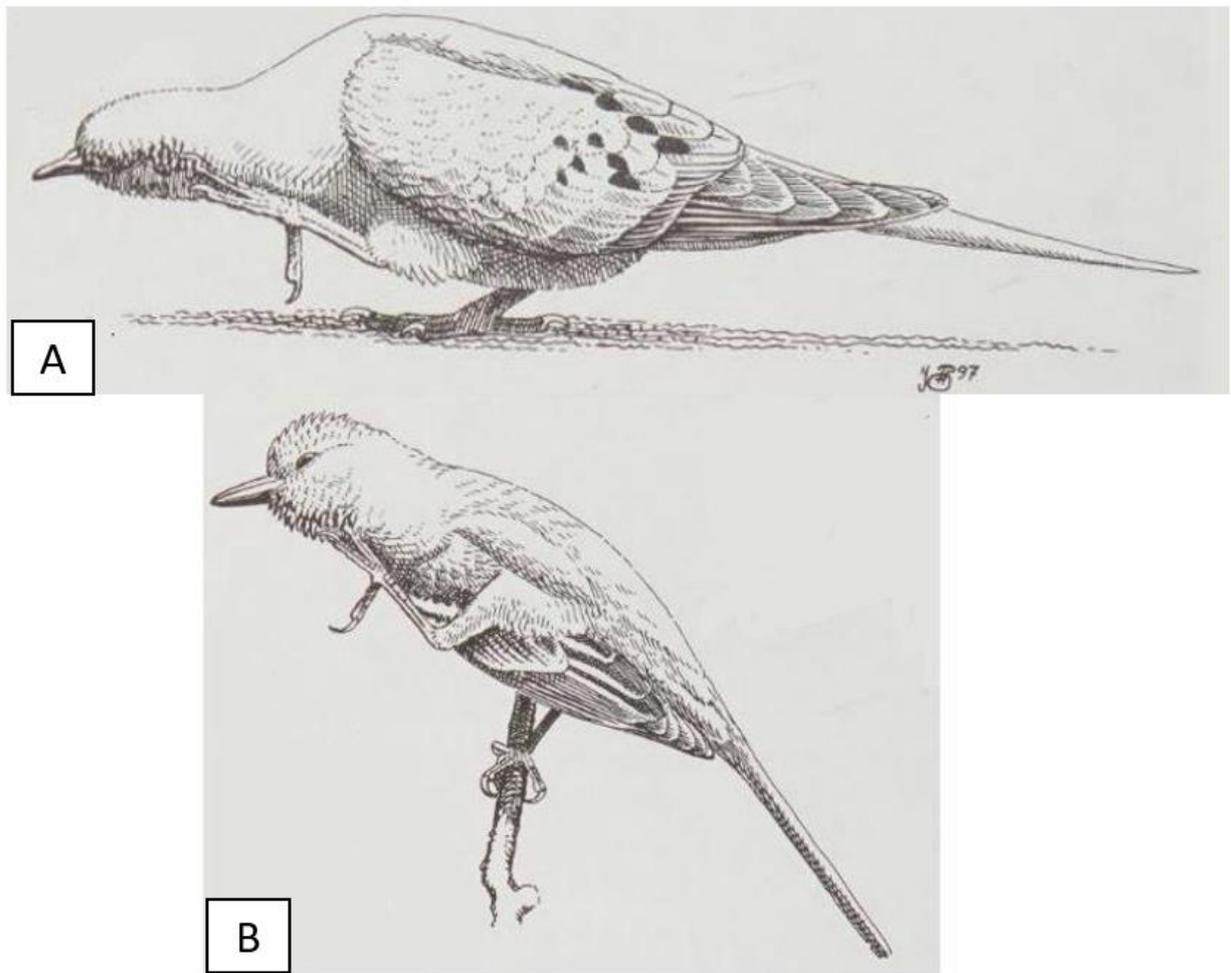
Les constituants majeurs des sécrétions de la glande uropygienne sont des cérides ou esters d'alcools gras. La longueur des chaînes carbonées de ces esters varie selon l'ordre et la famille auxquels appartient l'oiseau. La composition peut parfois varier selon la prise alimentaire (*Chemical zoology*, 1967).

Figure 48 : sterne de cabot (*Thalasseus aculavidus*) frottant son bec sur la glande uropygienne pour en récupérer les sécrétions (Y. Le Boulicaut).



Pour atteindre les plumes de la tête, non accessibles au bec directement, l'oiseau utilise ses pattes, généralement après avoir appliqué sur elles des sécrétions uropygiennes au moyen du bec. Puis deux techniques sont employées, soit en passant la patte sous l'aile soit au-dessus (Figure 49). Chaque espèce recourt généralement à une seule de ces possibilités.

Figure 49 : illustration des deux méthodes de toilettage de la tête à l'aide des pattes (A) en passant sous l'aile et (B) au-dessus de l'aile (Lovette et Fitzpatrick, 2016a).



La cire uropygienne pouvant contenir des pigments, l'oiseau peut donc les appliquer sur ses plumes durant le toilettage. En effet, Amat (2010) a observé l'application des sécrétions contenant des pigments caroténoïdes chez le flamant rose (*Phoenicopterus roseus*) et mis en relation la quantité de cire appliquée avec l'obtention de couleurs plus vives. L'application de la cire était plus importante durant la période de reproduction, suggérant un rôle dans la communication. Les individus les plus colorés étaient ceux qui trouvaient un partenaire le plus rapidement pour initier la fabrication du nid.

L'activité de la cire uropygienne sur les agents infectieux est étudiée mais demeure difficile à déterminer précisément. Elle pourrait avoir un impact sur les poux *in vitro* mais la quantité de ces parasites ne semblait pas varier entre adultes privés de glande uropygienne et témoins (Moyer *et al.*, 2003). La cire uropygienne influence la croissance des bactéries. Law-Brown et Meyers (2003) ont identifié 17 composants chimiques présents dans ces sécrétions et exposé des bactéries à chacun de ces d'entre eux, 7 ont inhibé la croissance bactérienne. De plus, le traitement de la glande uropygienne avec des antibiotiques induit une forte réduction du nombre de composants, de 17 à 2 accompagné d'une nette augmentation du cholestérol. Ces essais montrent que les composants de la cire pourraient être synthétisés par des bactéries commensales. Cette sécrétion pourrait également avoir des effets sur certains champignons (Pugh, 1972). Elle contribuerait au bon équilibre du microbiote des plumes, en favorisant la croissance d'espèces bénignes et inhibant la croissance d'agents pathogènes, comme *Bacillus licheniformis* (Shawkey *et al.*, 2003).

d. Toilettage mutuel

Les Psittacidés et les Laridés sont des espèces grégaires, voire coloniales. L'influence du groupe sur le toilettage est multiple. En effet, un individu peut être stimulé par la vue d'un autre effectuant une baignade ou un toilettage. Cela est d'autant plus vrai lorsque c'est l'oiseau dominant du groupe qui initie un toilettage (Van Rhijn 1977).

Le toilettage mutuel peut être exprimé comme un acte de dominance ou au contraire d'apaisement, envers les jeunes et au sein d'un couple. Il est généralement dirigé vers les zones auxquelles l'oiseau a peu d'accès lui-même, notamment la tête (Figure 50). Il permet un entretien de ces zones, particulièrement dans la lutte contre les parasites. Radford et Du Plessis (2006) ont observé que le toilettage mutuel observé chez l'irrisor moqueur (*Phoeniculus purpureus*) remplissait des rôles à la fois sociaux et de lutte contre les parasites. Selon ces auteurs, le toilettage mutuel des parties du corps facilement accessibles, telles que les ailes, le dos et la poitrine, serait influencé par la taille du groupe et le statut de dominance, indiquant ainsi une fonction sociale. En revanche, le toilettage mutuel des parties de la tête et du cou se produisait à des taux similaires chez les individus dominants et subordonnés, suggérant une fonction principalement hygiénique.

Figure 50 : toilettage des zones du cou par un congénère, chez des conures de Molina (*Pyrrhura molinae*) (F. Armellini).



Chez des pigeons bisets (*Columba livia*) pratiquant un toilettage mutuel moins de 2 % de leur temps d'éveil, le nombre moyen de poux était de 25,2 par oiseau contre 10,6 pour les individus engageant ce comportement sur une période supérieure à 2 % de leur temps (Villa *et al.*, 2016).

3. Comportements de protections

Les bains sont une partie importante des comportements de nettoyage. Ils peuvent s'effectuer dans différents substrats : sable, eau, neige ou poussière.

A. Bains d'eau

a. Utilité

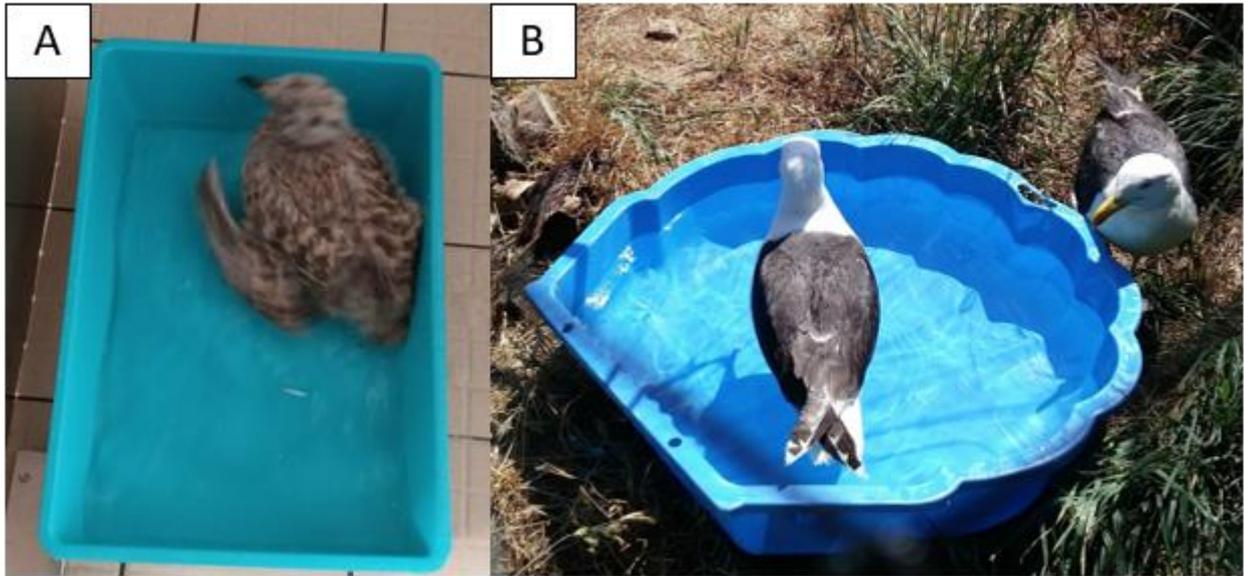
Les bains d'eau permettent principalement de nettoyer les poussières et d'enlever le surplus de cire uropygienne. Ils hydratent également les plumes. Calamus comme rachis, suite à une déformation mécanique, peuvent recouvrer leur forme initiale après hydratation et séchage de la plume (Sullivan, 2018). Cette propriété résulte de la réhydratation de la matrice interne de ces structures, qui vont gonfler et appliquer des forces sur la structure externe assouplie par l'eau et permettre à la plume de reprendre sa forme initiale. En séchant, les structures vont durcir et la plume retrouver la résistance nécessaire à sa pleine fonctionnalité.

Brilot (2009) a évalué l'incidence de l'accès au bain sur les fonctionnalités du plumage, notamment en lien avec le vol en évaluant les paramètres de vitesse et de précision. Les individus privés de la possibilité de se baigner présentaient une diminution d'une part de leur précision en vol, c'est-à-dire leur capacité à éviter des obstacles présents sur leur trajectoire de vol, et d'autre part, de leur vitesse. L'hypothèse sous-jacente portait sur l'acquisition d'une capacité mécanique optimale suite à un bain d'eau, avec un rétablissement de la forme optimale des plumes et de l'engrènement complet des barbules.

De même, l'accès à des bains d'eau réduit l'anxiété, ce qui se traduit par une diminution de la sensibilité aux cris d'alerte. Au contraire, les oiseaux privés d'accès à l'eau manifestent une aversion à la prise de risque et une sensibilité accrue aux cris d'alerte. Cela pourrait être lié à une capacité réduite de fuir en cas de menace avérée (Brilot *et al.*, 2009).

Les bains étant donc nécessaires pour entretenir le plumage et son imperméabilité, il est recommandé en centre de soins à la faune sauvage, lors de la réhabilitation des oiseaux d'inclure dans le protocole de prise en charge une mise en contact progressive avec l'eau (Figures 51). Ces procédures comprennent la vérification de l'imperméabilité du plumage, en contrôlant que l'eau n'imbibe pas le plumage par capillarité mais au contraire forme des gouttes qui glissent sur les plumes et en s'assurant de la flottabilité de l'individu. Les oiseaux aquatiques doivent être examinés attentivement pour s'assurer qu'ils n'ont ni blessures aux pattes, ni plaies de bréchet dues à un contact prolongé avec le sol suite à une position de décubitus sternal prolongé. Le plan d'eau doit être adapté pour éviter que les pattes ne frottent contre le fond, et pour les oiseaux marins, il est crucial de maintenir une salinité appropriée dans l'eau pour éviter des problèmes de santé liés au sodium (Miller *et al.*, 2012).

Figure 51 : (A) jeune goéland argenté (*Larus argentatus*) dans un bain d'eau, en train de s'ébrouer dans l'eau et (B) goéland marin (*Larus marinus*) adulte dans un bain d'eau, centre LPO île grande (source photo personnelle).



b. Description des bains d'eau

Il existe plusieurs types de bains d'eau, soit en eau stagnante soit sous la pluie ainsi que sur des litières ou feuillages mouillés. Ce dernier cas de figure présente l'avantage de pouvoir être effectué après une pluie lorsque le soleil est revenu, permettant à l'oiseau de nettoyer ses plumes puis de se sécher au soleil.

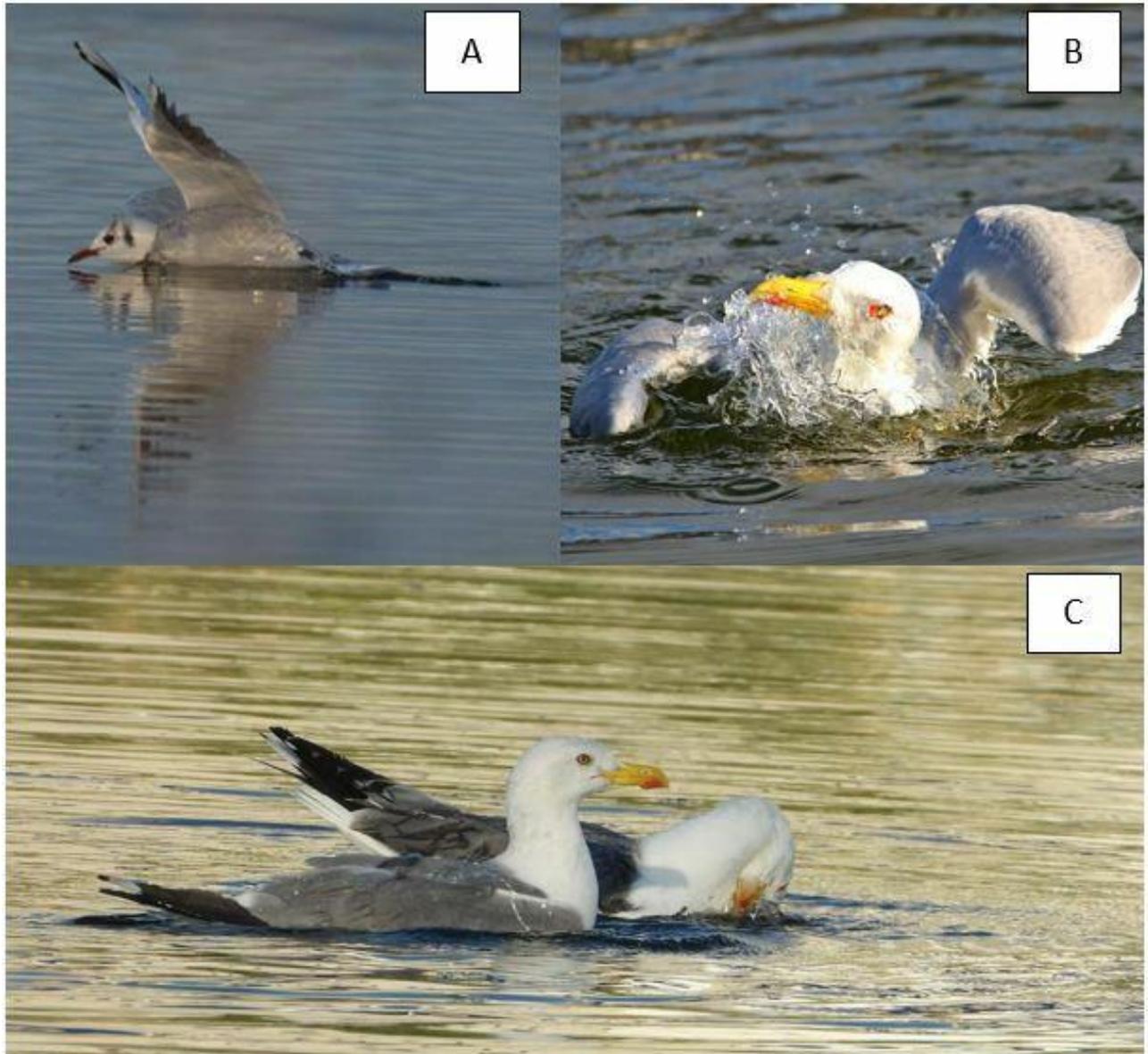
La fréquence de baignade dans une journée dépend également des conditions environnementales. En hiver, les individus présentent moins de comportements de baignade que l'été.

- *Méthode de baignade*

Le bain en eau stagnante peut être effectué de différentes manières (Slessers, 1970). Quand l'oiseau a pied, il est alors debout, écarte les plumes pour permettre à l'eau d'accéder à la peau, le tout accompagné de mouvements saccadés des ailes pour éclabousser le reste du corps. Il plonge également plusieurs fois la tête et le cou dans l'eau puis effectue des mouvements de roulements d'un côté puis de l'autre. Ces derniers créent un courant d'eau qui va circuler à la base des plumes pour nettoyer les poussières. Ce type de baignade est notamment observé lors de températures élevées et pourrait participer à la thermorégulation (Figure 52).

Dans d'autres situations, l'oiseau plonge dans l'eau puis retourne sur un perchoir et secoue ses plumes. Ce type de bain bref concerne notamment les espèces qui n'ont pas la force dans les pattes nécessaire pour ne pas chuter dans l'eau.

Figure 52 : figures de baignades, (A) mouette rieuse (*Chroicocephalus ridibundus*) adulte en plumage internuptial plongeant dans une eau douce (C. Wagner), (B) goéland leucophée (*Larus michahellis*) en train de battre des ailes pour créer un mouvement d'eau (R. Moulai), (C) goéland leucophée (*Larus michahellis*) plongeant la tête dans l'eau (R. Moulai).



Le bain sous la pluie permet à l'oiseau d'économiser de l'énergie en étendant simplement les ailes sous l'eau et laissant les gouttes passer entre les plumes.

Ces différentes méthodes dépendent donc de l'espèce et des capacités physiques de l'individu, de l'environnement et des conditions météorologiques.

Elles dépendent enfin de la confiance qu'a l'individu dans sa sécurité, car un bain intégral alourdit les plumes, limitant ainsi la fuite et le vol. De plus, lors des mouvements de roulis dans l'eau, l'oiseau a une vision et une audition réduites.

En cas de sensation de danger, l'immersion tout comme les mouvements de roulis et le temps de la baignade sont limités. L'oiseau adopte également de nombreux temps de pause pour observer alentours.

- *Fin de baignade*

La séquence de nettoyage se termine par des techniques de séchage, par exemple en s'ébrouant pour extraire la majorité de l'eau, en gonflant le plumage pour favoriser l'évaporation, en adoptant des comportements de nettoyage pour retirer l'eau ainsi qu'en appliquant des sécrétions uropygiennes. Cela permet de réduire le temps où la mobilité est réduite. Certains individus peuvent effectuer des figures acrobatiques en vol pour retirer l'eau (Figure 53).

Figure 53 : sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) effectuant des figures aériennes favorisant la chute de l'eau après une baignade (Y. Le Boulicaut).



B. Bains de poussière

Les bains de poussière concernent plutôt les oiseaux majoritairement terrestres et passant un temps considérable au sol. Ils constituent un complément aux bains d'eau.

a. Réalisation des bains de poussière

Les oiseaux trouvent une zone poussiéreuse, composée de particules fines ou pulvérulentes. Ils s'accroupissent alors sur ce terrain et se nettoient en utilisant le substrat directement au moyen du bec ou bien en se frottant le ventre contre le sol. Le type de substrat présent influence la fréquence de bain ainsi que la durée du comportement. L'augmentation de la charge parasitaire provoque une augmentation de la durée du bain de poussière et leur fréquence. Cela pourrait être dû au fait que la présence de parasites induit des lésions de la peau et entraîne du prurit, que le bain pourrait alors apaiser (Vezzoli *et al.*, 2015).

b. Utilité

Le caractère spoliatif de la poussière et du sable permet de retirer les peaux mortes et de fixer la cire uropygienne usée pour la retirer plus efficacement. L'oiseau peut ensuite appliquer de nouvelles sécrétions sur les plumes après le bain (Borchelt et Duncan, 1974). L'implication des bains de poussière dans la lutte contre les ectoparasites est étudiée et pourrait agir à plusieurs échelles. Ce comportement entraîne une diminution de la population de poux et acariens. Leur nombre augmente de nouveau en cas de privation de bain ; les substrats soufrés seraient plus efficaces sur les parasites que les substrats neutres (kaolin, terre de diatomées). Ces particules fines entraîneraient la dessiccation de la cuticule des parasites (Martin et Mullens, 2012). Les bains de sable, dont les particules sont de plus grande taille, sont sans effet sur les populations de parasites (Vezzoli *et al.*, 2015).

C. Exposition au soleil

a. Réalisation des bains de soleil

Les oiseaux se placent au sol, les ailes écartées, les plumes ébouriffées, la queue étendue, sous les rayons directs du soleil. Généralement, ce bain de soleil a lieu après un bain d'eau pour permettre à l'oiseau de sécher plus rapidement, durant une éclaircie après une période pluvieuse mais sont également observables le matin. Une infestation parasitaire forte stimule également l'exposition au soleil (Blem et Blem, 1993).

b. Utilité

Les bains de soleil sont impliqués dans la thermorégulation en séchant ou réchauffant les individus. L'exposition au soleil est nécessaire à la synthèse de la vitamine D, essentielle à la formation correcte des plumes.

Cette exposition contrôlée à la chaleur permet également de lutter contre les parasites qui préfèrent les zones fraîches ou sont lucifuges. Des modèles d'ailes infestées de poux exposés au soleil ont présenté une forte diminution de la charge parasitaire en comparaison avec des modèles placés à l'ombre (Moyer et Wagenbach, 1995). L'exposition solaire induit des changements de répartition des parasites, qui peuvent devenir plus vulnérables aux comportements de toilettage (Blem et Blem, 1993).

Les effets des ultraviolets ont également été observés comme inhibant la croissance de bactéries, notamment certaines se développant sur les plumes à l'instar de *Bacillus licheniformis* (Saranathan, 2007).

Enfin, l'exposition au soleil participe à l'entretien des plumes. Les rayons ultraviolets (UV) ont un effet durcissant sur la kératine en induisant des réactions chimiques (James, 2018). Ce rôle est néanmoins toujours discuté et il est important de noter que l'exposition excessive aux UV peut également avoir des effets négatifs sur les plumes et la kératine en provoquant des dommages, tels que la décoloration ou la dégradation de la macromolécule structurale. En conséquence, les oiseaux ont développé des mécanismes de régulation pour éviter une exposition excessive aux rayons UV et pour protéger leurs plumes.

D. Application de produits issus de l'environnement

Les oiseaux appliquent des substances de l'environnement sur leur plumage, dans un but de lutte contre les ectoparasites principalement. Ils peuvent ainsi frotter sur leur plume des fourmis, coléoptères, chenilles ou bien des produits végétaux.

Parfois, ils cherchent une fourmilière et s'étendent dessus pour permettre aux insectes de circuler entre les plumes. Dans certains cas, ils attrapent une de ces fourmis et la frottent contre les plumes. Ce comportement aurait pour but d'étaler des contenus toxiques pour les parasites, comme l'acide formique. Pour les oiseaux se nourrissant également d'insecte, cela permettrait de retirer la partie externe et toxique de l'insecte puis de le manger avec moins de risques (Revis, 2004).

Certains oiseaux utilisent des agrumes en les frottant sur les plumes, comme le citron vert dont l'écorce contient du D-limonène toxique pour les poux Phtiraptères (Clayton et Vernon, 1993). Des feuilles peuvent aussi être employées, comme par exemple les feuilles de goyavier de Galápagos (*Psidium galapegeium*) dont les extraits repoussent les moustiques et mouches (Cimadam *et al.*, 2016) et ralentissent la croissance de certains parasites comme la mouche *Philornis downsi* (Koop *et al.*, 2016).

Il est néanmoins difficile d'évaluer l'impact de ces comportements car les concentrations en molécules permettant d'inhiber les parasites testées en laboratoire sont très supérieures aux concentrations estimées sur le plumage (Bush et Clayton, 2018).

Conclusion

Le toilettage de l'oiseau est un comportement multifactoriel, qui se doit d'être précis et efficace et qui prend une place essentielle dans le budget-temps de l'oiseau. Plusieurs déterminants putatifs sont associés à ce comportement comme l'espèce (composante génétique), l'élevage par les parents (composante ontologique) les conditions de l'environnement, la charge parasitaire, le degré de souillure, le niveau de stress de l'oiseau.

Le toilettage comprend différentes séquences dont le but et l'enjeu sont différents. Les bains d'eau permettent de rétablir l'élasticité de la plume, de retirer le surplus de cire uropygienne mais peuvent également mettre en danger l'oiseau car il s'alourdit et est davantage exposé aux pertes thermiques. Il doit donc s'engager dans un processus de séchage du plumage en gonflant les plumes ou en s'exposant au soleil par exemple. Le lissage par le bec permet de rétablir l'ultrastructure des barbes et barbules, qui garantit l'imperméabilité, la qualité du vol et l'isolation thermique. Il participe également activement à la lutte contre les ectoparasites. Les zones non accessibles par le bec sont grattées par les pattes. Ces comportements de lissage et grattage permettent également l'application de cire uropygienne. Celle-ci agit comme un lubrifiant pour éviter que le bec n'abime les plumes, et serait impliquée dans la lutte contre des agents bactériens ainsi que le maintien d'une tension de surface participant à l'imperméabilisation.

Ces comportements sont donc très complexes et agissent sur les différentes propriétés physiques des plumes. Lorsque l'état général de l'oiseau est dégradé ou que l'oiseau ne parvient plus à effectuer le toilettage, les plumes se dégradent, deviennent fragiles et se fracturent. De plus, les ectoparasites se développent rapidement et contribuent à la dégradation du plumage. Un toilettage excessif, dans de mauvaises conditions de captivité notamment peuvent générer du picage, néfaste pour le plumage surtout s'il affecte une grande partie de leur plumage.

Ces données peuvent s'avérer utiles pour améliorer les conditions de la captivité, car beaucoup d'individus placés dans des environnements inadaptés présentent du picage. Il est nécessaire de veiller à la possibilité de bains d'eau et de sable dans les volières, de limiter la charge parasitaire en élevage. De plus, les enjeux concernant la récupération fonctionnelle du plumage sont très importants en centres de soins aux animaux de la faune sauvage et les progrès réalisés dans la compréhension de la structure du plumage permettront une meilleure prise en charge des individus mazoutés pour ne citer qu'eux.

Liste des références bibliographiques

- 123RF (2023) Plume. In 123RF. [https://fr.123rf.com/free-photo_185868007_plume.html] (consulté le 25/11/2023).
- ADRIAENS, P., MUUSSE, M., DUBOIS, P.J., *et al.* (2021) Les Laridés du Paléarctique occidental. Paris, Delachaux et Niestlé.
- ALTMANN, J. (1974) Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* vol. 49, n° 3-4, p. 227-266. [<https://doi.org/10.1163/156853974X00534>]
- AMAT, J.A., RENDÓN, M.A., GARRIDO-FERNÁNDEZ, J., *et al.* (2011) Greater flamingos *Phoenicopterus roseus* use uropygial secretions as make-up. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 65, n° 4, p. 665-673. [<https://doi.org/10.1007/s00265-010-1068-z>]
- ANDERSON, J.F., JOHNSON, R.C., MAGNARELLI, L.A., *et al.* (1986) Involvement of birds in the epidemiology of the Lyme disease agent *Borrelia burgdorferi*. *Infection and Immunity* vol. 51, n° 2, p. 394-396. [<https://doi.org/10.1128/iai.51.2.394-396.1986>]
- ANDRÉ, J.-P. (2007) Une introduction au comportement normal et pathologique des psittacidés. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France* vol. 160, n° 3, p. 199-204. [<https://doi.org/10.4267/2042/47885>]
- ANDRÉ, J.-P. (2001) Les maladies des oiseaux de cages et de volières, Collection médecine vétérinaire. Montligeon, Edition du point vétérinaire.
- ANDREU DE LAPIERRE, E. (2005) Dictionnaire pratique de médecine des NAC. Paris, Med'com.
- AVANZI, M. (2020) Gestes cliniques et thérapeutiques chez les NAC, Recueil De Cas Cliniques. Paris, Med'com.
- BANDURA, A. (2001) Social cognitive theory: an agentic perspective. *Annual Review of Psychology* vol. 52, p. 1-26. [<https://doi.org/10.1146/annurev.psych.52.1.1>]
- BARBOSA, A., MERINO, S. (2002) Effects of Feather Lice on Flight Behavior of Male Barn Swallows (*Hirundo Rustica*). *The Auk* vol. 119, p. 213-216. [<https://doi.org/10.1093/auk/119.1.213>]
- BARNESLEY, J.E., TAY, E.J., GORDON, K.C., *et al.* (2018) Frequency dispersion reveals chromophore diversity and colour-tuning mechanism in parrot feathers. *Royal Society Open Science* vol. 5, n° 7, p. 1-12. [<https://doi.org/10.1098/rsos.172010>]
- BARVE, S., RAMESH, V., DOTTERER, T.M., *et al.* (2021) Elevation and body size drive convergent variation in thermo-insulative feather structure of Himalayan birds. *Ecography* vol. 44, n° 5, p. 680-689. [<https://doi.org/10.1111/ecog.05376>]
- BAYS, T.B., LIGHTFOOT, T.L., MAYER, J. (2006a) Exotic Pet Behavior. St. Louis, Saunders - Elsevier.
- BAYS, T.B., LIGHTFOOT, T.L., MAYER, J. (2006b) Chapter 2 - Psittacine Behavior. In *Exotic Pet Behavior*. Saint Louis, Elsevier Health Sciences, p. 51-101.
- BLANCO, G., FRÍAS, O. (2001) Symbiotic Feather Mites Synchronize Dispersal and Population Growth with Host Sociality and Migratory Disposition. *Ecography* vol. 24, n° 2, p. 113-120. [<https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240201.x>]

- BLEM, C.R., BLEM, L.B. (1993) Do Swallows Sunbathe to Control Ectoparasites? An Experimental Test. *The Condor* vol. 95, n° 3, p. 728-730. [<https://doi.org/10.2307/1369619>]
- BONSER, R.H.C. (1996) The mechanical properties of feather keratin. *Journal of Zoology* vol. 239, n° 3, p. 477-484. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05937.x>]
- BONSER, R.H.C. (1995) Melanin and the Abrasion Resistance of Feathers. *The Condor* vol. 97, n° 2, p. 590-591. [<https://doi.org/10.2307/1369048>]
- BOOTH, D.T., CLAYTON, D.H., BLOCK, B.A. (1993) Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* vol. 253, n° 1337. [<https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0091>]
- BORCHELT, P.L., DUNCAN, L. (1974) Dustbathing and Feather Lipid in Bobwhite (*Colinus Virginianus*). *The Condor* vol. 76, n° 4, p. 471-472. [<https://doi.org/10.2307/1365824>]
- BOULINIER, T., DANCHIN, E. (1996) Population trends in Kittiwake *Rissa tridactyla* colonies in relation to tick infestation. *Ibis* vol. 138, n° 2, p. 326-334. [<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1996.tb04345.x>]
- BRILOT, B.O., ASHER, L., BATESON, M. (2009) Water bathing alters the speed–accuracy trade-off of escape flights in European starlings. *Animal Behaviour* vol. 78, n° 4, p. 801-807. [<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.07.022>]
- BRUSATTE, S.L., O'CONNOR, J.K., JARVIS, E.D. (2015) The Origin and Diversification of Birds. *Current Biology* vol. 25, n° 19, p. 888-898. [<https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.003>]
- BRUSH, A.H. (1967a) Chapter 5 Avian Pigmentation. *In Chemical Zoology*. New York : Academic Press.
- BRUSH, A.H. (1967b) Chapter 4 Feather Keratins. *In Chemical Zoology*. New York : Academic Press.
- BURTT, E.H., SCHROEDER, M.R., SMITH, L.A., *et al.* (2011) Colourful parrot feathers resist bacterial degradation. *Biology Letters* vol. 7, n° 2, p. 214-216. [<https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0716>]
- BURTT, E.H.Jr., ICHIDA, J.M. (2004) Gloger's Rule, Feather degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *The Condor* vol. 106, n° 3, p. 681-686. [<https://doi.org/10.1093/condor/106.3.681>]
- BUSH, S.E., CLAYTON, D.H. (2023) Does Preening Behavior Reduce the Prevalence of Avian Feather Lice (Phthiraptera: Ischnocera)? *Journal of Parasitology* vol. 109, n° 3, p. 145-147. [<https://doi.org/10.1645/23-2>]
- BUSH, S.E., CLAYTON, D.H. (2018) Anti-parasite behaviour of birds. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences* vol. 373, n° 1751. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0196>]
- BUSH, S.E., KIM, D., REED, M., *et al.* (2010) Evolution of Cryptic Coloration in Ectoparasites. *The American Naturalist* vol. 176, n° 4, p. 529-535. [<https://doi.org/10.1086/656269>]
- CAMPBELL, B., LACK, E. (1985) A Dictionary of birds. Staffordshire, Poyser.
- CAMPHUYSEN, K. (C. J.) (2011) Seabirds and chronic oil pollution: Self-cleaning properties of gulls, Laridae, as revealed from colour-ring sightings. *Marine Pollution Bulletin* vol. 62, n° 3, p. 514-519. [<http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.12.008>]

- CARBALLO, L., DELHEY, K., VALCU, M., *et al.* (2020) Body size and climate as predictors of plumage colouration and sexual dichromatism in parrots. *Journal of Evolutionary Biology* vol. 33, n° 11, p. 1543-1557. [<https://doi.org/10.1111/jeb.13690>]
- CASINI, S., FOSSI, M.C., GAVILAN, J.F., *et al.* (2001) Porphyrin levels in excreta of sea birds of the Chilean coasts as nondestructive biomarker of exposure to environmental pollutants. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* vol. 41, n° 1, p. 65-72. [<https://doi.org/10.1007/s002440010221>]
- CHATELAIN, M., FRANTZ, A., GASPARINI, J., *et al.* (2016) Experimental exposure to trace metals affects plumage bacterial community in the feral pigeon. *Journal of Avian Biology* vol. 47, n° 4, p. 521-529. [<https://doi.org/10.1111/jav.00857>]
- CIMADOM, A., CAUSTON, C., CHA, D.H., *et al.* (2016) Darwin's finches treat their feathers with a natural repellent. *Scientific Reports* vol. 6, n° 1, p. 1-9. [<https://doi.org/10.1038/srep34559>]
- CLAYTON, D.H., KOOP, J.A.H., HARBISON, C.W., *et al.* (2010) How Birds Combat Ectoparasites. *The Open Ornithology Journal* vol. 310, n° 41, p. 41-71. [<https://doi.org/10.2174/1874453201003010041>]
- CLAYTON, D.H., LEE, P.L.M., TOMPKINS, D.M., *et al.* (1999) Reciprocal Natural Selection on Host-Parasite Phenotypes. *The American Naturalist* vol. 154, n° 3, p. 261-270. [<https://doi.org/10.1086/303237>]
- CLAYTON, D.H., MOYER, B.R., BUSH, S.E., *et al.* (2005) Adaptive significance of avian beak morphology for ectoparasite control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 272, n° 1565, p. 811-817. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3036>]
- CLAYTON, D.H., VERNON, J.G. (1993) Common Grackle Anting with Lime Fruit and Its Effect on Ectoparasites. *The Auk* vol. 110, n° 4, p. 951-952. [<https://doi.org/10.2307/4088657>]
- COLBERN, D.L., GISPEN, W.H. (Éd.) (1988) Neural mechanisms and biological significance of grooming behavior. New York, New York Academy of Sciences.
- CROLL, D.A., MCLAREN, E. (1993) Diving metabolism and thermoregulation in common and thick-billed murre. *Journal of Comparative Physiology. B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* vol. 163, n° 2, p. 160-166. [<https://doi.org/10.1007/BF00263602>]
- CUNNINGHAM, S.J., ALLEY, M.R., CASTRO, I. (2011) Facial bristle feather histology and morphology in New Zealand birds: Implications for function. *Journal of Morphology* vol. 272, n° 1, p. 118-128. [<https://doi.org/10.1002/jmor.10908>]
- D'ANGIERI, A. (2007) The Encyclopedia of Agapornis. Sorocaba, Createa editora.
- DAVIES, R.R. (2000) Avian liver disease: Etiology and pathogenesis. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* vol. 9, n° 3, p. 115-125. [<https://doi.org/10.1053/ax.2000.7138>]
- DAWSON, A., KING, V.M., BENTLEY, G.E., *et al.* (2001) Photoperiodic Control of Seasonality in Birds. *Journal of biological rhythms* vol. 16, n° 4, p. 365-380. [<https://doi.org/10.1177/074873001129002079>]
- DE IULIIS, G., PULERÀ, D. (2011) The Dissection of Vertebrates, 2ème édition. New York, Academic Press.
- DELAUNAY, M.G., BRASSEY, C., LARSEN, C., *et al.* (2022) The evolutionary origin of avian facial bristles and the likely role of rictal bristles in feeding ecology. *Scientific Reports* vol. 12, n° 1, p. 1-11. [<https://doi.org/10.1038/s41598-022-24781-7>]

- DELIUS, J.D. (1988) Preening and Associated Comfort Behavior in Birds, Juan D. Delius. *In Neural Mechanisms and Biological Significance of Grooming Behavior*. New York, New York Academy of Sciences.
- DELOGU, M., DE MARCO, M.A., DI TRANI, L., *et al.* (2010) Can Preening Contribute to Influenza A Virus Infection in Wild Waterbirds? *PLoS ONE* vol. 5, n° 6, p. 113-115. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011315>]
- DE OLIVEIRA NEVES, A.C., GALVÁN, I., VAN DEN ABEELE, D. (2020) Impairment of mixed melanin-based pigmentation in parrots. *Journal of Experimental Biology* vol. 223, n° 12. [<https://doi.org/10.1242/jeb.225912>]
- DESROCHERS, D.W., REED, J.M., AWERMAN, J., *et al.* (2009) Exogenous and endogenous corticosterone alter feather quality. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* vol. 152, n° 1, p. 46-52. [<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.08.034>]
- DONELEY, B. (2004) Treating liver disease in the avian patient. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* vol. 13, n° 1, p. 8-15. [[https://doi.org/10.1053/S1055-937X\(03\)00053-7](https://doi.org/10.1053/S1055-937X(03)00053-7)]
- DOVE, C.J., KOCH, S.L. (2011) Microscopy of feathers: A practical Guide for Forensic Feather Identification. *The microscope* vol. 59, n° 2, p. 51-71.
- DRENCKHAHN, D., JEIKOWSKI, H. (1978) The myotendinous junction of the smooth feather muscles (mm. pennati). A light and electron microscopic study on a myoelastic system. *Cell and Tissue Research* vol. 194, n° 1, p. 151-162. [<https://doi.org/10.1007/BF00209241>]
- EGGERS, S., LOW, M. (2014) Differential demographic responses of sympatric Parids to vegetation management in boreal forest. *Forest Ecology and Management* vol. 319, p. 169-175. [<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.019>]
- FARNER, D.S., KING, J.R., PARKES, K.C. (1982) *Avian Biology*. New York, Academic Press.
- FAUX, C.M., LOGSDON, M.L. (2022) Case 28.1 - Impacted Uropygial (Preen) Gland. *In* Orsini, J.A., Grenager, N.S., de Lahunta, A. (Éd.), *Comparative Veterinary Anatomy*. New York, Academic Press, p. 1400-1415. [<https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91015-6.00130-8>]
- FAUX, C.M., LOGSDON, M.L., GRENAGER, N.S., *et al.* (2022) 6.0 Avian Landscape Figures (1–7). *In* Orsini, J.A., Grenager, N.S., de Lahunta, A. (Éd.), *Comparative Veterinary Anatomy*. Academic Press, p. 1251-1258. [<https://doi.org/10.1016/B978-0-323-91015-6.00159-X>]
- FISCHER, I., HALIŃSKI, Ł.P., MEISSNER, W., *et al.* (2017) Seasonal changes in the preen wax composition of the Herring gull *Larus argentatus*. *Chemoecology* vol. 27, n° 4, p. 127-139. [<https://doi.org/10.1007/s00049-017-0239-z>]
- FLORKIN, M., SCHEER, B.T. (Éd.) (1967) *Chemical zoology*. New York, Academic Press.
- FOURNET, T. (2021) Observation d'une Mouette rieuse adulte mélanique le 25 juillet 2020. *Le Passer* vol. 54.
- FRAIGNEAU, C. (2017) *Identifier les plumes des oiseaux d'Europe occidentale*. Paris, Delachaux et Niestlé.
- GALVÁN, I., DELGADO, M. del M., CAMARERO, P.R., *et al.* (2018) Feather content of porphyrins in Eurasian eagle owl (*Bubo bubo*) fledglings depends on body condition and breeding site quality. *Integrative zoology* vol. 13, n° 5, p. 569-578. [<https://doi.org/10.1111/1749-4877.12313>]

- GALVÁN, I., WAKAMATSU, K., CAMARERO, P.R., *et al.* (2015) Low-quality birds do not display high-quality signals: The cysteine-pheomelanin mechanism of honesty. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* vol. 69, n° 1, p. 26-38. [<https://doi.org/10.1111/evo.12549>]
- GARIBOLDI, A., AMBROGIO, A. (2018) Le comportement des oiseaux d'Europe, 2ème édition. Neuchâtel, Salamandre.
- GASTON, A.J., HIPFNER, J.M., CAMPBELL, D. (2002) Heat and mosquitoes cause breeding failures and adult mortality in an Arctic-nesting seabird. *Ibis* vol. 144, n° 2, p. 185-191. [<https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2002.00038.x>]
- GHENT UNIVERSITY (2023) Integument item 1 of 8 - Grown feathers. In *Histology of Birds*. [<http://www.histology-of-birds.com/galleries.php?id=40>] (consulté le 23/11/2023).
- GIROLAMO, N.D., STUDER, K., BRANDÃO, J., *et al.* (2023) Diagnosis and Long-term Treatment of Suspected Congenital Hypothyroidism in a Pigeon (*Columba livia domestica*). *Journal of Avian Medicine and Surgery* vol. 37, n° 3, p. 282-287. [<https://doi.org/10.1647/AVMS-D-22-00064>]
- GRIGGIO, M., HOI, H. (2006) Is Preening Behaviour Sexually Selected? An Experimental Approach. *Ethology* vol. 112, n° 12, p. 1145-1151. [<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01270.x>]
- GROSS, A.O. (1965) The incidence of albinism in north american Birds. *Bird Banding* vol. 36, n° 2, p. 67-71. [<https://doi.org/10.2307/4511145>]
- GUNDERSON, A.R., FRAME, A.M., SWADDLE, J.P., *et al.* (2008) Resistance of melanized feathers to bacterial degradation: is it really so black and white? *Journal of Avian Biology* vol. 39, n° 5, p. 539-545. [<https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2008.04413.x>]
- HANSEN, A.J., ROHWER, S. (1986) Coverable badges and resource defence in birds. *Animal Behaviour* vol. 34, p. 69-76. [[https://doi.org/10.1016/0003-3472\(86\)90007-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(86)90007-2)]
- HARLANDER-MATAUSCHEK, A., WASSERMANN, F., ZENTEK, J., *et al.* (2008) Laying Hens Learn to Avoid Feathers. *Poultry Science* vol. 87, n° 9, p. 1720-1724. [<https://doi.org/10.3382/ps.2007-00510>]
- HARMS, N.J., LEGAGNEUX, P., GILCHRIST, H.G., *et al.* (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* vol. 282, n° 1800, p. 2014-2085. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2085>]
- HASSANALIAN, M., ABDELMOULA, H., BEN AYED, S., *et al.* (2017) Thermal impact of migrating birds' wing color on their flight performance: Possibility of new generation of biologically inspired drones. *Journal of Thermal Biology* vol. 66, p. 27-32. [<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2017.03.013>]
- HAWKINS, G.L., HILL, G.E., MERCADANTE, A. (2012a) Delayed plumage maturation and delayed reproductive investment in birds. *Biological Reviews* vol. 87, n° 2, p. 257-274. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00193.x>]
- HAWKINS, G.L., HILL, G.E., MERCADANTE, A. (2012b) Delayed plumage maturation and delayed reproductive investment in birds. *Biological Reviews* vol. 87, n° 2, p. 257-274. [<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00193.x>]
- HENSON, S.M., GALUSHA, J.G., HAYWARD, J.L., *et al.* (2007) Modeling territory attendance and preening behavior in a seabird colony as functions of environmental conditions. *Journal of Biological Dynamics* vol. 1, n° 1, p. 95-107. [<https://doi.org/10.1080/17513750601032679>]

- HENSON, S.M., WELDON, L.M., HAYWARD, J.L., *et al.* (2012) Coping behaviour as an adaptation to stress: post-disturbance preening in colonial seabirds. *Journal of Biological Dynamics* vol. 6, n° 1, p. 17-37. [<https://doi.org/10.1080/17513758.2011.605913>]
- HOMBERGER, D.G., DE SILVA, K.N. (2003) The role of mechanical forces on the patterning of the avian feather-bearing skin: A biomechanical analysis of the integumentary musculature in birds. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* vol. 298B, n° 1, p. 123-139. [<https://doi.org/10.1002/jez.b.30>]
- HOPPE, S. (2023) Search results for: stress bar. In *Merck Veterinary Manual*. [<https://www.merckvetmanual.com/SearchResults?query=stress+bar>] (consulté le 25/11/2023).
- HORAK, K.E., BARRETT, N.L., ELLIS, J.W., *et al.* (2020) Effects of Deepwater Horizon oil on feather structure and thermoregulation in gulls: Does rehabilitation work? *Science of The Total Environment* vol. 718, n° 13, p. 73-80. [<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137380>]
- HUBBS, C.L., BARTHOLOMEW, G.A. (1951) Persistence of a Rare color Aberration in the Heermann Gull. *The Condor* vol. 53, n° 5, p. 221-227. [<https://doi.org/10.2307/1364955>]
- HUGHES, S.N., TOZZI, S., HARRIS, L., *et al.* (2014) Interactions of marine mammals and birds with offshore membrane enclosures for growing algae (OMEGA). *Aquatic Biosystems* vol. 10, p. 3. [<https://doi.org/10.1186/2046-9063-10-3>]
- JACOB, J., ZISWILER, V. (1982) The Uropygial Gland. In *Avian Biology*. New York, Academic Press, p. 199-324.
- JAMES, C., ASHER, L., HERBORN, K., *et al.* (2018) The effect of supplementary ultraviolet wavelengths on broiler chicken welfare indicators. *Applied Animal Behaviour Science* vol. 209, p. 55-64. [<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2018.10.002>]
- JENNI, L., WINKLER, R. (2020) *Moult and Ageing of European Passerines*, 2ème édition. Londres, Bloomsbury Publishing.
- JENNI-EIERMANN, S., HELFENSTEIN, F., VALLAT, A., *et al.* (2015) Corticosterone: effects on feather quality and deposition into feathers. *Methods in Ecology and Evolution* vol. 6, n° 2, p. 237-246. [<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12314>]
- JONES, M. (2008) Liver disease in avian patients (Proceedings). In *DVM 360*. [<https://www.dvm360.com/view/liver-disease-avian-patients-proceedings>] (consulté le 14/11/2023).
- JOVANI, R., ROHWER, S. (2017) Fault bars in bird feathers: Mechanisms, and ecological and evolutionary causes and consequences. *Biological Reviews* vol. 92, n° 2, p. 1113-1127. [<https://doi.org/DOI: 10.1111/brv.12273>]
- JÜRGEN, J. (1967) Chapter 6 Uropygial Gland Secretions and Feather Waxes. In *Chemical Zoology*. New York, Academic Press.
- KANE, O.J., UHART, M.M., RAGO, V., *et al.* (2012) Avian Pox in Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Journal of Wildlife Diseases* vol. 48, n° 3, p. 790-794. [<https://doi.org/10.7589/0090-3558-48.3.790>]
- KAZILEK, C. (2017) La biologie des plumes. In *Arizona State University*. [<https://askabiologist.asu.edu/explore/la-biologie-des-plumes>] (consulté le 22/11/2023).
- KHAN, J.S., PROVENCHER, J.F., FORBES, M.R., *et al.* (2019) Parasites of seabirds: A survey of effects and ecological implications. *Advances in Marine Biology* vol. 82, p. 1-50.

[<https://doi.org/10.1016/bs.amb.2019.02.001>]

- KIAT, Y., MAYROSE, A., SCHEKLER, I. (2022) Abnormal plumage in adult Common Terns *Sterna hirundo* during the breeding season. *Ardea* vol. 110, n° 2, p. 1-6. [<https://doi.org/10.5253/arde.2022.a7>]
- KOOP, J.A.H., KIM, P.S., KNUTIE, S.A., *et al.* (2016) An introduced parasitic fly may lead to local extinction of Darwin's finch populations. *The Journal of applied ecology* vol. 53, n° 2, p. 511-518. [<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12575>]
- KOSKI, M.A. (2002) Dermatologic diseases in psittacine birds: An investigational approach. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine, Anatomy and Disorders of the Integument* vol. 11, n° 3, p. 105-124. [<https://doi.org/10.1053/saep.2002.123981>]
- KRISTJÁNSSON, T.Ö., JÓNSSON, J.E., SVAVARSSON, J. (2016) Variation in nest composition and abundances of ectoparasites between nests in colonially breeding Common Eiders *Somateria mollissima*. *Bird Study* vol. 63, n° 3, p. 346-352. [<https://doi.org/10.1080/00063657.2016.1182965>]
- LATTIN, C.R., REED, M., DESROCHERS, D.W., *et al.* (2011) Elevated corticosterone in feathers correlates with corticosterone-induced decreased feather quality: a validation study. *Journal of Avian Biology* n° 42, p. 247-252. [<https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.05310.x>]
- LAW-BROWN, J., MEYERS, P.R. (2003) *Enterococcus phoeniculicola* sp. nov., a novel member of the enterococci isolated from the uropygial gland of the Red-billed Woodhoopoe, *Phoeniculus purpureus*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* vol. 53, n° 3, p. 683-685. [<https://doi.org/10.1099/ijs.0.02334-0>]
- LECLAIRE, S., MERKLING, T., RAYNAUD, C., *et al.* (2012) Semiochemical compounds of preen secretion reflect genetic make-up in a seabird species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 279, n° 1731, p. 1185-1193. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1611>]
- LECLAIRE, S., PIERRET, P., CHATELAIN, M., *et al.* (2014) Feather bacterial load affects plumage condition, iridescent color, and investment in preening in pigeons. *Behavioral Ecology* vol. 25, n° 5, p. 1192-1198. [<https://doi.org/10.1093/beheco/aru109>]
- LEHNER, P.N. (1992) Sampling Methods in Behavior Research. *Poultry Science* vol. 71, n° 4, p. 643-649. [<https://doi.org/10.3382/ps.0710643>]
- LEWIS, S., ROBERTS, G., HARRIS, M.P., *et al.* (2007) Fitness increases with partner and neighbour allopreening. *Biology Letters* vol. 3, n° 4, p. 386-389. [<https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0258>]
- LILJESTHRÖM, M., SCHIAVINI, A., REBOREDA, J.C. (2009) Chilean Swallows (*Tachycineta meyeni*) Adjust the Number of Feathers Added to the Nest with Time of Breeding. *The Wilson Journal of Ornithology* vol. 121, n° 4, p. 783-788.
- LIND, H. (1959) The Activation of an Instinct Caused by a « Transitional Action ». *Behaviour* vol. 14, n° 1/2, p. 123-135.
- LINEHAN, T., MOHSENI, K. (2020) Scaling trends of bird's alular feathers in connection to leading-edge vortex flow over hand-wing. *Scientific Reports* vol. 10, n°7905 p. 1-14. [<https://doi.org/10.1038/s41598-020-63181-7>]
- LOVETTE, I.J., FITZPATRICK, J.W. (2016a) Chapter 4 Feathers and Plumages, K. Bostwick. *In Handbook Of Bird Biology, 2016, 3ème édition.* Chichester, The Cornell lab of Ornithology, p. 101-147.

- LOVETTE, I.J., FITZPATRICK, J.W. (2016b) Chapter 5 Avian Flight, Bret W. Tobalske. *In Handbook Of Bird Biology, 2016*, 3ème édition. Chichester, The Cornell lab of Ornithology, p. 149-168.
- LOVETTE, I.J., FITZPATRICK, J.W. (2016c) Chapter 9 Avion Mating and Social Behavior, John Alcock. *In Handbook Of Bird Biology, 2016*, 3ème édition. Chichester, The Cornell lab of Ornithology, p. 313-354.
- LUCAS, A., STETTENHEIM, P. (1972) Avian Anatomy Integument Part I & II, Agriculture Handbook. Washington, U.S. government printing office.
- MA, R., KAZAMA, K., YASUTAKE, Y.C., *et al.* (2022) Dynamic body acceleration improves mapping of at-sea foraging behavior in black-tailed gulls *Larus crassirostris*. *Journal of Avian Biology* vol. 2022, n° 10, p. 1-12. [<https://doi.org/10.1111/jav.02869>]
- MADEC, I., PAGEAT, P., BOUGRAT, L., *et al.* (2008) Influence of a preen gland secretion on growth and meat quality of heavy broilers. *Animal* vol. 2, n° 4, p. 631-635. [<https://doi.org/10.1017/S1751731107001504>]
- MARTIN, C.D., MULLENS, B.A. (2012) Housing and dustbathing effects on northern fowl mites (*Ornithonyssus sylviarum*) and chicken body lice (*Menacanthus stramineus*) on hens. *Medical and Veterinary Entomology* vol. 26, n° 3, p. 323-333. [<https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2011.00997.x>]
- MATCOTT, J., BAYLIS, S., CLARKE, R.H. (2019) The influence of petroleum oil films on the feather structure of tropical and temperate seabird species. *Marine Pollution Bulletin* n° 138, p. 135-144. [<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.11.010>]
- MCGRAW, K.J., NOGARE, M.C. (2004) Carotenoid pigments and the selectivity of psittacofulvin-based coloration systems in parrots. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* vol. 138, n° 3, p. 229-233. [<https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2004.03.011>]
- MEDINA, I., NEWTON, E., KEARNEY, M.R., *et al.* (2018) Reflection of near-infrared light confers thermal protection in birds. *Nature Communications* vol. 9, n° 3610, p. 1-7. [<https://doi.org/10.1038/s41467-018-05898-8>]
- MILLER, E.A., (2012) Minimum standards for wildlife rehabilitation, Fourth edition. St. Cloud, Minnesota.
- MONTALTI, D., SALIBIÁN, A. (2000) Uropygial gland size and avian habitat. *Ornitologia neotropical* vol. 11, p. 297-306.
- MORANDIN, L.A., O'HARA, P.D. (2014) Fish oil disrupts seabird feather microstructure and waterproofing. *Science of The Total Environment* vol. 496, p. 257-263. [<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.07.025>]
- MOYER, B.R., DROWN, D.M., CLAYTON, D.H. (2002) Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. *Oikos* vol. 97, n° 2, p. 223-228. [<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970208.x>]
- MOYER, B.R., WAGENBACH, G.E. (1995) Sunning by Black Noddies (*Anous minutus*) May Kill Chewing Lice (*Quadraceps hopkinsi*). *The Auk* vol. 112, n° 4, p. 1073-1077. [<https://doi.org/10.2307/4089047>]
- MOYER, B.R., ROCK, A.N., CLAYTON, D.H. (2003) Experimental Test of the Importance of Preen Oil in Rock Doves (*Columba Livia*). *The Auk* vol. 120, n° 2, p. 490-496. [<https://doi.org/10.1093/auk/120.2.490>]

- MUNAWEERA, K., NGEH, L.N., BIGGER, S.W., *et al.* (2012) Towards a rational choice of pre-treatment agents for the cleansing of oiled wildlife, Australian Wildlife Rehabilitation Conference.
- MURPHY, M.E., KING, J.R., LU, J. (1988) Malnutrition during the postnuptial molt of White-crowned Sparrows: feather growth and quality. *Canadian Journal of Zoology* vol. 66, n° 6, p. 1403-1413. [<https://doi.org/10.1139/z88-206>]
- MURPHY, S.M., BRAUN, J.V., MILLAM, J.R. (2011) Bathing behavior of captive Orange-winged Amazon parrots (*Amazona amazonica*). *Applied Animal Behaviour Science* vol. 132, n° 3, p. 200-210. [<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.04.010>]
- NG, C.S., LI, W.-H. (2018) Genetic and Molecular Basis of Feather Diversity in Birds. *Genome Biology and Evolution* vol. 10, n° 10, p. 2572-2586. [<https://doi.org/10.1093/gbe/evy180>]
- NOMURA, T., IZAWA, E.-I. (2017) Avian brains: Insights from development, behaviors and evolution. *Development, Growth & Differentiation* vol. 59, n° 4, p. 244-257. [<https://doi.org/10.1111/dgd.12362>]
- NWAOGU, C.J., JARRETT, C., HELM, B. (2021) The Biology of Molt in Birds. *Ornithology* vol. 138, n° 4, p. 1-3. [<https://doi.org/10.1093/ornithology/ukab053>]
- PALESTIS, B.G., BURGER, J. (1998) Evidence for social facilitation of preening in the common tern. *Animal Behaviour* vol. 56, n° 5, p. 1107-1111. [<https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0907>]
- PAP, P., BARTA, Z., TÖKÖLYI, J., *et al.* (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* vol. 38, p. 471-478. [<https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2007.03958.x>]
- PAP, P.L., OSVÁTH, G., DAUBNER, T., *et al.* (2020) Down feather morphology reflects adaptation to habitat and thermal conditions across the avian phylogeny. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* vol. 74, n° 10, p. 2365-2376. [<https://doi.org/10.1111/evo.14075>]
- PAP, P.L., TÖKÖLYI, J., SZÉP, T. (2005) Frequency and consequences of feather holes in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Ibis* vol. 147, n° 1, p. 169-175. [<https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2004.00386.x>]
- PAP, P.L., VINCZE, O., WEKERLE, B., *et al.* (2017) A phylogenetic comparative analysis reveals correlations between body feather structure and habitat. *Functional Ecology* vol. 31, n° 6, p. 1241-1251.
- PRATX, I. (2004) Microscopie de plumes. *In Microscopies*. [<https://www.microscopies.com/DOSSIERS/Magazine/Articles/IP-PEROC/Peroc.htm>] (consulté le 23/11/2023).
- PRIN, J., PRIN, G., DE WAILLY, P. (2006) Les oiseaux exotiques., Atlas de l'ornithologie. Montagnac-La-Crempse, Animalia Editions.
- PROCTOR, H.C. (2003) Feather Mites (Acari: Astigmata): Ecology, Behavior, and Evolution. *Annual Review of Entomology* vol. 48, n° 1, p. 185-209. [<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.48.091801.112725>]
- PUGH, G.J.F. (1972) The contamination of Bird's feathers by fungi. *Ibis* vol. 114, n° 2, p. 172-177. [<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1972.tb02602.x>]

- RADFORD, A.N., DU PLESSIS, M.A. (2006) Dual function of allopreening in the cooperatively breeding green woodhoopoe, *Phoeniculus purpureus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 61, n° 2, p. 221-230. [<https://doi.org/10.1007/s00265-006-0253-6>]
- REDPATH, S. (1988) Vigilance levels in preening Dunlin *Calidris alpina*. *Ibis* vol. 130, p. 555-557. [<https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1988.tb02723.x>]
- REVIS, H.C., WALLER, D.A. (2004) Bactericidal and Fungicidal Activity of Ant Chemicals on Feather Parasites: An Evaluation of Anting Behavior as a Method of Self-Medication in Songbirds. *The Auk* vol. 121, n° 4, p. 1262-1268. [<https://doi.org/10.1093/auk/121.4.1262>]
- RIJKE, A.M., JESSER, W.A. (2011) The Water Penetration and Repellency of Feathers Revisited. *The Condor* vol. 113, n° 2, p. 245-254. [<https://doi.org/10.1525/cond.2011.100113>]
- RIVERA-PARRA, J.L., LEVIN, I.I., PARKER, P.G. (2014) Comparative Ectoparasite Loads of Five Seabird Species in the Galapagos Islands. *Journal of Parasitology* vol. 100, n° 5, p. 569-577. [<https://doi.org/10.1645/12-141.1>]
- ROGALLA, S., NICOLAÏ, M.P.J., PORCHETTA, S., *et al.* (2021) The evolution of darker wings in seabirds in relation to temperature-dependent flight efficiency. *Journal of The Royal Society Interface* vol. 18, n° 180, p. 1-11. [<https://doi.org/10.1098/rsif.2021.0236>]
- ROGALLA, S., SHAWKEY, M.D., D'ALBA, L. (2022) Thermal effects of plumage coloration. *Ibis* vol. 164, n° 4, p. 933-948. [<https://doi.org/10.1111/ibi.13100>]
- ROHWER, V.G., ROHWER, S., KANE, L. (2021) Filoplume morphology covaries with their companion primary suggesting that they are feather-specific sensors. *Ornithology* vol. 138, n° 3, p. 1-11. [<https://doi.org/10.1093/ornithology/ukab024>]
- ROMANO, A., RUBOLINI, D., CAPRIOLI, M., *et al.* (2011) Sex-Related Effects of an Immune Challenge on Growth and Begging Behavior of Barn Swallow Nestlings. *PloS one* vol. 6, n°7, p. 1-7. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022805>]
- ROSÉN, M., HEDENSTRÖM, A., BADAMI, A., *et al.* (1999) Hunting Flight Behaviour of the Eleonora's Falcon *Falco eleonora*. *Journal of Avian Biology* vol. 30, n° 4, p. 342-350. [<https://doi.org/10.2307/3677006>]
- ROY, S.G., BAKHRAT, A., ABDU, M., *et al.* (2023) Mutation in SLC45A2 leads to loss of melanin in parrot feathers. *BioRxiv*. [<https://doi.org/10.1101/2023.08.29.555428>]
- SAGE, B.L. (1962) Albinism and melanism in birds. *British Birds* vol. 55, n° 6, p. 201-232.
- SALIBIAN, A., MONTALTI, D. (2009) Physiological and biochemical aspects of the avian uropygial gland. *Brazilian Journal of Biology* vol. 69, n° 2, p. 437-446. [<https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000200029>]
- SARANATHAN, V., BURTT, E.H. (2007) Sunlight on feathers inhibits feather-degrading bacteria. *The Wilson Journal of Ornithology* vol. 119, n° 2, p. 239-245. [<https://doi.org/10.1676/05-123.1>]
- SCHREIBER, E.A., BURGER, J. (2002) *Biology of Marine Birds*. Boca Raton, Florida, CRC Press.
- SCOTT, G. (2010) *Essential ornithology*, Oxford biology. Oxford, Oxford University Press.
- SHAWKEY, M.D., PILLAI, S.R., HILL, G.E., *et al.* (2007) Bacteria as an Agent for Change in Structural Plumage Color: Correlational and Experimental Evidence. *The American Naturalist* vol. 169, n° 1, p. 112-121. [<https://doi.org/10.1086/510100>]

- SHAWKEY, M.D., PILLAI, S.R., HILL, G.E. (2003) Chemical warfare? Effects of uropygial oil on feather-degrading bacteria. *Journal of Avian Biology* vol. 34, n° 4, p. 345-349. [https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2003.03193.x]
- SLESSERS, M. (1970) Bathing behavior of land Birds. *The Auk* vol. 87, n° 1, p. 91-99. [https://doi.org/10.2307/4083660]
- SOLER, J.J., PERALTA-SÁNCHEZ, J.M., MARTÍN-PLATERO, A.M., *et al.* (2012) The evolution of size of the uropygial gland: mutualistic feather mites and uropygial secretion reduce bacterial loads of eggshells and hatching failures of European birds. *Journal of Evolutionary Biology* vol. 25, n° 9, p. 1779-1791. [https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02561.x]
- SRINIVASAN, S., CHHATRE, S.S., GUARDADO, J.O., *et al.* (2014) Quantification of feather structure, wettability and resistance to liquid penetration. *Journal of The Royal Society Interface* vol. 11, n° 96, p. 1-10. [https://doi.org/10.1098/rsif.2014.0287]
- STANKOWICH, T., BLUMSTEIN, D.T. (2005) Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 272, n° 1581, p. 2627-2634. [https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3251]
- STEFAN, L.M., GÓMEZ-DÍAZ, E., ELGUERO, E., *et al.* (2015) Niche Partitioning of Feather Mites within a Seabird Host, *Calonectris borealis*. *PLoS ONE* vol. 10, n° 12, p. 1-18. [https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144728]
- SULLIVAN, T.N., ZHANG, Y., ZAVATTIERI, P.D., *et al.* (2018) Hydration-Induced Shape and Strength Recovery of the Feather. *Advanced Functional Materials* vol. 28, n° 30, p. 1-9.
- TALBOTT, K.M., BECKER, D.J., SOINI, H.A., *et al.* (2022) Songbird preen oil odour reflects haemosporidian parasite load. *Animal Behaviour* vol. 188, p. 147-155. [https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.04.004]
- TERRILL, R.S., SHULTZ, A.J. (2023) Feather function and the evolution of birds. *Biological Reviews* vol. 98, n° 2, p. 540-566. [https://doi.org/10.1111/brv.12918]
- TÖKÖLYI, J., BÓKONY, V., BARTA, Z. (2008) Seasonal colour change by moult or by the abrasion of feather tips: a comparative study. *Biological Journal of the Linnean Society* vol. 94, n° 4, p. 711-721. [https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01027.x]
- TUBARO, P.L. (2003) A Comparative Study of Aerodynamic Function and Flexural Stiffness of Outer Tail Feathers in Birds. *Journal of Avian Biology* vol. 34, n° 3, p. 243-250.
- URVIK, J., RATTISTE, K., HÕRAK, P., *et al.* (2019) Uropygial gland size: a marker of phenotypic quality that shows no senescence in a long-lived seabird. *Biogerontology* vol. 20, n° 2, p. 141-148. [https://doi.org/10.1007/s10522-018-9782-4]
- VÁGÁSI, C. (2014) The origin of feather holes: A word of caution. *Journal of Avian Biology* vol. 45, p. 431-436. [https://doi.org/10.1111/jav.00359]
- VAN GROUW, H. (2021) What's in a name? Nomenclature for colour aberrations in birds reviewed. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* vol. 141, n° 3, p. 276-299. [https://doi.org/10.25226/bboc.v141i3.2021.a5]
- VAN RHIJN, J.G. (1977) The Patterning of Preening and Other Comfort Behavior in a Herring Gull. *Behaviour* vol. 63, p. 71-109. [https://doi.org/DOI:10.1163/156853977X00180]
- VANROMPAY, D., DUCATELLE, R., HAESBROUCK, F. (1995) Chlamydia psittaci infections: a review with emphasis on avian chlamydiosis. *Veterinary Microbiology* vol. 45, n° 2, p. 93-119. [https://doi.org/10.1016/0378-1135(95)00033-7]

- VEZZOLI, G., MULLENS, B.A., MENCH, J.A. (2015) Dustbathing behavior: Do ectoparasites matter? *Applied Animal Behaviour Science* vol. 169, p. 93-99. [https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.06.001]
- VILLA, S.M., GOODMAN, G.B., RUFF, J.S., *et al.* (2016) Does allopreening control avian ectoparasites? *Biology Letters* vol. 12, n° 7, p. 1-4. [https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0362]
- WANG, B., YANG, W., MCKITTRICK, J., *et al.* (2016) Keratin: Structure, mechanical properties, occurrence in biological organisms, and efforts at bioinspiration. *Progress in Materials Science* vol. 76, p. 229-318. [https://doi.org/10.1016/j.pmatsci.2015.06.001]
- WHITNEY, B. (2007) "Kleptoptily": How the Fork-tailed Palm-Swift Feathers Its Nest. *The Auk* vol. 124, n° 2, p. 712-715. [https://doi.org/10.1093/auk/124.2.712]
- WINTER, J. (1985) Partial albinism in a melanistic mew gull. *Western Birds* vol. 16, n° 4, p. 187-188.
- ZHAO, J.-S., ZHANG, J., ZHAO, Y., *et al.* (2020a) Data of feather recovering performance of birds and micro structure of pigeons' feathers. *Data in Brief* vol. 29, p. 1-11. [https://doi.org/10.1016/j.dib.2019.105100]
- ZHAO, J.-S., ZHANG, J., ZHAO, Y., *et al.* (2020b) Shaking the wings and preening feathers with the beak help a bird to recover its ruffled feather vane. *Materials & Design* vol. 187, p. 1-6. [https://doi.org/10.1016/j.matdes.2019.108410]

COMPORTEMENTS D'ENTRETIEN DU PLUMAGE

AUTEUR : Jeanne POIRIER

RÉSUMÉ :

Le plumage est essentiel à la survie des oiseaux car il contribue à des fonctions essentielles telles que le vol, l'imperméabilité et la thermorégulation. La structure des plumes répond à diverses contraintes d'élasticité, de flexibilité et de résistance. Leur morphologie peut varier considérablement en fonction de leur emplacement et de leur degré de spécialisation. Les dommages aux plumes peuvent avoir des conséquences dramatiques pour les oiseaux et engager leur survie.

Le toilettage permet de maintenir le plumage en bon état. Les oiseaux effectuent des d'entretien ritualisées, ce qui permet une meilleure efficacité. Le temps consacré à cette activité varie en fonction de nombreux facteurs, notamment l'éducation parentale, la santé du plumage, les parasites, les conditions météorologiques et le niveau de stress. La sécurité de l'oiseau peut également influencer ses activités, comme une baignade réduite en cas de menace.

Les études récentes ont permis de mieux comprendre la structure des plumes, y compris à l'échelle de l'ultrastructure des plumes mettant en jeu des barbules et leurs crochets qui garantissent leur intégrité et l'imperméabilité du plumage. De plus, la recherche progresse dans la compréhension des comportements essentiels au toilettage des oiseaux, comme la baignade permettant de rétablir l'élasticité de la plume, le lissage participant à la lutte contre les ectoparasites et le rôle de la cire uropygienne.

Ces connaissances peuvent avoir des implications pratiques, notamment pour les oiseaux placés en captivité. Il est essentiel de leur fournir des bains d'eau et de sable, de contrôler leurs parasites et de prévenir le picage. De plus, une meilleure compréhension de la composition et des fonctions du plumage d'une part et du rôle du toilettage d'autre part peut s'avérer cruciale dans les centres de soins aux animaux sauvages pour la récupération des oiseaux mazoutés, contribuant ainsi à leur survie.

MOTS CLÉS :

OISEAU, PLUMAGE, TOILETTAGE, BAIN, COMPORTEMENT, GLANDE UROPYGIENNE, PICAGE, PARASITISME

JURY :

Président : Pr Grégory JOUVION

Directeur de thèse : Dr Pascal ARNÉ

Examinatrice: Dr Veronica RISCO-CASTILLO

FEATHER MAINTENANCE BEHAVIOR

AUTHOR: Jeanne POIRIER

SUMMARY:

Plumage is essential to the survival of birds through its role in essential functions such as flight, waterproofing and thermoregulation. The structure of feathers responds to various constraints related to elasticity, flexibility and resistance. Feathers vary in appearance depending on their location and specialization. Damage to feathers can have dramatic consequences for birds.

Preening helps maintain the plumage in good condition. Birds perform ritualized grooming sequences, which allows for greater efficiency. The amount of time spent on grooming varies depending on multiple factors, including parental education, plumage health, parasite presence, weather conditions and stress levels. The bird's safety may also influence its activities, such as reduced swimming when threatened.

Recent studies provide a better understanding of the structure of the plumage, including the barbules and hooks that guarantee its integrity and impermeability. Additionally, research in understanding behaviors essential to bird grooming is advancing, such as bathing to protect feather elasticity, the anti-parasite's behaviors or the implication of the uropygial gland.

This knowledge can have practical implications, particularly in the case of birds living in captivity, where it is essential to provide water and sand baths, control parasites and prevent pecking. Additionally, understanding plumage can be crucial for care centers in areas such as the recovery of oiled birds, thereby contributing to their survival.

KEYWORDS:

BIRDS, PLUMAGE, PREENING, BATH, BEHAVIOR, UROPYGIAL GLAND, PECKING, PARASITISM

JURY:

Chairperson: Pr Grégory JOUVION

Thesis Director: Dr Pascal ARNÉ

Reviewer: Dr Veronica RISCO-CASTILLO