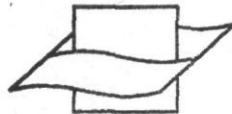


J. LECLERCQ & W. DELVINGT

12631

LES MIGRATIONS DES OISEAUX

Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene-Belgium - Tel. 059 / 60 37 15



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

LABORATOIRE DE ZOOLOGIE GÉNÉRALE
INSTITUT AGRONOMIQUE
DE L'ÉTAT
GEMBLoux (BELGIQUE)

J. LECLERCQ & W. DELVINGT

LES MIGRATIONS DES OISEAUX



LABORATOIRE DE ZOOLOGIE GÉNÉRALE
INSTITUT AGRONOMIQUE
DE L'ÉTAT
GEMBLoux (BELGIQUE)

I. — Introduction

Généralement les migrations aviennes répondent au diagnostic suivant. Après l'élevage des jeunes, les oiseaux quittent leur habitat pour aller passer le reste de l'année dans d'autres lieux. L'année suivante, ces oiseaux reviennent dans leur aire de nidification. Départ et retour se font chaque année, vers la même date caractéristique mais variable suivant les coordonnées géographiques. *Les migrations sont donc des déplacements synchroniques et réguliers de populations, suivis de retour.* Il est vain de chercher une définition plus circonstanciée tant les modalités de la migration varient suivant les espèces, les populations, les cas particuliers. Ici comme dans la plupart des domaines de l'histoire naturelle, l'esprit humain s'avère incapable d'intégrer dans une définition lapidaire l'extraordinaire diversité naturelle. Il n'atteint une modeste quiétude que s'il consent à un minimum d'efforts analytiques visant à mieux concevoir cette diversité.

Les migrations ne sont qu'une des expressions du cycle fonctionnel caractéristique des oiseaux en général, lui-même différant suivant les espèces, les races, les populations, voire les individus. La périodicité des migrations est en rapport avec la périodicité du cycle fonctionnel. Généralement, cette périodicité est annuelle. Il y a cependant des exceptions. Ainsi les jeunes cigognes d'Europe séjournant en Afrique ne regagnent leur patrie d'origine qu'à l'âge de trois ou quatre ans, lorsqu'elles ont atteint la maturité sexuelle. D'autres oiseaux ont un cycle pluriannuel ; certains, plus rares, ont une périodicité physiologique et migratoire inférieure à un an.

Des migrations répondant à la même diagnose générale s'observent aussi chez d'autres animaux : bisons, baleines, poissons, divers insectes et crustacés. Mais les migrations d'oiseaux sont celles qui impliquent les déplacements les plus longs et les plus réguliers, celles qui ont fait l'objet des observations les plus suivies, les plus nombreuses, les plus anciennes. Un petit historique de la question s'impose ici.

*
* *

Les disparitions saisonnières de nombreux oiseaux n'avaient pas manqué de susciter la curiosité des anciens. La Bible en parle à plusieurs reprises, ainsi dans Jérémie (VIII, 7) :

« Même la cigogne connaît dans les cieus sa saison,
La tourterelle, l'hirondelle et la grue
Observent le temps de leur arrivée... »

Anacréon, Homère, Hésiode, Aristophane pensent que les oiseaux vont passer la mauvaise saison dans des contrées plus favorables. Aristote en est moins sûr. Certes, il écrit d'abord dans le livre VIII de son Histoire des Animaux :

« Les grands ramiers et les bisets voyagent pareillement et ne passent point l'hiver ici, non plus que les hirondelles ni les tourterelles, mais les pigeons demeurent. Les cailles s'en vont aussi ».

Mais plus loin, il rapporte :

« On a trouvé des quantités d'hirondelles dans des creux, toutes dépouillées de plumes. On a vu des milans sortir de pareils endroits où ils paraissent pour la première fois. La cigogne, le merle, la tourterelle, l'alouette se cachent également »... « Les rouges-gorges et ceux qu'on appelle rouges-queues sont une métamorphose l'un de l'autre, le rouge-gorge est un oiseau d'hiver, le rouge-queue est un oiseau d'été ».

Les Romains — impitoyables gourmets — tuaient quantité d'oiseaux arrivant ou passant dans le midi de l'Europe. D'après Dion Cassius, ils dressaient les grues à se livrer bataille. Mais ils ne comprirent pas la signification des mouvements saisonniers des populations d'oiseaux. Encyclopédiste de talent mais piètre zoologiste, Pline l'Ancien s'en tient aux confusions d'Aristote.

Les différentes versions du *Physiologus* et les éditions successives et illustrées des Bestiaires n'ont pas amélioré l'état des connaissances. En 1485, Johann Wonnecke von Caub publia son *Gart der Gesundheit*, ouvrage qui eut beaucoup de succès et comportait les premières figures imprimées d'oiseaux. On y lit entre autre ceci :

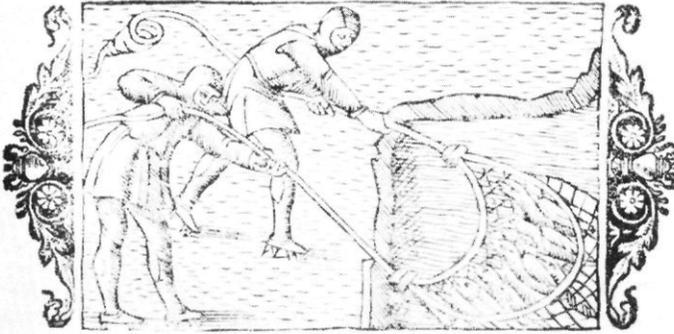
« L'hirondelle demande quand elle s'en va pour l'hiver les haultesses des montagnes et là est trouvée toute nue et sans plumes... »

Georgius Agricola (*De Animalibus subterraneis*, 1549) et Conrad Gesner (*Historia Animalium*, 1555) admettent aussi que les hirondelles vont se cacher pour hiverner. Olaus Magnus le croit également et fait accréditer l'explication d'une hibernation aquatique :

« Les Hirondelles sont souvent tirées par les pêcheurs hors de l'eau, comme une grosse boule, et s'entretiennent ensemble bec à bec, aile à aile, pié à pié, s'étans liées les unes aux autres vers le commencement de l'automne pour se cacher dedans les cannes et les rouzeaux » (fig. 1).

LIBER XX.

717



De mixtis Piscibus cum Hirundinibus.

CAP. XXI.



PROXIMO libro superiore XIX. cap. XXIX. in-
 troducta erat hæc imago . super hirundinibus hyemali tem-
 pore ab imperitis piscatoribus de aquis extractis , atque in
 ædes calidas importatis , & citò extinctis : nunc autem
 ostenditur hæc figura , mixtos pisces cum hirundinibus ca-
 pi , multotiesq; sine aibus illis hoc modo fieri glaciale
 piscaturam , ita ut retibus sub glaciem missis , tot pisces
 diversi generis capiuntur , quod vix educentium vires suffi-
 ciant , nisi sociæ manus ad extrahendum accedant . Patroni
 enim lacuum aliquos sibi referunt aquarum angulos , quasi privilegiatos , ut ex eis
 veluti ex pecorum stabulis infallibiliter pro voluptate eximant desiderabiles pisces .
 Mergunt sæpius dulces fabarum , pisorumq; trutices , & culmos ad istos angulos ,
 quatenus semper ea loca pisces habeant pro pascuis vberioribus , & reperiantur fre-
 quentius , cum opus sit , ibidem . Omnibus interim modis cauetur , ne viua calx
 ponatur prope aquas , quia omnium piscum pestis est irremediabilis .

Cauetur etiam ne quis arbores semitruncatas demergat in fun-
 do pisculento , ne retia rumpantur : insuper ne saxa
 ignita proiciantur in piscinas , neque lar-
 pides quadrangulares .

Hirundines ex-
 trahuntur ab a-
 quis .

Pisces cū hiru-
 dinibus mixti
 capiuntur .

Aquarū loca re-
 seruata pro pi-
 scibus .

Pisces quomo-
 do referuntur .
 Calx viua pis-
 cū pestis est .

Piscibus saxa
 ignita nocent .



PPP

FIG. 1. — Olaf Magnus : Historia de gentibus septentrionalibus earumque diversis
 statibus , conditionibus , moribus , ritibus , superstitionibus , disciplinis , exercitiis , regimine ,
 victu , bellis , fructuicis , instrumentis , ac mineris metallicis , et rebus mirabilis necnon uniersis
 pene animalibus in Septentrione de gentibus eorumque natura .

Romae , 1555 .

On retrouve des explications analogues dans une multitude d'ouvrages (1), naïvetés tenaces puisqu'on verra encore Linné (*Amoenitates Academicae*, 1749) et Cuvier (*Le Règne Animal*, 1817) soutenir que les hirondelles passent l'hiver dans des marais.

La thèse migrationniste s'affirme cependant dans les écrits de plusieurs naturalistes voyageurs (2) et dans l'*Histoire naturelle des Oiseaux* de Buffon. Elle trouve un atout dans les expériences de John Hunter prouvant que les hirondelles immergées meurent inévitablement, dans celles de Spallanzani (*Viaggi alle due Sicile*, 1792) qui montre qu'elles meurent aussi dans l'air refroidi artificiellement, et enfin dans celles d'Edward Jenner (*Frorieps Notizen*, 1824) qui réédite les essais de Hunter avec des martinets.

Au cours de la première moitié du XIX^e siècle, des observateurs isolés, de plus en plus nombreux, notent les dates de départ et d'arrivée des migrants locaux. En 1842, l'Académie royale des Sciences de Bruxelles entreprit de réunir les observations ainsi faites en Belgique. En 1853, Kessler publia les siennes dans le Bulletin des Naturalistes de Moscou, les comparant aux relevés de températures. Mais pour avancer dans l'étude de la question, il fallait une technique de marquage.

En 1792, Spallanzani avait attaché un fil rouge aux pattes des hirondelles venant nicher dans sa maison. Il les vit revenir deux années de suite. En 1803, Audubon réalisa la même expérience avec des goélands. *Mais les premières bagues avec numéro d'ordre ne furent employées qu'un 1899*, par Mortensen qui en pourvut 165 étourneaux. Ce fut le début de l'ère véritablement scientifique de l'étude des migrations. Les premières stations de baguage furent installées en 1901 à Rossiten et à Helgoland. L'exemple allemand fut bientôt suivi : Fair Isle, Slimbridge, St. Kilda, isle of May, Spurn Head, Skokholm en Grande-Bretagne, Vogelwarte Sempach en Suisse, etc. La figure 2 présente la répartition des stations et centres de baguage actuellement en activité en Europe. Il faudrait plusieurs volumes pour exposer les aboutissements de tant d'études qui ont en outre constitué un exemple admirable de coopération internationale et montré combien peut être fructueuse une coordination sagement conçue des travaux d'ama-

(1) Ulysse ALDROVANDI, *Ornithologia hoc est de avibus historia*, 1610. — R. P. DU TERTRE, *Histoire générale des îles Christophe, de la Guadeloupe, de la Martinique et autres dans l'Amérique*, 1654. — J. J. WAGNER, *Histoire naturelle curieuse de la Suisse*, 1680. — J. T. KLEIN, *Historia Avium prodromus*, 1750. — E. PONTOPPIDAN, *Versuch einer natürlichen Historie von Norwegen*, 1754. — BARRINGTON, *An essay on the periodical appearing and disappearing of certain birds at different times of the year*, 1775. — CORNISH, *On the torpidity of swallows and martins*, 1775.

(2) Mark GATESBY, *Histoire naturelle de la Caroline...*, 1731 et 1743. — Michel ADANSON, *Voyage au Sénégal*, 1770. — LABILLARDIÈRE, *Relation du voyage à la recherche de la Pérouse*, 1800.



FIG. 2. — Les principales stations de baguage en Europe.

1. Rossiten, 2. Helgoland, 3. Radolfzell, 4. Wilhemshaven,
5. Fair Isle, 6. St.-Kilda, 7. May Isle, 8. Spurn Head,
9. Skokholm, 10. Sempach.

teurs et des initiatives des savants. On ne trouvera ici qu'un résumé succinct, sans doute abusivement éclectique, pour lequel l'indulgence des lecteurs doit être demandée.

*
* *

Migrer n'est pas exclusivement le fait d'oiseaux nicheurs dans l'hémisphère nord. Le puffin majeur (*Puffinus gravis*) qui se reproduit dans les îles Tristan da Cunha pendant l'été austral vient « hiverner » dans l'Atlantique nord pendant l'été boréal.

La migration n'est pas non plus le seul fait d'espèces qui nichent dans les pays à saison froide. Il y a des migrations à l'intérieur de la zone inter-tropicale, elles y sont souvent en relation avec l'alternance des saisons sèches et des saisons humides.

Enfin, les mœurs sédentaires ne sont pas seulement le fait de nombreuses espèces des pays chauds et d'un certain pourcentage des espèces de la zone tempérée. Il y a des sédentaires typiques jusque dans l'Antarctique et dans l'Arctique, tel ce Lagopède qui passe toute sa vie dans les districts glacés environnant le 80° de latitude nord.

Ces cas suffisent à avertir de l'impossibilité d'établir une relation simple, toujours la même, entre les mœurs et le climat. Connaissant la patrie d'un oiseau, on ne peut en inférer qu'il est migrateur ou sédentaire.

*
* *

On classe volontiers les oiseaux en trois catégories : les *sédentaires*, les *erratiques* et les *migrateurs*.

Les sédentaires passent normalement toute leur vie dans le même territoire. Ainsi font le moineau domestique (*Passer domesticus*) et le pic vert (*Picus viridis*).

Les erratiques, par exemple les grands Rapaces, entreprennent des voyages souvent mal orientés dans des régions adjacentes à leurs territoires de nidification.

Les migrateurs effectuent des déplacements périodiques, suivis de retour.

Ce classement est très sommaire. Une même espèce peut être sédentaire ou migratrice selon son aire de nidification. Au sein d'une même population on trouve parfois tous les intermédiaires entre des individus sédentaires et des individus migrateurs typiques.

En Belgique, les merles noirs (*Turdus merula*) sont habituellement sédentaires mais peuvent aussi effectuer des déplacements erratiques. Quelques-uns sont franchement migrateurs et se rendent à environ 600 Km de leur habitat d'été. Deux merles migrateurs ont même été

retrouvés à 1000 Km du lieu où on les avait bagués (3). Les jeunes d'une même nichée peuvent se comporter de façons très différentes (4).

Dans une même population de hérons cendrés (*Ardea cinerea*) on observe tous les intermédiaires entre sédentaires et migrateurs. Des hérons bagués en Belgique ont été retrouvés en France à quelques kilomètres du lieu de baguage, mais aussi sur la côte atlantique de la Péninsule Ibérique, et même au Maroc (5).

La population de grives musiciennes (*Turdus ericetorum*) et celle des vanneaux (*Vanellus vanellus*) de la Grande-Bretagne ont été chacune divisées en trois sous-populations. Une sous-population hiverne en Grande-Bretagne, une autre en Irlande, la troisième en France et dans la Péninsule Ibérique (6).

En réalité, le vrai sédentarisme est très rare. Le moineau domestique et le pic vert, considérés comme sédentaires typiques, circulent bien plus en hiver qu'en été. Un couple de pics verts peut passer tout l'été dans une prairie, autour de quelques vieux piquets, et il interdit l'accès de son petit territoire à tout autre pic. Il en chasse les jeunes quand ils sont élevés. Mais au cours de l'hiver, le couple élargit le périmètre de son territoire, devient moins casanier et beaucoup moins agressif. Il tolère alors le voisinage de ses congénères. Du sédentarisme, on passe donc facilement à l'erratisme.

L'erratisme permet toutes les fantaisies, y compris celles de ces aigles royaux (*Aquila chrysaetos*) qui nichent sur les versants montagneux du nord et du sud de l'Europe, et viennent parfois errer en Belgique.

De l'erratisme, on passe facilement à la migration plus régulière de ces nombreux Passereaux bien connus des tendeurs belges et qui, chaque automne passent à des dates plus ou moins fixes, en groupes ou isolés, le jour ou la nuit. Les uns se contentent d'aller du Danemark en Hollande, ou de la Hollande en France. Les autres viennent de la Scandinavie pour se rendre en Espagne (fig. 3). On arrive ainsi de proche en proche au cas des grandes migrations intercontinentales parmi lesquelles celles des hirondelles, des cigognes (fig. 4) et des grues sont les plus connues.

La migration record est probablement celle de la sterne arctique (*Sterna macrura*) qui niche l'été dans l'Arctique et va hiverner dans l'Antarctique pendant l'été polaire austral. Notons enfin que les grandes migrations ne

(3) R. VERHEYEN, et L. LE GRELLE, 1951. *Interprétation des résultats de baguage au nid de nos grives (Turdus) indigènes*. Le Gerfaut, 41 : 271-280.

(4) R. DROST, 1930. *Vom Zug der Amsel*. Vogelzug, 1 : 74-85.

(5) R. VERHEYEN, et G. LE GRELLE, 1952. *Interprétation des résultats de baguage relatifs au héron cendré (Ardea cinerea), au vanneau (Vanellus vanellus) et à la mouette rieuse (Larus ridibundus)*. Le Gerfaut, 42 : 214-222.

(6) D. LACK, 1943-4. *The problem of partial migration*. British Birds, 37 : 122-130 ; 143-150.



FIG. 3. — Migration de la Linotte mélodieuse, *Carduelis cannabina*.
(R. VERHEYEN, 1951. *Les linottes, Carduelis cannabina* (L.), nicheurs et visiteurs
d'hiver en Belgique. Le Gerfaut, 45 : 5-25).

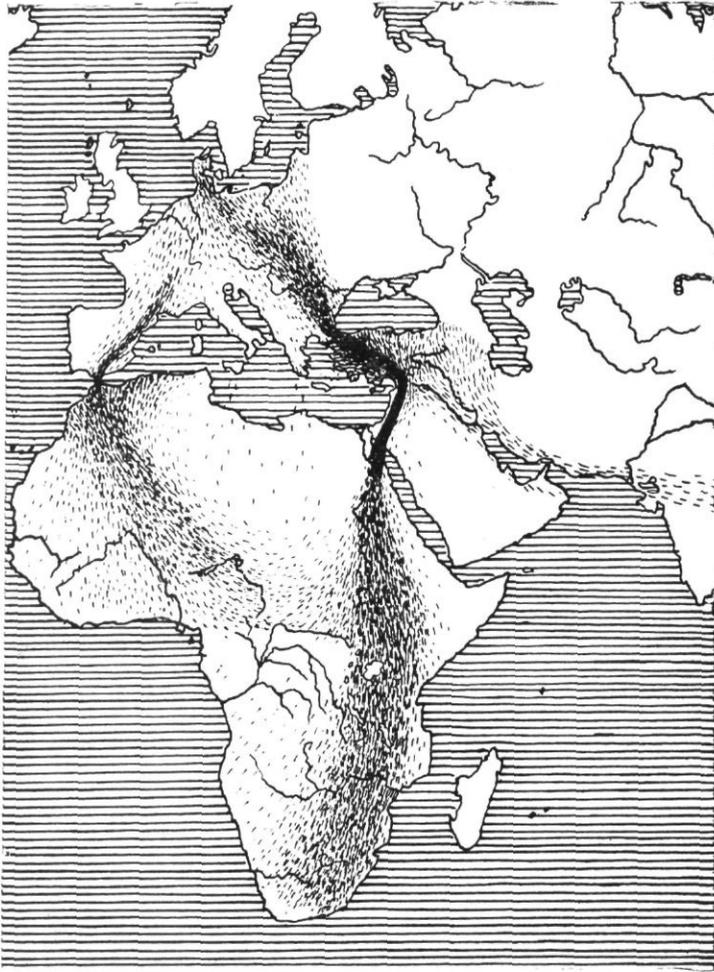


FIG. 4. — Migration de la Cigogne blanche, *Ciconia ciconia* (Verheyen, 1950).

sont point le propre d'oiseaux habitant des terres proches de l'Océan Atlantique. Il y a de grandes migrations intercontinentales aux longitudes de l'Extrême-Orient, des côtes pacifiques des deux Amériques, et de l'Océanie (7).

L'éventail des possibilités est donc tel que la classification des oiseaux en sédentaires, erratiques et migrateurs, toute suggestive qu'elle soit, n'a qu'une valeur schématique. Comme cette classification n'a guère de rapports avec la classification taxonomique des oiseaux, il faut bien conclure que les mœurs migratrices ont été acquises polyphylétiquement par des lignées très variées d'oiseaux, chacune poussant plus ou moins loin cette tendance évolutive. Et puisqu'on note des différences d'ordre spécifique, racial et individuel, il est évident que les comportements migrateurs ont une déterminante héréditaire importante. Il serait donc simpliste d'attendre que les migrations se ramènent sans plus à une réponse aussi élémentaire que la fuite devant la faim ou le froid. C'est cependant cette interprétation qu'il faut examiner en premier lieu dans une discussion du déterminisme des migrations.

(7) W. B. HITCHCOCK et R. CARRICK, 1958. *First report of banded birds migrating between Australia and other parts of the world*. C.S.I.R.O. Wildlife Research, 3 : 54-70.

II. — Deux facteurs importants : la faim et le froid

Une relation avec le facteur alimentaire, lui-même dépendant des facteurs climatiques, paraît évidente dans la plupart des cas. Les déplacements erratiques sont facilement interprétés comme des expéditions à la recherche de nourriture. Chez les migrateurs vrais, le départ serait plus prévoyant, ayant lieu plus tôt, et l'adaptation saisonnière serait remarquable, puisqu'il y a retour au bon moment. Comme on peut affirmer que nos résidents d'été auraient très faim s'ils restaient chez nous l'hiver, on peut donc postuler l'intervention de la sélection naturelle dans la genèse des migrations en rapport avec les possibilités d'alimentation. Dans l'évolution des oiseaux, surtout dans celle des espèces à régime alimentaire spécialisé, une mutation libérant de la fidélité au milieu d'élevage devait avantager ceux qui en étaient pourvus, augmentant leurs chances de survivre et de pulluler.

Ne devons-nous considérer le climat que comme facteur indirect c'est-à-dire agissant comme facteur conditionnant les différences saisonnières dans les possibilités d'alimentation? Il semble qu'on doive aussi attribuer à la température un rôle direct, peut-être plus déterminant dans les processus d'acquisition des mœurs migratrices.

Une théorie veut que la plupart des grands migrateurs soient en réalité, physiologiquement, des organismes subtropicaux. Verheyen (8) a repris cette théorie pour rendre compte des modalités de la migration de la pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*). Il suppose que les espèces migratrices sont plus que les autres sensibles aux abaissements brusques de la température nocturne.

Cette hypothèse est très défendable en ce qui concerne les oiseaux d'origine tropicale incontestable, comme la huppe (*Upupa epops*) et le guêpier (*Merops apiaster*). Elle l'est beaucoup moins en ce qui concerne les oiseaux d'origine probablement boréale comme les oies (*Anser* spp.) et les cygnes (*Cygnus* spp.). Elle est certainement plus appropriée aux migrateurs de l'Amérique du Nord car on sait que les éléments tropicaux sont beaucoup plus abondants dans la faune néarctique que dans la faune paléarctique (9).

(8) R. VERHEYEN, 1951. *La migration de la pie-grièche écorcheur, Lanius collurio*. Le Gerfaut, 41 : 111-139.

(9) E. MAYR, 1946. *History of the North American Bird fauna*. Wilson Bulletin, 58 : 3-41.

Plusieurs auteurs allemands ont classé les migrateurs en deux catégories, prenant en considération le critère de la sensibilité au froid :

(a) Les *Wettervögel*, comme les alouettes et les étourneaux, dont les dates de départ et d'arrivée dépendent nettement des conditions atmosphériques ;

(b) Les *Instinkvögel*, comme les pouillots, les martinets, dont les départs et les arrivées sont plus ou moins indépendants de la température ambiante.

Là encore, la division est sommaire car on connaît tous les intermédiaires imaginables.

Les travaux modernes accordent une plus grande importance d'une part à l'état physiologique caractéristique de l'oiseau, la composante héréditaire étant primordiale, le photopériodisme étant l'élément du milieu qui joue le rôle actuel le plus marqué. Nous en reparlerons plus loin, qu'il suffise de préciser ici que la baisse de la température durant l'arrière-saison ne ferait que sensibiliser la thyroïde, déclenchant ainsi la migration. On pourrait comparer cette intervention à celle d'un homme qui éclaire une pièce après avoir fait jouer un interrupteur, déclenchant la lumière qui est le résultat de processus physiques complexes. Ainsi, la sensibilité thermique des migrateurs aurait joué un rôle concurrent de celui de la nourriture, dans l'acquisition des mœurs migratrices. Dans certains cas, son intervention serait encore actuelle et nécessaire, pour déclencher certaines migrations automnales.

III. — Les migrations, conséquence de l'évolution

Les Mammifères des pays froids et tempérés sont, autant que les Oiseaux, exposés aux vicissitudes des climats et de la nourriture. Comment comprendre que leur évolution n'ait pas aussi conduit à l'acquisition de grandes migrations adaptatives ou plus exactement que les migrations et l'erraticisme des Mammifères soient des phénomènes moins généraux, n'aboutissant pas aux mêmes performances ?

Les migrations les plus spectaculaires observées chez les Mammifères étaient celles des bisons qui, avant le développement économique de l'Amérique de Nord, effectuaient un imposant périple circulaire dans la Grande Prairie, suivant approximativement le rythme de propagation de la croissance des graminées.

Plusieurs éléments d'appréciation doivent entrer en ligne de compte quand on veut comparer ainsi l'évolution éthologique des Oiseaux à celle des Mammifères.

D'abord, les populations d'oiseaux sont beaucoup plus denses dans toutes les régions climatiques. Il est certain que la population de certaines espèces est telle que la survie serait impossible dans de nombreuses régions, même si ces oiseaux devenaient erratiques. Ces oiseaux, si nombreux, ont souvent un régime alimentaire très spécialisé. Mangeurs d'insectes, de poissons, que pourraient-ils manger l'hiver, en restant sur place ?

D'autre part, les oiseaux paraissent bien incapables de se mettre en sommeil hivernal comme le font tant de petites Mammifères. L'homéothermie des oiseaux est plus perfectionnée que celle des Mammifères, mais elle ne paraît pas susceptible de régressions momentanées, saisonnières, elle exige une alimentation constante. L'oiseau n'entre pas en léthargie, il se sauve.

Une exception remarquable a été découverte en Californie par Jaeger (10). Cet ornithologiste découvrit en hiver plusieurs individus d'une espèce américaine d'engoulevent (*Phalaenoptilus nuttallii*) blottis dans des creux de rochers. Pour des températures extérieures de l'ordre de 20°, leur température interne rectale était de 18° seulement, alors qu'on mesure 41° en conditions normales. C'était un cas de véritable

(10) E. C. JAEGER, 1948. *Does the Poor-will « hibernate » ?* The Condor, 50 : 45-46.

léthargie d'oiseau. Des recherches récentes ⁽¹¹⁾ poursuivies soigneusement en laboratoire ont corroboré ces résultats. D'autres espèces peuvent aussi entrer en léthargie, pour un temps court. C'est le cas des jeunes martinets noirs (*Apus apus*) au nid, des hirondelles surprises par une baisse brusque de la température. Il est probable que des observations de ce genre sont à l'origine de la légende des hirondelles hivernant dans les marais.

Enfin les oiseaux paraissent avoir du territoire et du nid une notion sensiblement différente de celle des mammifères. Le mammifère, lorsqu'il choisit son territoire, cherche à y établir un domicile permanent : terrier, nid, abri, dans lequel il se sentira en lieu sûr en toute circonstance, pas seulement au moment de l'élevage des jeunes. Le nid des oiseaux est plus strictement lié à la reproduction, l'oiseau y reste attaché tant qu'il a des jeunes, il le quitte dès que les jeunes sont élevés. Il y a peu d'exemples d'oiseaux même sédentaires, qui ont découvert que le nid pourrait servir de refuge et de garde-manger en dehors de la période de reproduction. C'est que l'oiseau est admirablement équipé pour se déplacer. Par son organisation anatomique et sa psychologie, il est un animal qui recourt à la vitesse plutôt qu'à la cachette.

On peut donc conclure que les migrations se sont imposées à tant d'oiseaux en raison de l'acquisition par ceux-ci d'une homéothermie remarquable qui, jointe à la faculté de voler très activement, a permis une expansion géographique considérable. Cette homéothermie impose un métabolisme très actif et permanent, qui requiert une alimentation continue. D'où les avantages sélectifs de toute évolution fonctionnelle ou éthologique émancipant les oiseaux vis-à-vis du sédentarisme primitif.

Ce qui vient d'être dit n'a point expliqué l'origine, les modalités et les mécanismes des migrations mais celles-ci apparaîtront désormais comme des phénomènes plus nécessaires, plus inévitables, en rapport avec l'évolution particulière des oiseaux.

(11) Th. R. HOWELL, et G. A. BARTHOLOMEW, 1959. *Further experiments on torpidity in the poor-will*. The Condor, 61 : 180-185.

IV. — Migrations et paléogéographie

Mais doit-on se demander, puisque les migrateurs ne peuvent supporter nos hivers, pourquoi reviennent-ils au printemps? Que ne s'établissent-ils définitivement dans leurs territoires d'hivernation?

Une réponse assurément hardie a été proposée par Wolfson ⁽¹²⁾. Elle est liée à l'acceptation de la théorie de Wegener de la dérive des continents. Pour Wolfson, les oiseaux eurent d'abord des territoires de nidification situés à peu près où on les trouve aujourd'hui. La translation des continents introduisit une solution de continuité entre le territoire de nidification et les aires primitivement adjacentes, fréquentées par les oiseaux pendant la saison de repos sexuel. Les oiseaux entreprirent ainsi des déplacements annuels de plus en plus longs, à mesure que les continents s'éloignaient. Les glaciations vinrent alors remanier les distributions et les itinéraires.

Cette théorie brillante par son ingéniosité, ne résiste pas à la critique. Si même on admettait la théorie de Wegener, aujourd'hui très contestée, on se heurterait à un obstacle majeur du fait que la dérive des continents n'a pu se produire qu'à une époque où il n'y avait guère, ou pas d'oiseaux. Et il y a la multiplicité des exceptions que la théorie ne pourrait expliquer, notamment celle des grandes migrations sans traversée de régions occupées aujourd'hui ou jadis par un océan. Il faut trouver autre chose.

Remarquons d'abord que la densité des populations d'oiseaux est telle dans les pays chauds, qu'il en résulte une compétition permanente qui serait dangereusement accrue et menacerait la survie de bien des espèces, si les migrateurs s'y fixaient définitivement et y élevaient leur progéniture. D'ailleurs les conditions écologiques des pays chauds ne sont pas nécessairement favorables toute l'année. Les études sur les migrateurs dans leurs territoires d'hivernation ont montré que les vents, les trombes d'eau, la sécheresse, et les prédateurs, rendent souvent les biotopes intertropicaux inhospitaliers, moins accueillants que la nature des printemps et des étés tempérés. Pour des animaux ayant une organisation permettant de grands déplacements, l'été des régions tempérées a pu constituer une

(12) A. WOLFSON, 1948. *Bird migration and the concept of continental drift*. Science, 108 : 23-30.

sorte de « *place vide* », suivant l'expression de Cuénot ⁽¹³⁾ qui a démontré l'importance de cette notion en zoogéographie. Il n'est pas étonnant que cette « *place vide* » ait attiré des espèces méridionales et entraîné des spécialisations et des adaptations de comportement. On peut supposer que des immigrants d'origine tempérée l'auraient tôt ou tard redécouverte, si leur espèce n'avait pas de suite instauré le régime des retours printaniers annuels. Peu d'organismes sont, comme les oiseaux, préadaptés à l'exploration et à l'exploitation des lieux éloignés, des îles perdues au sein des grands océans.

Indépendamment ou concurremment avec cette interprétation basée sur la théorie de Cuénot, on peut aussi faire appel à la paléoclimatologie. L'analyse des populations d'oiseaux de la zone tempérée montre que celles-ci sont issues ou bien de populations primitivement méridionales, ou bien de populations qui ont surtout évolué dans la zone boréale.

On supposera d'abord que les migrants d'origine boréale ont été contraints de transposer leurs aires de distribution vers le sud, au cours des invasions de glaciers. Puis au fur et à mesure du retrait des glaciers, ils seraient revenus dans leurs habitats primitifs, tout en conservant le régime d'un retour temporaire annuel vers leur habitat secondaire, dans les pays chauds. On supposera d'autre part que les migrants originaires des pays chauds ont étendu leurs habitats vers le nord pendant les périodes interglaciaires et après le retrait des glaciers, les populations revenant à leur habitat primitif, à chaque mauvaise saison.

A la faveur du réchauffement du climat européen après 1900, de nombreuses espèces ont étendu leur aire de dispersion vers le nord. Le serin cini (*Serinus canaria*) occupe actuellement à peu près toute l'Europe, alors qu'au début du siècle, il habitait exclusivement la région méditerranéenne.

Le traquet motteux (*Oenanthe oenanthe*) a colonisé le Groenland à partir de l'Europe. Cette espèce hiverne en Afrique alors qu'elle aurait pu atteindre vers l'ouest les côtes américaines plus proches (fig. 5).

Les phénomènes de migrations seraient donc un cas particulier des grands mouvements biogéographiques mis en marche par les vicissitudes des climats terrestres, notamment par les alternances de périodes glaciaires et les phases de réchauffement. Et en tout cas, il ne s'agit pas de contingentes ou providentielles merveilles de la nature.

*
* *

(13) L. CUÉNOT, *La genèse des espèces animales*. Paris, Alcan, 1921 et 1932 (Cuénot définit la « *place vide* » comme « un milieu nouveau susceptible d'être habité, qui se crée en un point donné par suite de circonstances cosmiques, ou qui résulte d'interventions humaines... »).



Fig. 5. — Migration du Traquet motteux, *Oenanthe oenanthe* (d'après Dorst, 1956).

V. — Modalités et performances de l'orientation chez les oiseaux migrateurs

Les œuvres de baguage agissant avec coordination à travers le monde, ont rassemblé une documentation abondante et on croirait volontiers qu'il suffit de porter ces données sur cartes, de les analyser statistiquement, de déterminer les faits constants et les divergences occasionnelles, pour répondre aux questions principales concernant les routes de migration et les modalités des migrations spécifiques. En réalité, il faudrait des observations extrêmement abondantes, conduites pendant des siècles, pour que la méthode des baguages systématiques apporte une réponse à toutes les questions.

La méthode des baguages systématiques par bagueurs compétents a l'irremplaçable avantage de faire connaître exactement le lieu de départ, le lieu d'arrivée, et les circonstances de temps. Avec un très grand nombre d'observations, on parviendrait à reconstituer fidèlement les itinéraires, à déterminer les variations induites par des phénomènes météorologiques ou autres, à déterminer pour chaque espèce ce qui relève du sens de l'orientation pur et simple et ce qui est fantaisie individuelle ou résultat des conditions écologiques. Malheureusement, les taux de reprise d'oiseaux bagués restent bien peu élevés, rarissimes dans certaines régions et pour certains oiseaux. Dans la plupart des cas, les cartes établies à la suite de ces enquêtes apportent des approximations très préliminaires des itinéraires réels, et la confrontation avec les bulletins météorologiques locaux met difficilement en évidence l'explication certaine des aberrations.

Et quand les taux de reprises sont élevés, échelonnés sur plusieurs décades d'observations dans des territoires suffisamment vastes, il faut un temps considérable pour mener à bien l'analyse statistique, poser et sérier les problèmes, et trouver leur solution. Il y a peu d'ornithologistes préparés à ce travail malgré tout décevant.

Parce qu'elle attend beaucoup du hasard, la méthode des baguages systématiques fait rarement plus que révéler les très grands traits du comportement spécifique. Irremplaçable comme méthode biogéographique, elle devient laborieuse et peu significative quand il s'agit de comprendre les modalités, les relations écologiques, le déterminisme des migrations. Il faut alors recourir à la méthode expérimentale et au test des hypothèses de travail. L'ingéniosité et la hardiesse des expérimentateurs apportent alors bien plus qu'une somme d'inférences.

*
* *

Toutes les migrations sont orientées. Aussi a-t-on facilement pensé que leur direction est en rapport avec des phénomènes météorologiques et des particularités topographiques.

Beaucoup de routes de migration suivent les côtes ou les grandes vallées, évitant les chaînes de hautes montagnes et les grandes étendues marines.

Les populations européennes de cigognes blanches empruntent deux itinéraires concurrents pour se rendre en Afrique. L'un passe par le détroit de Gibraltar, l'autre par le Bosphore. Dans les deux cas, on évite de traverser la Méditerranée. On connaît cependant de nombreuses migrations qui affrontent la haute mer, même chez les cigognes, des individus s'y hasardent avec succès (14).

L'observation directe des déplacements migratoires a montré que beaucoup d'oiseaux modifient leur direction de vol quand le vent ou le paysage viennent à changer.

Deelder (15), Vleugel (16) et Tinbergen (17) ont fait connaître l'incidence du vent et des particularités topographiques sur les directions de vol des pinsons (*Fringilla* sp) et de l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*).

Lowery (18) enregistra aussi des changements de direction de ce type chez des migrateurs nocturnes. Il le fit grâce à une méthode ingénieuse : observation au télescope des directions de vol de migrateurs passant devant le disque lunaire. Une autre méthode ingénieuse consiste à suivre les déplacements au radar (19) mais on discute encore sur la signification des résultats obtenus.

Dans certains cas, on a pu mettre en évidence une relation avec la direction des vents dominants permettant d'inférer une relation avec la température.

Cela expliquerait les deux routes suivies par la pie grièche écorcheur (*Lanius collurio*) étudiée par Verheyen (20). Particulièrement sensible aux nuits froides, cet oiseau ferait sa migration vers l'Afrique par vent

(14) Voir : P. GAUROY. *Les Cigognes et leurs migrations*. La Nature, n° 3295, 1959 : 465-471.

(15) C. L. DEELDER. *Some historical data on the relation between wind direction and migration of Chaffinches (Fringilla coelebs)*. Ardea, 40, 1952 : 63-66.

(16) D. A. VLEUGEL. *Windrichtung und Zugstärke beim Buchfinken (Fringilla coelebs)*. Orn. Beobachtungen, 1950 : 158-164.

(17) L. TINBERGEN. *Over de Trekwegen van Vinken (Fringilla coelebs L.)* Ardea, 30, 1941 : 42-73.

(18) G. H. LOWERY. *A quantitative study of the nocturnal migration of birds*. Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., 3, 1951 : 361-472.

(19) Voir : D. LACK et C. VARLEY. *Detection of birds by radar*. Nature, 165, 1945 : 446.

(20) R. VERHEYEN. *La migration de la pie-grièche écorcheur, Lanius collurio*. Le Gerfaut, 41, 1951 : 11-139.



FIG. 6. — Migration de la Pie-grièche écorcheur, *Lanius collurio* (Verheyen, 1951).

arrière froid et son retour vers l'Europe par vent arrière chaud. Les dates d'arrivée en mai dans nos régions coïncideraient avec l'arrivée des courants chauds du sud-est (fig. 6).

Ces incidences d'ordre météorologique ou géographique ne suffisent cependant pas à valider l'hypothèse suivant laquelle les migrations seraient à peine plus que de simples dérives d'oiseaux entraînés par les courants aériens. Les migrations sont activement orientées.

Il y a donc un itinéraire général, bien orienté, mais celui-ci n'est pas suivi stupidement. Les changements de direction provoqués par des circonstances météorologiques ou topographiques ne sont pas simplement imposés à l'oiseau, ils sont une réponse appropriée de celui-ci.

On sait que les oiseaux peuvent voler de deux façons principales : par vol sans battement et par vol ramé. Dans le vol sans battement l'oiseau est relativement passif et se laisse facilement entraîner par les courants aériens, surtout par les voies aériennes ascendantes dues à l'échauffement des couches inférieures de l'air. Mais la plupart des grandes migrations se font par vol ramé, essentiellement actif, souvent contre le vent, sans déviation explicable par les trajectoires des courants aériens.

Il est fréquent que des migrateurs s'arrêtent quand ils rencontrent en chemin des tempêtes, des rafales, de fortes pluies. S'ils sont au-dessus de la mer, ils s'élèvent au-dessus des zones perturbées. On a vu des bandes d'ois sauvages s'élever à 2600 m d'altitude pendant une tempête sur la Mer du Nord. On en a suivi d'autres au radar, parcourant 126 Km à 1500 m d'altitude, au-dessus d'une mer agitée.

Dans bien des cas, les déplacements migratoires sont tellement actifs et économiques à la fois, que les oiseaux s'organisent en bandes caractéristiques permettant une économie de puissance et une reprise de l'énergie des courants de remous.

Il suffit d'évoquer les vols de Palmipèdes, en ligne ou en V. Il existe certainement une économie de puissance pour les individus qui volent dans le sillage des autres. L'oiseau de tête peine plus que les autres mais se trouve relayé par l'un de ses congénères, à intervalles plus ou moins réguliers. La photographie ultra-rapide de ces files d'oiseaux a montré que la position des ailes battantes d'un individu donné dépend à chaque instant de son numéro d'ordre. Deux oiseaux qui se succèdent dans la file ont leurs ailes placées non pas n'importe comment, ni identiquement mais dans des positions voisines, en quelque sorte complémentaires. En parcourant la photographie instantanée de la file, on voit que les ailes des oiseaux successifs occupent toutes les positions par lesquelles chacune doit passer pour faire un battement complet.

Les oiseaux ont une excellente mémoire visuelle, leur vue est d'une grande acuité. Aussi a-t-on facilement pensé que les migrateurs s'orientent et retrouvent leur chemin grâce à cela.

Il est bien connu que les pigeons voyageurs doivent être entraînés et avoir exercé leur mémoire des lieux environnant le pigeonnier, avant de réussir des retours de grandes distances. Ils s'égareront facilement ou sont retardés quand la visibilité est mauvaise, ou quand le pays est enneigé. Ils sont incapables de retour même à faible distance, quand ils sont aveuglés. Ils volent en ligne droite dans une région connue ; ils décrivent des circonvolutions, des zigzags ou des spirales, quand le pays leur est inconnu. La mémoire visuelle est d'une étonnante fidélité. Skinner ⁽²¹⁾ entraîna quatre pigeons à picorer en certains endroits d'une photographie aérienne. Un repas récompensait une réponse correcte. Quatre ans après avoir vu cette photographie, les pigeons répondaient encore positivement.

D'innombrables observations permettent de généraliser à l'ensemble des oiseaux la conclusion en faveur d'une mémoire visuelle exceptionnelle. Les sternes reviennent plus vite à leur nid quand on les lâche en des points situés sur leur route de migration normale. Des goélands lâchés deux fois de suite d'un même point situé à 400 Km de leur nid reviennent plus vite la seconde fois...

La question qui se pose évidemment est de savoir si l'acuité et la mémoire visuelle caractéristiques des oiseaux suffisent à expliquer les performances des espèces migratrices ou s'il faut en outre, attribuer à celles-ci *un sens particulier, inné, de l'orientation*. Cette notion s'impose depuis qu'on sait que d'innombrables migrateurs suivent des routes très longues, pas toujours identiques, comportant des distances impressionnantes dans lesquelles on chercherait en vain des possibilités de repérage. Elle s'impose davantage quand on considère les retours des pigeons voyageurs presque toujours réussis si le lieu de lâcher est loin au sud du pigeonnier, presque toujours manqués si ce lieu est loin au nord du pigeonnier. D'autres expériences de dépaysement ont permis de mieux comparer les espèces migratrices et les espèces sédentaires.

(1) Des espèces sédentaires comme les mésanges, *Parus* sp., et l'autour, *Accipiter gentilis*, regagnent difficilement leur lieu d'origine pour peu que le lâcher se fasse en dehors du territoire habituellement exploré. Il en va autrement s'il s'agit d'espèces migratrices.

(2) Même quand il s'agit d'espèces voisines, le sens de l'orientation diffère corrélativement avec les mœurs. Ainsi le goéland argenté (*Larus argentatus*), sédentaire, regagne bien plus rarement son territoire que

(21) B. F. SKINNER. *Are theories of learning necessary?* Psychol. Rev., 57, 1950 : 193-216.

le goéland brun (*Larus fuscus*), migrateur, les deux étant lâchés au même endroit (22).

(3) Les performances des migrants sont parfois étonnantes. Un torcol (*Jynx torquilla*) transporté de Berlin à Salonique (à 1500 Km) revint à son lieu d'origine en 12 jours. Une pie grièche écorcheur (*Lanius collurio*) transportée à Marseille revint sur son nid à Berlin (à 1200 Km), en 13 jours.

On a cependant critiqué la signification de ces expériences de dépaysement (ou de homing), objectant que les retours sensationnels sont exceptionnels et de ce fait, sans signification statistique. On a voulu les expliquer par les effets du hasard.

Wilkinson (23) soumit à l'analyse statistique les résultats d'essais de dépaysement de fous de Bassan (*Sula bassana*). Il conclut que les retours s'expliquent par une simple exploration au hasard du terrain de lâcher. Avant lui, Griffin et Hock (24) avaient suivi en avion des fous de Bassan soumis à des essais de dépaysement. Ils avaient constaté que les trajectoires sont très irrégulières, peu compatibles avec la notion d'un sens précis de l'orientation.

Néanmoins, d'autres expériences ont prouvé définitivement que le hasard et la mémoire visuelle ne peuvent tout expliquer.

Des puffins anglais (*Puffinus puffinus*) élevés sur l'île de Skokholm (Pays de Galles) ont été lâchés en divers points d'Europe situés tout à fait en dehors du territoire maximum de cette espèce. Ils sont revenus à Skokholm après avoir dû, dans certains cas, ou bien effectuer des voyages extraordinaires le long des côtes, ou bien des voyages plus courts au dessus d'une aire continentale étrange pour des oiseaux marins. Dans les deux éventualités, ils ont retrouvé leur chemin sans qu'un élément quelconque puisse être inféré de leur mémoire topographique(25).

Rüppell (26) captura 896 corneilles mantelées (*Corvus cornix*) à Ros-siten, lors de la migration printanière, au moment où ces oiseaux migrent normalement vers le nord-est. Il vint les lâcher à Flensburg, tout à fait en dehors de leur territoire normal. Ces corneilles entreprirent une migration parallèle à leur migration normale, soit vers le nord-est... (fig. 7).

(22) G. V. T. MATTHEWS. *An investigation of homing ability in two species of gulls.* Ibis, 94, 1952 : 243-264.

(23) D. M. WILKINSON. *The random element in bird navigation.* Exper. Biol., 29, 1952 : 532-560.

(24) D. R. GRIFFIN et R. J. HOCK. *Airplane observations of homing bird.* Ecology, 30, 1949 : 176-198.

(25) Voir : G. V. T. MATTHEWS. *Navigation in the Manx Shearwater.* Jour. Exper. Biol., 1953 : 370-396.

(26) W. RÜPPELL. *Versuche über Heimfinden ziebender Nebelkrähen nach Verfrachtung* J. Orn., 92, 1944 : 106-132.

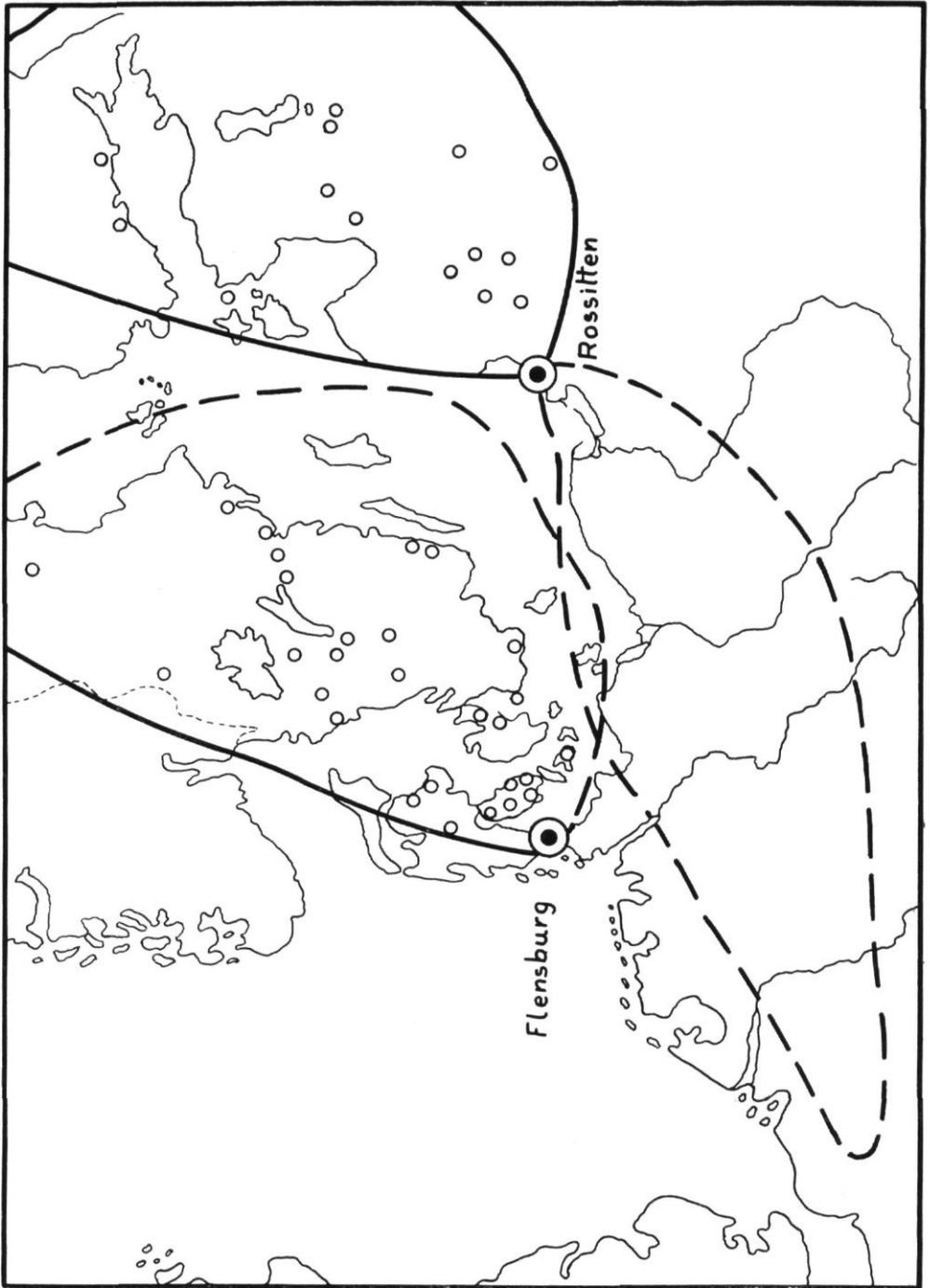


FIG. 7. — Expérience de Rüppell.

En trait plein, l'aire normale de reproduction.

En tirets, l'aire normale d'hivernage.

Au dessus et à gauche, l'aire de reproduction décalée.

(d'après Rüppell, 1944).

Rowan ⁽²⁷⁾ obtint des résultats comparables avec la corneille américaine (*Corvus brachyrhynchos*).

Ainsi donc, les migrations ne peuvent s'expliquer que si on postule l'existence d'un sens particulier de l'orientation, qui permet à l'oiseau de suivre une direction générale spécifique. Fidèle à sa direction générale, l'oiseau modifie secondairement ses itinéraires en fonction des obstacles météorologiques ou topographiques, il retrouve ses territoires, grâce à ses facultés visuelles.

(27) W. ROWAN. *Experiments in bird migration. III. The effects of artificial light, castration and certain extracts on the autumn movements of the American crow (Corvus brachyrhynchos)*. Proc. Nat. Acad. Sci., 18, 1932 : 639-654.

VI. — Mécanismes sensoriels de l'orientation : théories, analyses expérimentales

Que faut-il entendre par « sens de l'orientation »? Un sens suppose la mise en jeu d'un élément anatomique sensoriel, un mécanisme de perception qu'on peut soumettre à des essais de vérifications expérimentales. On a imaginé que les oiseaux perçoivent certaines forces ou longueurs d'ondes grâce à quoi ils parviennent à déterminer les coordonnées d'un lieu et à se diriger vers celles de leur territoire. Des hypothèses incontestablement ingénieuses sont restées sans avenir parce qu'on n'a pu les soumettre à des contrôles expérimentaux.

Meise ⁽²⁸⁾ imaginait qu'un oiseau transporté lors des expériences de dépaysement, enregistre les accélérations et les pressions auxquelles il est soumis. La mémoire de ces perceptions l'aiderait à revenir...

Wojtusiak ⁽²⁹⁾ supposait que l'oiseau migrateur est attiré en automne par les radiations infra-rouges plus intenses dégagées dans les pays tropicaux...

En 1946, Ising ⁽³⁰⁾ proposa d'expliquer le sens de l'orientation des oiseaux par la perception des forces mécaniques résultant de la rotation de la terre. Il précisa très bien les forces subies par un objet en mouvement qui pourraient entrer en ligne de compte ⁽³¹⁾. Il imagina que les oiseaux perçoivent les variations de ces forces à l'intervention des canaux semi-circulaires de l'oreille. Solidement étayée par des considérations physiques, cette thèse a été abandonnée précisément parce qu'elle postule un mécanisme sensoriel inconcevable. L'oreille des oiseaux

(28) W. MEISE. *Bewegungsgedächtnis und Nahorientierung*. Mitt. Ver. sächs. Orn., IV, Heft I, 1933.

(29) R. J. WOJTUSIAK. *Hypothesis of sensibility to infra-red rays as an attempt to explain some problems of orientation of animals*. C. R. Sci. Math. Nat. Acad. Polon., 1946 : 28-29.

(30) G. ISING, *Die physikalische Möglichkeit eines tierischen Orientierungssinnes auf Basis der Erdrotation* Ark. Mat. Astr. Fys., 32A, n° 18, 1946 : 1-23,

(31) On sait que le poids d'un corps s'obtient en ajoutant algébriquement la force centrifuge à la force de gravité, toutes deux dépendant évidemment de la latitude. Du fait de son mouvement, un oiseau au vol subit de svariations de poids fonctions de sa vitesse et de sa direction. Ainsi un oiseau qui vole le long de l'équateur en direction est, aurait un poids inférieur de $1/2000^e$ à celui qu'il aurait s'il volait à la même vitesse vers l'ouest.

est moins fine que celle des Mammifères, rien dans son organisation ne permet de lui attribuer pareille sensibilité. Les oreilles les plus fines de certains Mammifères ne parviendraient certainement pas à percevoir d'infimes variations pondérales confondues dans les interférences des autres forces auxquelles un organisme en mouvement se trouve exposé (turbulence, etc.).

Une théorie plus ancienne voulait que les oiseaux soient capables de détecter les forces du champ magnétique terrestre. En 1947, Yeagley ⁽³²⁾ proposa une combinaison de cette théorie et de celle d'Ising évoquée ci-dessus. Il supposa que les oiseaux déterminent leur latitude en percevant la force de Coriolis et leur longitude en percevant les variations d'intensité de la composante verticale du champ magnétique terrestre.

La force de Coriolis résulte de ce que la terre a effectué un certain déplacement pendant que l'objet en mouvement a effectué un trajet donné. On la sait responsable de certaines déviations dans la trajectoire des obus, des fusées, des masses d'air et des icebergs. Elle est nulle à l'équateur, maximum aux pôles, et les lignes d'égale intensité sont évidemment les parallèles de latitude.

Pour la composante verticale du champ magnétique terrestre, les lignes d'égale intensité sont des arcs tendus par rapport au pôle magnétique. On peut donc concevoir que ce double système de référence permette à l'oiseau de s'orienter.

Yeagley repéra deux localités des États-Unis où les coordonnées envisagées sont identiques (fig. 8). L'une, située en Pennsylvanie, fut choisie pour l'élevage et l'entraînement de pigeons. L'autre était située dans le Nebraska, Yeagley y construisit un pigeonnier semblable à celui avec lequel les pigeons de Pennsylvanie étaient familiarisés. Des pigeons furent alors lâchés dans le Nebraska, avec l'espoir qu'ils se rendraient au pigeonnier artificiel. Ce fut un record de perte de pigeons. Quelques-uns parurent s'orienter vers le pigeonnier du Nebraska, l'un ou l'autre y parvint. Mais les statisticiens nièrent la signification de ces rares succès. Ils soulignèrent notamment que les expériences avaient fait l'objet d'une certaine publicité qui garantissait une probabilité plus grande de signalement dans les lieux environnant le pigeonnier artificiel.

D'autres expériences conduites par Yeagley et reprises plusieurs fois par d'autres chercheurs, consistèrent à placer de minuscules aimants aux ailes de certains pigeons, les témoins étant pourvus d'une pièce de métal identique, non aimantée. On voulait ainsi perturber le champ magnétique environnant l'oiseau et l'empêcher de s'orienter normalement. Les résultats furent négatifs, sauf une fois. Yeagley constata

(32) H.L. YEAGLEY. *A preliminary study of a physical basis of bird migration*. Jour. Applied Physics, 18, 1947 : 1035-1063. — *Idem II*, Ibidem, 22, 1951 : 746-760.

alors que les témoins revinrent au pigeonnier bien avant les porteurs d'aimant. Hélas le bulletin de cette victoire portait sa condamnation : les porteurs d'aimant avaient perdu leur aimant....

Les efforts de Yeagley laissent donc très sceptique. On hésite pourtant à rejeter définitivement la théorie. Stewart ⁽³³⁾ a récemment insisté sur les conditions électriques créées par le frottement de l'air sur le plumage d'un oiseau en mouvement. Les champs magnétiques entourant l'oiseau ne peuvent manquer de réagir avec le champ magnétique terrestre et cela pourrait provoquer des mouvements du bout des ailes, détectables par l'oiseau. Stewart suppose que les oiseaux au vol pourraient rectifier leur direction grâce à des indications fournies par ces authentiques signaux magnétiques.

*
* *

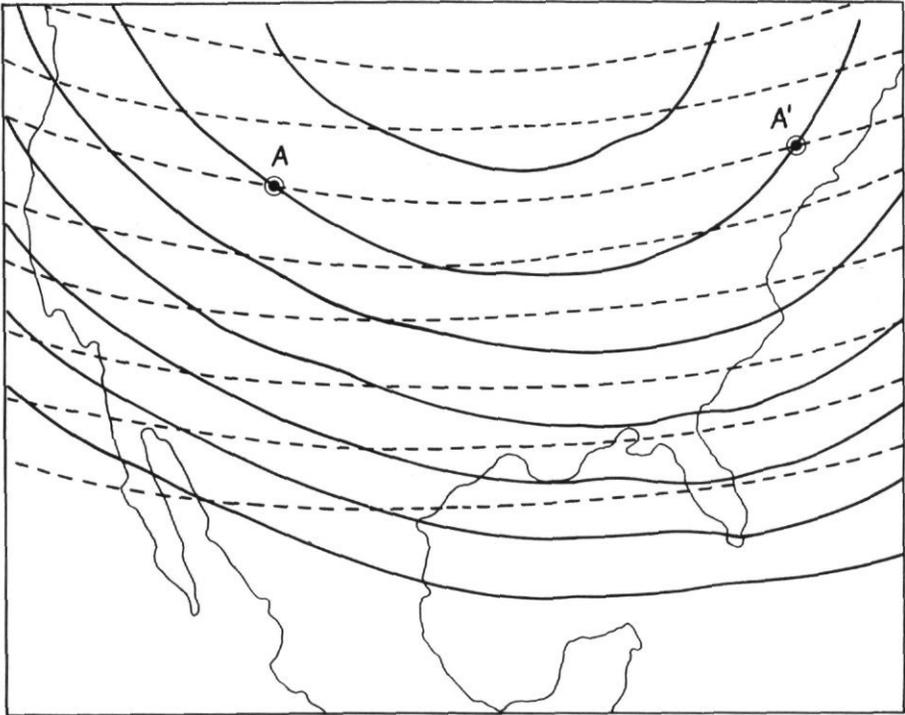


FIG. 8. — Expérience de Yeagley.

En traits pleins, les lignes d'égale force de Coriolis.

En tirets, les lignes d'égale intensité magnétique.

A et A' sont deux points conjugués. (D'après Yeagley, 1947).

(33) OLUS J. STEWART. *A Bird's inborn navigation device*. Trans. Kentucky Acad. Sci., 18, 1957 : 78-84.

Matthews⁽³⁴⁾ a présenté une interprétation encore plus inattendue, impliquant aussi une sorte de connaissance des coordonnées géographiques et la faculté pour les oiseaux d'effectuer des calculs abstraits.

Il suppose que les oiseaux fixent leur position géographique en estimant le temps écoulé depuis le lever du soleil (longitude), la hauteur et la rapidité du changement de hauteur du soleil au-dessus de l'horizon (latitude). De nombreuses expériences de dépaysement ont paru justifier cette conception.

Le technique de Matthews consistait à faire précéder le lâcher de jeunes pigeons (ou de puffins) d'une période de plusieurs jours pendant laquelle les sujets sont habitués à une séquence d'éclairement anormale pour le lieu du nid, mais normale pour un point situé plus à l'est, ou plus à l'ouest, plus au nord ou plus au sud. Il lâchait des oiseaux dans des lieux étrangers et observait leur comportement. On vit ainsi des pigeons habitués à un jour plus tardif (plus occidental), se tromper comme le voulait la théorie, c'est-à-dire se diriger vers l'ouest quand on les lâchait en un lieu situé à l'ouest du pigeonnier.

Les expériences de Matthews trouvèrent d'abord une confirmation dans celles de Kramer et von Saint-Paul⁽³⁵⁾. Mais Kramer⁽³⁶⁾ fit bientôt remarquer que la théorie fait attribuer aux oiseaux une faculté d'estimation visuelle d'une précision trop extraordinaire pour qu'on l'accepte sans réserves. Il est par exemple difficilement concevable que certains pigeons s'orientent après avoir effectué un calcul abstrait et compliqué, en moins de 10 secondes... Par ailleurs, Hoffmann⁽³⁷⁾ a montré expérimentalement que la hauteur du soleil n'a guère d'influence sur l'orientation des étourneaux.

*
* *

Le mérite principal des essais de Matthews est d'avoir suggéré en premier lieu l'existence d'une relation entre la chronologie des éclaircissements et un rythme interne. Cette notion de « chronomètre interne » a été précisée par Kramer, von Saint-Paul, Hoffmann et leurs collaborateurs de l'Institut für Meeresbiologie, à Wilhelmshaven.

(34) G. V. T. MATTHEWS. *Bird navigation*, Cambridge Univ. Presse, 1955.

(35) G. KRAMER et U. VON ST. PAUL. *Stare (Sturnus vulgaris) lassen sich auf Himmelsrichtungen dressieren*. *Naturwissenschaften*, 37, 1950 : 526-527.

(36) G. KRAMER. *Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindorientierung verwertet ?* *Jour. Ornithol.*, 94, 1953 : 201-219.

(37) K. HOFFMAN. *Versuche zu der im Richtungsfinden dur Vögel enthaltenen Zeitschätzung*. *Zeits. Tierpsychol.*, 1954, 11 : 453-475.

Kramer ⁽³⁸⁾ a observé d'abord que des oiseaux migrateurs engagés se tiennent surtout dans la partie de la cage orientée vers la direction normale de la migration.

On verra plus loin que les migrateurs engagés se montrent très agités en période de migration. Les relevés statistiques de Kramer ont mis en évidence qu'il n'y a pas agitation désordonnée, mais bien une nette direction préférentielle.

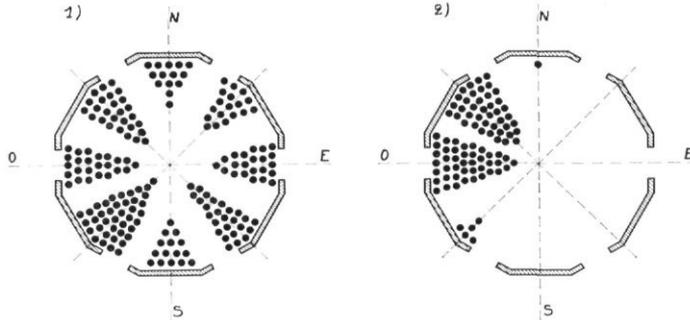


FIG. 9. — Orientation par temps couvert (1) et ensoleillé (2).
Chaque point représente la position de l'oiseau, relevée toutes les 10 secondes.
(D'après Kramer, 1951).

Ce choix d'une direction n'est possible que si le soleil n'est pas caché des nuages (fig. 9). Kramer construisit alors des cages à six fenêtres, chaque fenêtre sous-tendant un angle de 30 degrés. Des miroirs permettaient de changer artificiellement l'angle d'incidence de la lumière (fig. 10). Kramer prouva ainsi que l'orientation des étourneaux (*Sturnus vulgaris*) dépend en premier lieu de la lumière provenant de la région du ciel proche du soleil (fig. 11).

Kramer et von Saint-Paul ⁽³⁹⁾ puis Kramer et Riese ⁽⁴⁰⁾ dressèrent des étourneaux et des pigeons à s'orienter dans une direction fixe, à une heure déterminée.

(38) G. KRAMER. *Neue Beiträge zur Frage der Fernorientierung der Vögel*. Ornith. Ber., 1, 1948 : 228-238. — IDEM, *Über Richtungstendenzen bei der nächtlichen Zugunruhe gekäfigter Vögel*. In : Ornithologie als Biologische Wissenschaft. Carl Winter, Heidelberg, 1949 : 269-283. — IDEM, *Orientierte Zugaktivität gekäfigter Singvögel*. Naturwissenschaften, 37, 1950a : 188. — IDEM, *Weitere Analyse der Faktoren der Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren*. Naturwissenschaften, 37, 1950b : 377-378.

(39) G. KRAMER et U. VON ST. PAUL, *loc. cit.*, 1950. — IDEM, *Ein wesentlicher Bestandteil der Orientierung der Reisetäubchen*. Die Richtungsdressur. Zeits. Tierpsychol., 7, 1950 : 620-631. — IDEM, *Heimkehrleistung von Brieftauben ohne Richtungsdressur*. Zool. Anz., Suppl. Bd., 16 : 172-178.

(40) G. KRAMER et E. RIESE. *Die Dressur von Brieftauben auf Kompassrichtung im Wahlkäfig*. Zeits. Tierpsychol., 9, 1952 : 245-251.

Les conditions expérimentales étaient telles que les oiseaux n'avaient d'autre repère que la position du soleil dans le ciel. Ultérieurement, ces expérimentateurs ont remplacé avec succès l'éclairage solaire par un éclairage artificiel.

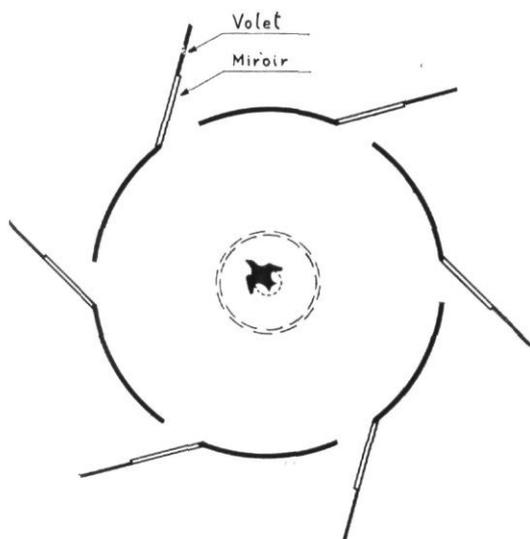


FIG. 10. — Cage expérimentale pour l'étude de l'orientation des migrateurs. La cage de l'oiseau est placée dans un pavillon qui cache l'horizon. Des miroirs mobiles permettent de changer artificiellement l'angle d'incidence de la lumière.

(D'après Kramer, 1951).

L'heure étant changée, Kramer et ses collaborateurs constatèrent que les oiseaux choisissent toujours la même direction. De toute évidence, ils ont une notion de l'heure (une heure interne) qui leur permet de corriger automatiquement le mouvement solaire. Et de fait, il s'avéra très difficile de dresser des étourneaux à s'orienter dans la direction du soleil, quelle que soit l'heure.

Enfin, les dernières expériences de Hoffmann (41) ont établi définitive-

(41) K. HOFFMANN, *Die Einrechnung der Sonnerwanderung bei der Richtungsweisung des sonnerlos aufgezogenen Stares*. *Naturwissenschaften*, 40, 1953a : 148. — IDEM, *Experimentelle Änderung des Richtungsfindens beim Star durch Beeinflussung der « inneren Uhr »*. IDEM, 40, 1953b : 608-609. — IDEM, *loc. cit.* 1954. — IDEM, *Die « physiologische Uhr » im Tierreich und ihre Erscheinungsformen*. *Proc. XVth Internat. Congr. Psychol. Brussels*, 1957 : 298-299. — IDEM, *Die richtungsorientierung vom Staren unter der Mitternachtssonne*. *Zeits. für vergleichende Physiol.*, 41, 1959 : 471-480. — IDEM, *Über den Tagesrhythmus der Singvögel im arktischen Sommer*. *J. Ornithol.* 100, 1959 : 84-89. — IDEM, *Über den Einfluss verschiedener Faktoren auf die Heimkehrleistung von Brieftauben*. — IDEM, 100, 1959 : 90-102.

ment que le rythme interne est de 24 heures et qu'il agit indéniablement sur les modalités de l'orientation.

Après avoir dressé des étourneaux à manger dans une direction déterminée, Hoffmann les soumit à un rythme lumineux normal, mais décalé dans le temps. Ces étourneaux choisirent une nouvelle direction, en relation avec le décalage du rythme horaire interne.

Quand le jour artificiel était retardé de 6 heures, les étourneaux choisissaient une direction située à 90° à droite de la direction pour laquelle ils étaient entraînés. Quand le jour artificiel était avancé de 6 heures, la direction choisie était 90° à gauche de la direction apprise. Quand le jour naturel était restauré, la direction d'entraînement était automatiquement redécouverte (fig. 12).

Dans l'état actuel des analyses expérimentales de l'orientation des migrants, on voit donc se confirmer sans cesse la notion d'une direction

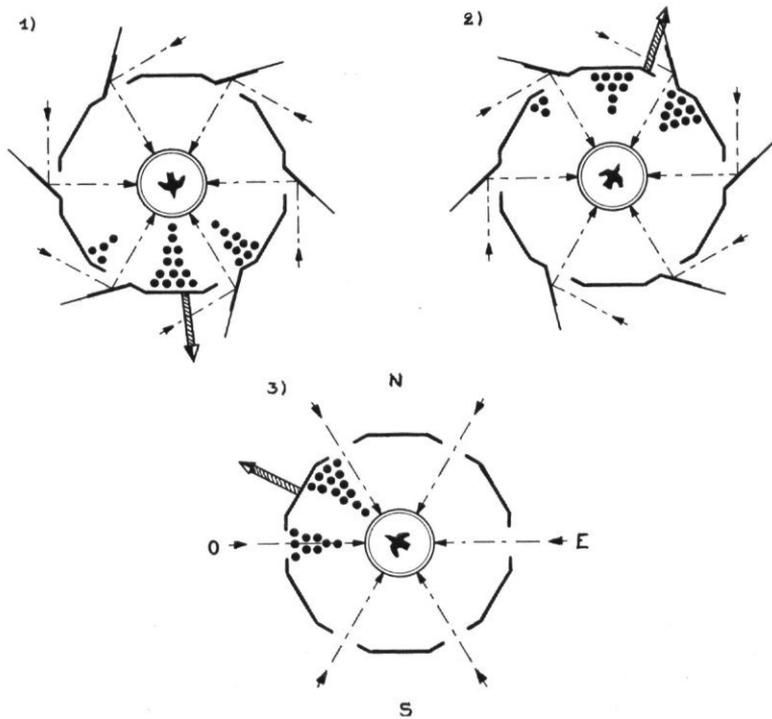


FIG. 11. — Orientation en conditions expérimentales.

Les flèches pleines indiquent la direction des rayons lumineux.

Les flèches creuses indiquent la position moyenne de l'oiseau.

L'oiseau change son orientation en fonction de la direction des rayons lumineux (d'après Kramer, 1951).

innée et spécifique. Le repérage de cette direction s'effectue par rapport au soleil et met en cause un rythme horaire interne. Aller plus loin dans les interprétations, c'est-à-dire postuler la perception de forces physiques particulières ou la connaissance abstraite de coordonnées géographiques reste affaire d'imagination pure.

Il est remarquable que les conclusions actuellement validées par des résultats expérimentaux probants rappellent beaucoup d'autres découvertes récentes de la physiologie sensorielle comparée. Ainsi le repérage de la direction par rapport au soleil rappelle les découvertes de von Frisch sur l'orientation des abeilles. On a aussi démontré l'existence de rythmes d'activité conditionnés par les caractéristiques horaires de l'éclairement chez de nombreux Mammifères et Arthropodes.

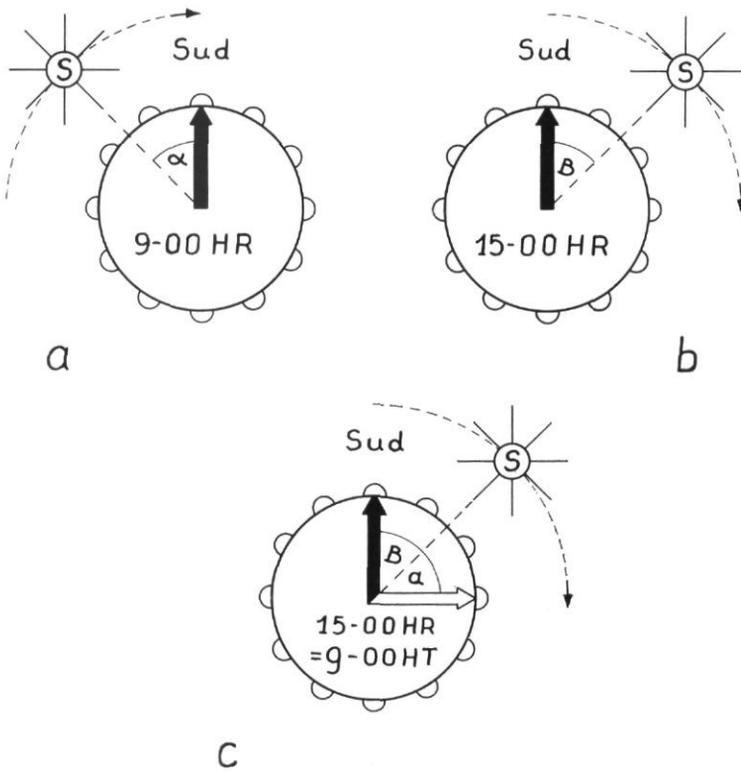


FIG. 12. — Expérience de Hoffmann.

S symbolise le soleil.

HR = heure réelle (en lumière naturelle).

HT = heure théorique (en lumière artificielle, de rythme normal) mais décalé).

La flèche pleine symbolise la direction de dressage, la flèche creuse la direction obtenue dans les conditions expérimentales.

(D'après Hoffmann, 1954).

Il est difficile d'appliquer ces notions au cas des migrateurs nocturnes. On a pensé que ces oiseaux s'orienteraient le jour et maintiendraient leur direction pendant la nuit grâce à divers repères notamment la direction du vent. Les observations de Kramer (42) et celles de Sauer et Sauer (43) font plutôt penser à un mode d'orientation prenant les étoiles pour repères.

*
* *

Les expérimentateurs actuels s'accordent donc sur l'importance primordiale de la vision dans les phénomènes d'orientation des oiseaux migrateurs.

Il s'avère dès lors nécessaires d'entreprendre des recherches soigneuses sur la vision des oiseaux. Il est bien possible que l'étude de cet organe mystérieux qu'est le peigne apporte des perspectives nouvelles.

Les récents travaux de Dalland (44), d'Adler et Dalland (45) sur la vision de l'étourneau, ceux de Blough (46) sur la vision du pigeon viennent ainsi compléter utilement les travaux de l'école de Wilhelmshaven.

(42) G. KRAMER, *Eine neue Methode zur Erforschung der Zugorientierung und die bisher damit enziellen Ergebnisse*. Proc. Tenth International Ornithol. Cong. : 269-280.

(43) Fr. et E. SAUER, *Zur Frage des nächtlichen Zugorientierung von Grasmücken*. Revue Suisse Zool., 1955 : 250-259.

(44) J. I. DALLAND, *Spectral thresholds in the starling (Sturnus vulgaris)*. Thèse non publiée, Univ. Columbia, 1958.

(45) H. E. ADLER et J. I. DALLAND, *Spectral thresholds in the Starling (Sturnus vulgaris)*. J. Comp. and Phys. Psychology, 52, 1959 : 438-445.

(46) D. S. A. BLOUGH, *A method for obtaining psychophysical thresholds from the pigeon*. J. Exper. Anal. Behaviour, 1, 1958 : 31-43.

VII. — Interprétation causale du comportement migratoire : données physiologiques

Ce sont les belles expériences de Rowan⁽⁴⁷⁾ qui ont ouvert la voie à l'étude physiologique du comportement migrateur.

Rowan soumit un fringillidé canadien, le *Junco hyemalis*, à des longueurs de jour hors saison. En augmentant artificiellement la durée de l'éclairage journalier de 5 à 10 minutes en automne et en hiver, il fit apparaître une augmentation appréciable de la taille des gonades, augmentation comparable à ce qu'on observe normalement au printemps. Inversement, une diminution de la durée de l'éclairage journalier provoquait une réduction du volume des gonades. Il y a donc une relation entre le photopériodisme et l'activité des gonades. Rowan pensa que le comportement migratoire est lui aussi dépendant de cette relation. Pour s'en assurer, il relâcha des corneilles américaines (*Corvus brachyrhynchos*) qui avaient été soumises à une photopériodicité anormalement longue pendant les mois d'octobre et novembre. Certaines de ces corneilles migrèrent dans la direction nord, en plein hiver, comme elles l'auraient fait normalement au printemps. Rowan en conclut que l'impulsion migratrice est déterminée par l'état physiologique des gonades, lui-même dépendant de l'éclairage journalier.

Rowan soumit aussi des oiseaux encagés à une agitation artificielle qui les obligeait à prolonger leur activité. Provoquant ainsi une précocité sexuelle anormale, il en inféra que la lumière agit en permettant une activité musculaire prolongée.

On sut rapidement que les découvertes de Rowan avaient fait connaître une corrélation, mais pas une relation de cause à effet. Des oiseaux castrés restent souvent capables de migrer. Les injections d'hormones sexuelles aux doses appropriées ne provoquent pas la migration précoce.

(47) W. ROWAN, *On photoperiodism, reproductive periodicity and the annual migrations of birds and certain fishes*. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 38, 1926 : 147-189. — IDEM, *Experiments in bird migration. I. Manipulation of the reproductive cycle : seasonal histological changes in the gonads*. Ibidem, 39, 1929 : 151-208. — IDEM, *II. Reversed migration*. Proc. Nat. Acad. Sci., 16, 1930, 520-525. — IDEM, *III. The effects of artificial light, castration and certain extracts on the autumn movements of the american crow (Corvus brachyrhynchos)*. Ibidem, 18, 1932 : 639-654.

Wolfson (48) entreprit des expériences semblables avec d'autres *Juncos* (*Juncos oregonus*) et démontra que l'impulsion migratrice et l'activité des gonades sont deux phénomènes concomittants, contrôlés tout deux par les sécrétions de l'antéhypophyse, celles-ci étant induites par l'éclairement. Wolfson montra encore que l'injection d'extrait hypophysaire peut provoquer une augmentation du volume des gonades et une accumulation des réserves lipidiques. L'analyse cytologique lui fit conclure que l'hypophyse des oiseaux migrateurs réagit plus fortement à une augmentation de la photopériodicité que l'hypophyse d'oiseaux d'espèces voisines mais sédentaires.

Il est probable que la lumière agisse directement sur l'antéhypophyse sans exiger l'intervention médiatrice des yeux et du nerf optique (49). Wolfson suppose par ailleurs que c'est l'activité de l'hypothalamus maintenue par l'état de veille, qui conditionne celle de l'antéhypophyse, ce qui revient à admettre l'incidence de l'activité musculaire déjà invoquée par Rowan.

On conçoit aisément que cette action de l'éclairement explique plus facilement ce qui se passe dans les régions tempérées que ce qui a lieu dans les régions intertropicales où la durée de l'éclairement est sensiblement constante pendant toute l'année. Comment comprendre par exemple, le comportement des hirondelles en Afrique : elles ne nichent pas alors qu'elles sont soumises à un régime d'éclairement apparemment favorable à l'activité reproductrice, elles reviennent au printemps sans avoir subi une phase de jours croissants ? Et plus difficile encore, comment expliquer les migrations au sein même de la région équatoriale ? On a émis l'hypothèse que l'alternance des saisons sèches et humides pourrait agir comme facteur déterminant (entre autres par son effet sur la végétation et les insectes), mais on voit mal quel mécanisme physiologique actuel cela pourrait mettre en jeu.

Une hypothèse bien plus intéressante est qu'il existe de nombreux cycles physiologiques internes indépendants (ou devenus indépendants) de l'éclairement local. Et justement, chez plusieurs oiseaux tropicaux, Baker, Mar-

(48) A. WOLFSON, *The role of the pituitary, fat deposition, and body weight in bird migration*. *The Condor*, 47, 1945 : 95-127. — IDEM, *Day length, migration, and breeding cycles in birds*. *Sci. Monthly*, 74, 1952a : 191-200. — IDEM, *The occurrence and regulation of the refractory period in the gonadal and fat cycles of the Junco*. *J. Exper. Zool.*, 121, 1952b : 311-326.

(49) Voir : J. BENOIT, *Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez des canards aveuglés, par section du nerf optique*. *C.R. Soc. Biol.*, 120, 1935 : 133-136.

shall et Harrison ⁽⁵⁰⁾ puis Moreau, Wilk et Rowan ⁽⁵¹⁾ ont enregistré un cycle gonadique annuel sans relation avec la photopériodicité (celle-ci étant constante dans les biotopes étudiés). Les premiers auteurs ont même observé une augmentation du volume testiculaire chez un passereau des Nouvelles-Hébrides (*Pachycephala pectoralis*) qui se produit alors que les jours diminuent légèrement. Tout récemment, Curry-Lindahl ⁽⁵²⁾, Marshall et Williams ⁽⁵³⁾ ont étudié les bergeronnettes printanières (*Motacilla flava*) hivernant au Congo et en Uganda. Ils leur attribuent un cycle sexuel fixé génétiquement, dont le rythme est synchronisé avec le printemps boréal. De tout cela, il ne faudrait pas inférer que les oiseaux des régions tropicales sont insensibles aux changements d'éclairement. Les recherches de Brown et Rollo ⁽⁵⁴⁾ et celles de Rollo et Domm ⁽⁵⁵⁾ prouvent au contraire une très grande sensibilité d'un fringillidé tropical (*Pyromelana franciscana*) aux variations photopériodiques.

Miller ⁽⁵⁶⁾ et Wolfson ⁽⁵⁷⁾ ont attiré l'attention sur un aspect analytique important de ces relations entre l'éclairement et l'activité de l'antéhypophyse. Chez plusieurs fringillidés américains, ils ont mis en évidence l'existence d'une période (post-nuptiale) pendant laquelle l'antéhypophyse est réfractaire à toute stimulation lumineuse. Ainsi, les progrès dans l'étude des relations entre l'éclairement et les glandes endocrines peuvent devenir rapides et hautement explicatifs, le terrain étant aujourd'hui déblayé. Mais on a compris que ces progrès exigeront qu'on prenne en considération la diversité des cas révélés par l'histoire naturelle, qu'on détermine les périodes de sensibilité et d'insensibilité aux stimulations lumineuses, et

(50) J. R. BAKER, A. J. MARSHALL et T. HARRISON, *The seasons in a tropical rain forest (New Hebrides). Part 5. Birds Pachycephala*. J. Linnean Soc. London, Zool., 41, 1940 : 50-70.

(51) R. E. MOREAU, A. L. WILK et W. ROWAN, *The moult and gonad cycles of three species of birds at five degrees south of the Equator*. Proc. Zool. Soc. London, 117, 1947 : 345-364.

(52) K. CURRY-LINDAHL, *Internal times and spring migration in an equatorial migrant, the Yellow Wagtail (Motacilla flava)*. Arkiv. Zool. (2), 11, 1958 : 541.

(53) A. J. MARSHALL et M. C. WILLIAMS, *The prenuptial migration of the Yellow Wagtail (Motacilla flava) from latitude 0.04° N*. Proc. Zool. Soc. London, 132, 1959 : 313-320.

(54) F. A. BROW et M. ROLLO, *Light and moult in weaver finches*. The Auk, 57, 1940 : 485-498.

(55) M. ROLLO et L. V. DOMM, *Light requirements of the weaver finch. I. Light period and intensity*. The Auk, 60, 1943 : 357-367.

(56) A. H. MILLER, *The refractory period in light-induced reproductive development of golden-crowned sparrows*. J. Exper. Zool., 109, 1948 : 1-11.

(57) A. WOLFSON, *loc. cit.*, 1952a.

qu'on tienne compte de l'existence de rythmes cycliques d'activité physiologique qui n'obéissent plus à un déterminisme externe actuel.

*
* *

En général, les oiseaux de la région tempérée s'engraissent pendant l'automne (phénomène exploité par les coutumes alimentaires des fêtes de fin d'année). Chez certaines espèces migratrices, on observe en outre un engraissement à la fin de l'hiver, pendant la migration printanière de retour. Linsdale et Sumner⁽⁵⁸⁾, Blanchard⁽⁵⁹⁾ et Wolfson⁽⁶⁰⁾ ont analysé divers cas présentés par des espèces nord-américaines, il semble bien qu'on ait affaire à un authentique caractère biochimique distinguant des migrants d'espèces voisines sédentaires.

Les données réunies par Nice⁽⁶¹⁾, Baldwin et Kendeigh⁽⁶²⁾ ne confirment cependant pas la généralité de phénomène. Wolfson soutient que cela est dû à une présentation inadéquate des résultats d'analyses. On devrait reprendre la question en établissant soigneusement les cycles pondéraux individuels dans des populations comparables d'espèces migratrices et sédentaires.

Par ailleurs, des chercheurs américains ont enregistré un maximum printanier dans l'évolution pondérale des femelles de Galliformes sédentaires. Farner⁽⁶³⁾ l'attribue à une augmentation des sécrétions oestrogènes. Il suggère que cette accumulation de lipides est de nature différente de ce qu'on note chez les espèces migratrices où les deux sexes s'engraissent.

Évidemment, ces variations pondérales sont parallèles aux variations quantitatives de l'alimentation (fig. 13). Il faut cependant se méfier de l'interprétation anthropomorphique qui présenterait cela comme un simple phénomène adaptif, préalable à une épreuve qui va exiger de fortes dépenses

(58) J. M. LINDSALE et E. L. SUMNER, *Variability in weight in the golden-crowned sparrow*. Univ. California Publ. Zool., 40, 1934 : 309-320.

(59) B. D. BLANCHARD, *The white-crowned sparrows (Zonotrichia leucophrys) of the Pacific seaboard: environment and annual cycle*. Univ. California Publ. Zool., 46, 1941 : 1-178.

(60) A. WOLFSON, *loc. cit.*, 1945.

(61) M. N. NICE, *Weight of resident and winter visitant song sparrows in central Ohio*. The Condor, 48, 1946 : 41-42.

(62) S. P. BALDWIN et S. C. KENDEIGH, *Variations in the weights of birds*. The Auk, 55, 1938 : 416-467.

(63) D. S. FARNER, *The annual stimulus for migration: experimental and physiological aspects*. Recent Studies in Avian Biology, Urbana, 1955 : 154-197.

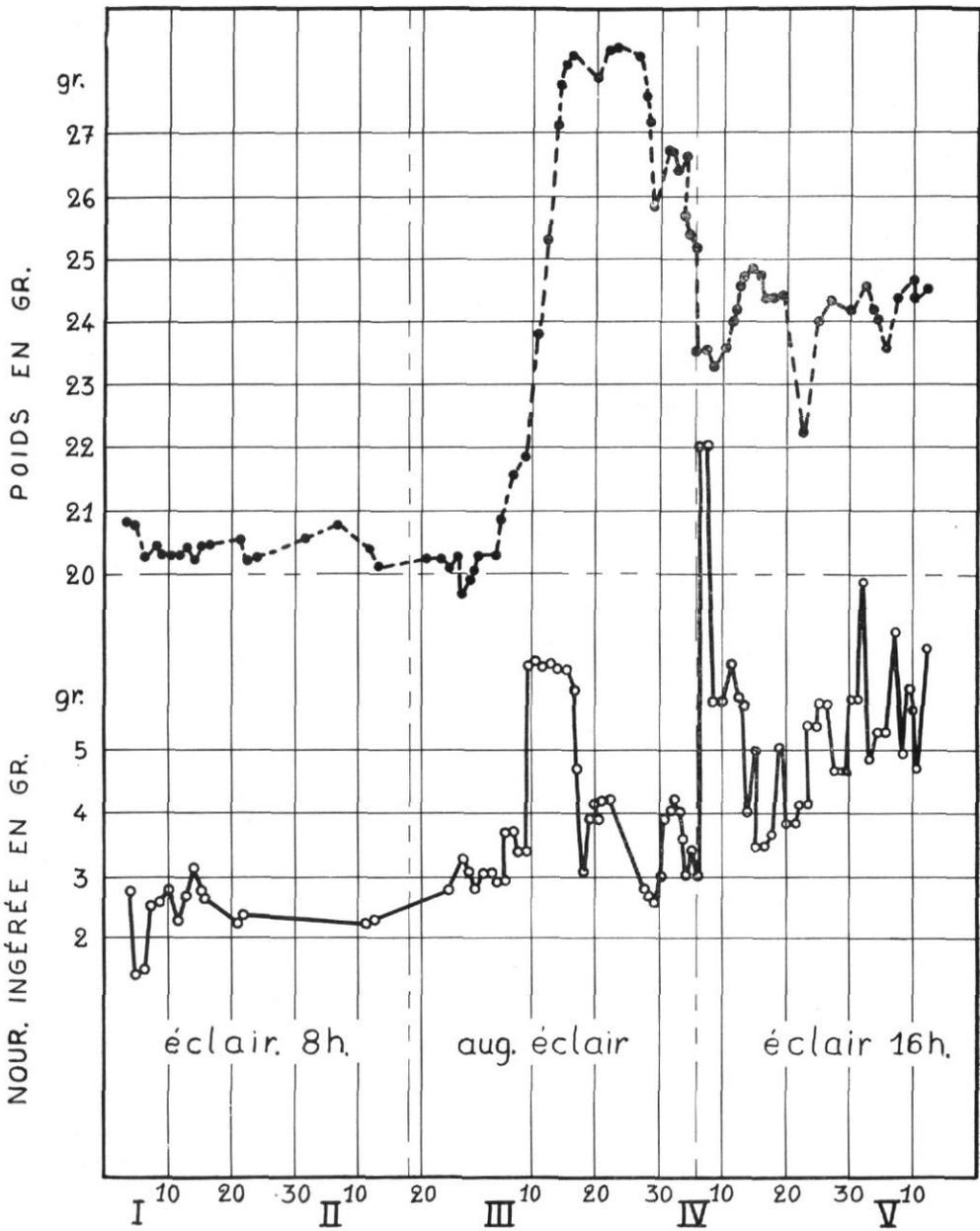


Fig. 13. — Variations pondérales et variations quantitatives de l'alimentation chez un Pinson migrateur, *Fringilla coelebs*.
(d'après Koch et de Bont, 1951).

énergétiques. Les analyses de Kendeigh (64), Seibert (65), Pearson (66), Koch et de Bont (67) montrent clairement que les réserves ainsi accumulées représentent peu par rapport aux dépenses énergétiques quotidiennes en période de migration active. L'augmentation des réserves lipidiques ne peut résulter que d'une augmentation de l'appétit ou d'une modification du métabolisme cellulaire des acides gras, l'une n'excluant pas l'autre. Dans tous les cas, cela suppose une régulation particulière à l'échelle biochimique. Dans un cas au moins, Wolfson (68) a pu provoquer une accumulation de graisses à la suite d'une simple injection d'extrait antéhypophysaire. L'hypothèse de travail qui s'impose est donc que l'engraissement constaté chez certains migrateurs est lui aussi sous la dépendance des modifications hormonales induits par l'antéhypophyse dont les sécrétions contrôlent le métabolisme lipidique chez tous les Vertébrés.

*
* *

Les amateurs d'oiseaux savent depuis très longtemps que les migrateurs engagés se montrent très agités pendant la période de la migration spécifique. Ce phénomène a été étudié expérimentalement et on a cherché ses relations avec les facteurs externes et avec les particularités métaboliques indiquées ci-dessus.

Grâce à des perchoirs mobiles reliés à des cylindres enregistreurs, on peut mesurer quantitativement cette agitation ou « Zugunruhe ». Siivonen (69) montra ainsi que l'agitation varie parallèlement avec les intensités de passe des migrateurs de la même espèce.

On mit d'abord en évidence l'effet d'une chute de température sur l'agitation migratoire (fig. 14). Wagner (70) montra qu'une augmentation de la nourriture disponible ne calme guère les migrateurs comme les fauveltes

(64) S. C. KENDEIGH, *Effect of temperature and season on energy resources of the English sparrow*. The Auk, 66, 1949 : 113-127.

(65) H. C. SEIBERT, *Differences between migrant and non-migrant birds in food and water intake at various temperatures and photoperiods*. The Auk, 66, 1949 : 128-153.

(66) O. P. PEARSON, *The metabolism of hummingbirds*. The Condor, 52, 1950 : 145-152.

(67) H. J. KOCH et A. F. DE BONT, *Standard metabolic rate, weight changes and food consumption of *Fringilla c. coelebs* L. during sexual maturation*. Ann. Soc. R. Zool. Belg. 82, 1951 : 143-154.

(68) A. WOLFSON, *loc. cit.*, 1945.

(69) L. SIIVONEN, *Die Stärkevariationen des nächtlichen Zuges bei *Turdus ph. philomelos* Brehm und *T. musicus* L. auf Grund der Zugläute geschätzt und mit der Zugunruhe einer geküfigten Singdrossel verglichen*. Ornith. Fennica, 13, 1936 : 59-63.

(70) H. O. WAGNER, *Der Einfluss von Aussenfaktoren auf den Tagesrhythmus während der Zugphase*. Vogelzug, 8, 1957 : 47-54.

(*Sylvia* sp.) et la grive mauvis (*Turdus musicus*), tandis qu'elle calme des oiseaux plus sédentaires comme le merle noir (*Turdus merula*). Merkel ⁽⁷¹⁾ constata que l'agitation est d'intensité inversement proportionnelle au poids de l'oiseau.

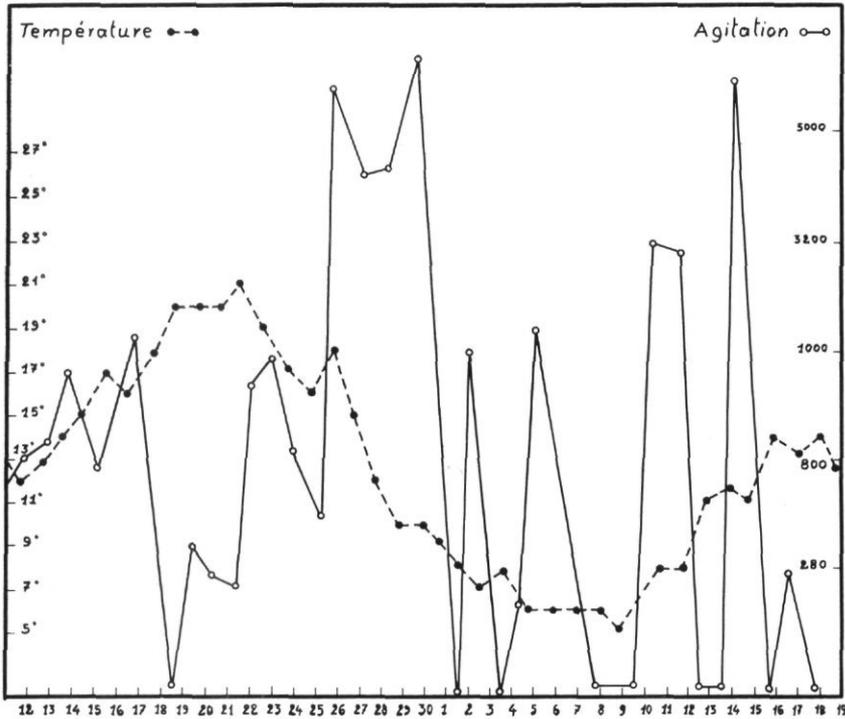


FIG. 14. — Effet d'une chute de température sur l'agitation migratoire.

(d'après Merkel, 1940).

On s'est demandé si l'agitation migratoire est en rapport avec le fonctionnement du corps thyroïde, celui-ci sécrétant l'hormone thyroïdienne, agent de régularisation du métabolisme respiratoire des organes de Vertébrés.

Küchler ⁽⁷²⁾ avait trouvé que les phases de libération maximum d'hormone thyroïdienne coïncident avec les périodes de migration. Putzig ⁽⁷³⁾, Merkel ⁽⁷⁴⁾, Schildmacher et Rautenberg ⁽⁷⁵⁾ injectèrent de

(71) F. W. MERKEL. *Neuere Untersuchungen über die Ursachen des Vogelzugtriebes*. Natur und Volk, 70, 1940 : 167-178.

(72) W. KÜCHLER, *Jahreszyklische Veränderungen im histologischen Bau der Vogelschildrüse*. J. Ornithol., 1935 : 414-461.

(73) P. PUTZIG, *Die Triebkräfte des Vogelzugs*. Umschau, 42, 1938 ; 866-869.

(74) *Loc. cit.*, 1940.

(75) H. SCHILDMACHER et W. RAUTENBERG, *Über die Wirkung kleiner Mengen von Thyroxin auf das Körpergewicht bei Finkenvögeln*. Biol. Zentralb., 71, 1950 : 397-405.

la thyroxine à faible dose chez certains oiseaux en phase pré-migratoire ; le résultat fut, dans certains cas, une augmentation de l'agitation migratoire et une baisse du poids. Mais l'ensemble des expériences entreprises jusqu'ici atteste trop de variabilité pour qu'on soit sûr d'une intervention systématique de la fonction thyroïdienne dans la physiologie des migrations.

De toutes façons, une intervention de la fonction thyroïdienne ne ferait qu'ajouter un phénomène de plus à ceux que contrôle déjà l'antéhypophyse, puisque celle-ci sécrète une hormone thyrotrope qui active les cellules du corps thyroïdien.

On manque singulièrement d'informations sur les fluctuations saisonnières du métabolisme respiratoire des oiseaux. Il faudrait multiplier les études comme celles de Riddle, Smith et Benedict ⁽⁷⁶⁾ et de Kendeigh ⁽⁷⁷⁾ pour savoir quel est le rapport constant entre ce métabolisme, l'agitation migratoire et les autres fonctions entrant en ligne de compte. Il faudrait surtout disposer d'études permettant des comparaisons entre migrateurs et sédentaires apparentés, sans interférence de facteurs parasites. A ce titre, il est opportun d'épingler les études de Koch et de Bont ⁽⁷⁸⁾ qui ont comparé le métabolisme des pinsons (*Fringilla coelebs*) sédentaires à celui des pinsons de la même espèce venant hiverner (ou de passage vers un territoire d'hivernation), en Belgique. Ils constatent que le métabolisme des sédentaires reste constant pendant le printemps, tandis que celui des congénères migrateurs augmente (fig. 15). Pendant la phase pré-migratoire, le métabolisme n'a pas diminué, ce qui infirme la conclusion de Merkel ⁽⁷⁹⁾ qui tentait d'expliquer l'augmentation pondérale des migrateurs par une diminution du métabolisme.

Il serait cependant peu sage de généraliser en partant des résultats obtenus avec ces pinsons. De Bont ⁽⁸⁰⁾ lui-même, au cours d'expériences antérieures portant sur 13 espèces voisines, n'a pu mettre en évidence des différences significatives entre le métabolisme des sédentaires et celui des migrateurs.

*
* *

(76) O. RIDDLE, G. C. SMITH et F. BENEDICT, *The basal metabolism of the mourning dove and some of its hybrids*. American J. Physiol., 101, 1932 : 260-267.

(77) S. C. KENDEIGH, *The role of environment in the life of birds*. Ecol. Monogr., 4, 1934 : 299-417.

(78) *Loc. cit.*, 1952.

(79) *Loc. cit.*, 1940.

(80) A. F. DE BONT, *Métabolisme de repos de quelques espèces d'oiseaux*. An. Soc. Roy. Zool. Belg., 75, 1945 : 75-80.

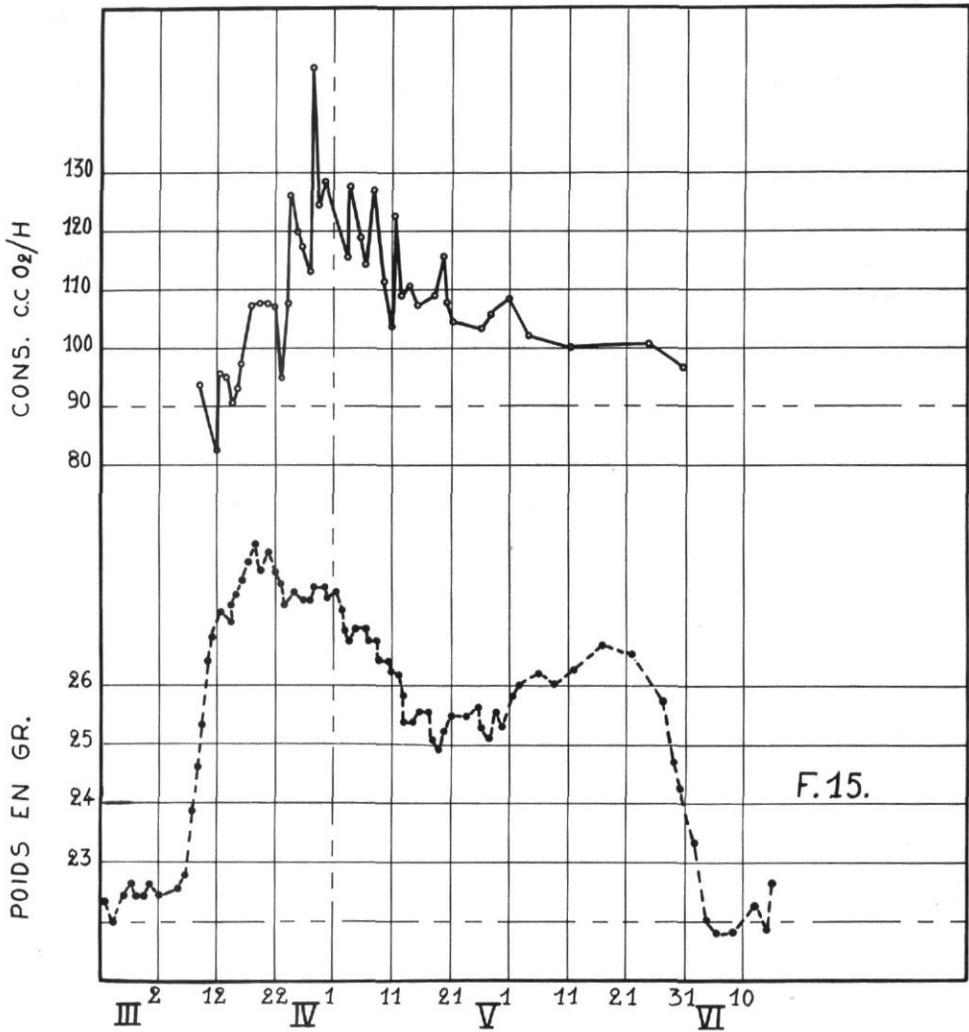


FIG. 15. — Évolution du poids et du métabolisme d'un Pinson migrateur, *Fingilla coelebs*.
Le métabolisme maximum n'est obtenu qu'après que l'oiseau ait atteint son maximum pondéral.

(d'après Koch et De Bont, 1951).

En résumé, des arguments variés font supposer qu'il y a une différence biochimique entre les oiseaux migrateurs et les oiseaux sédentaires. Cette différence paraît tenir essentiellement aux particularités du fonctionnement saisonnier de l'antéhypophyse, lequel dépend de façon plus ou moins actuelle de la photopériodicité, sinon d'un rythme génétiquement fixé. L'antéhypophyse intervenant dans le contrôle de plusieurs fonctions plus ou moins indépendantes, il n'est pas étonnant qu'on découvre des phénomènes physiologiques parallèlement affectés, autant d'effets d'une physiologie migratoire spéciale, mais non des causes du comportement migratoire. On ne pourra intégrer cet ensemble d'effets qu'à la faveur d'une meilleure connaissance de la biochimie comparée des fonctions antéhypophysaires.

VIII. — Effets de groupe

Les comportements migratoires répondent à une motivation complexe conditionnée notamment par les mécanismes physiologiques contrôlés par les hormones antéhypophysaires. Ces mécanismes sont transmis génétiquement et on peut croire qu'on les comprendra bien quand on aura suffisamment progressé dans l'étude des systèmes biochimiques mis en jeu et clarifié les modalités de leur transmission par des gènes.

Ici, comme dans les autres comportements complexes des animaux, la motivation instinctive est certainement une configuration générale du comportement — un *behaviour pattern*, mais ce schéma est toujours plus ou moins modifié par l'apprentissage, l'imitation et l'influence de divers facteurs actuels. On a pu dissocier ce qui est strictement inné et ce qui est phénotypique dans d'autres types de comportements caractéristiques des oiseaux, par exemple l'agressivité des rouges-gorges ⁽⁸¹⁾ et le chant des pinsons ⁽⁸²⁾. On est loin d'avoir atteint ce niveau dans l'analyse des comportements migratoires, nous pouvons cependant attirer l'attention sur quelques données qui mettent en cause des effets de groupe :

Il semble bien que chez les rouges-queues à front blanc (*Phoenicurus phoenicurus*) le comportement migrateur d'un individu est déclenché à la vue de congénères assemblés. On explique par là le fait que la population anglaise de cette espèce atteint son territoire de nidification beaucoup plus tard que la population continentale ne regagne la sienne. En effet, la population anglaise est comparativement peu dense et la et la plupart de ses individus restent relativement isolés dans leur territoire d'hivernation. Marshall et Williams ⁽⁸³⁾ ont étudié les bergeronnettes printanières (*Molacilla flava*) dans leurs territoires d'hivernation de l'Uganda. Ils rapportent que cette espèce quitte ses quartiers d'hiver en très peu temps, une partie seulement des individus ayant atteint l'état physiologique caractéristique de la phase migratoire, les autres étant plus ou moins retardataires sous ce rapport. Toute la population paraît entraînée par un effet de groupe.

(81) D. LACK, *The life of the Robin*. Witherby, London, 1943.

(82) W. H. THORPE, *Some general implications of animal behaviour studies*. *Biology and Human Affairs*, 23, 1958, n° 2 : 8-14.

Un autre type d'effet de groupe mérite considération ici, car il intéresse une fonction en rapport avec les cycles saisonniers, il s'agit des dates de ponte qui s'avèrent plus variables quand il s'agit de populations grégaires.

Dans une colonie de mouettes rieuses (*Larus ridibundus*) et d'étourneaux (*Sturnus vulgaris*), la plupart des femelles pondent leur premier œuf endéans quelques jours et la date moyenne est caractéristique de la colonie. Les dates sont plus irrégulières quand il s'agit de populations ou d'espèces dont les couples s'isolent pour la période de reproduction.

On comprend dès lors qu'il est important d'étudier les phénomènes de rassemblements des oiseaux pour éclairer d'un jour nouveau les déterminismes et les circonstances des migrations. Un aspect particulier de ces rassemblements est celui de la constitution de dortoirs. Qu'il s'agisse d'espèces plus ou moins sédentaires ou franchement migratrices, les dortoirs apparaissent presque toujours en rapport avec les phénomènes migratoires. Les dortoirs ne servent habituellement que pendant les périodes de la migration. Dans certains cas, on observe d'authentiques migrations journalières du dortoir aux terrains de chasse et vice versa.

L'un de nous ⁽⁸⁴⁾ a exposé récemment le problème des dortoirs d'étourneaux (*Sturnus vulgaris*). On connaît aussi des dortoirs spectaculaires de bergeronnettes grises et printanières (*Motacilla alba et flava*), d'hirondelles (*Hirundo* sp.), de pinsons des arbres et de pinsons du nord (*Fringilla coelebs et montifringilla*), de corbeaux freux (*Corvus frugilegus*) et de choucas (*Coleus monedula*).

Un autre effet de groupe a été décrit par Verheyen ⁽⁸⁵⁾. Il s'agit des vols caractéristiques de rapaces tournoyant dans le ciel en période de migration. Ces vols entraînent souvent d'autres rapaces qui étaient restés au sol. Ils entraînent même des individus d'espèces sédentaires qui se comportent momentanément comme des migrants, puis reviennent au sol. Considérant ces cas, on peut supposer que l'instinct migrateur est virtuellement présent au moins chez certaines espèces sédentaires, celles-ci pouvant aussi répondre à des stimuli-sigaux engageant les premières phases d'une migration, mais possédant un mécanisme hormonal de motivation insuffisante pour leur permettre de persister.

Tout cela montre que l'éthologie comparée des oiseaux n'a pas dit son dernier mot.

(83) A. J. MARSHALL et M. C. WILLIAMS, *loc. cit.*, 1959.

(84) W. DELVINGT, *Les dortoirs d'étourneaux sansonnets (Sturnus vulg. L.) de Bruxelles*. Le Gerfaut, 1960 : 19-39.

(85) R. VERHEYEN, *Essai sur l'origine des communautés migratrices*. Le Gerfaut, 1952 : 328-337.

IX. — Prémisses ou perspectives ?

Synoptiquement, les migrations apparaissent donc comme des comportements très complexes mais on conçoit facilement les valeurs adaptatives qui ont assuré leur acquisition et leur sélection. On parvient peu à peu à décomposer les mécanismes mis en jeu dans l'organisme qui se prépare à migrer, choisit sa direction et arrive à destination.

Pour acquérir ce type de comportement, la classe des oiseaux n'a pas inventé d'organes spéciaux, ni des systèmes biochimiques entièrement nouveaux. Elle n'a pas non plus bénéficié des sollicitudes d'une causalité externe providentielle. *Des oiseaux sont devenus migrateurs en faisant usage de toutes les tendances évolutives révélées par l'anatomie fonctionnelle de toute leur classe, en adaptant les synergies des systèmes biochimiques communs et caractéristiques des Vertébrés.*

Il est permis de croire qu'aux premières phases de l'acquisition des mœurs migratrices, les oiseaux s'orientaient en usant de leur mémoire visuelle et que leur anthéhypophyse agissait en fonction des stimulations de l'éclaircissement saisonnier. Au moins dans certains cas, ces mécanismes ont évolués en se compliquant d'un rythme interne, transmis héréditairement, rendant plus ou moins contingentes les sollicitations actuelles du milieu extérieur. Ainsi l'orientation peut mettre en jeu la faculté de repérer la position du soleil et un médiateur intuitif correspondant à un véritable sens chronométrique. Ainsi la préparation du comportement peut être déclenchée par un rythme endogène de l'activité antéhypophysaire. Dans tous les cas, la résultante n'est pas une suite d'actes automatiques ; et on a trop peu étudié les facteurs sociologiques qui ajustent les comportements au niveau des populations et des individus.

Il semble bien que la nature actuelle conserve assez de comportements variés pour qu'on puisse reconstituer un jour les séquences de cette évolution à la fois biochimique, physiologique et éthologique, allant du sédentarisme primitif jusqu'au cas extrême des grandes migrations intercontinentales. Parvenant à cette reconstitution, on aura fait plus que raconter l'histoire des oiseaux. Car toute l'évolution des Vertébrés fut dirigée par les succès appropriés des mêmes mécanismes sensoriels et endocrinologiques, agents de libération vis-à-vis des servitudes du milieu et des saisons.

En apportant les résultats qui convergent vers une explication causale des phénomènes de migrations, les méthodes de la physiologie sensorielle et de la biochimie des systèmes métaboliques ont confirmé une grande loi de la recherche scientifique. *On n'arrive pas à l'explication par l'accumulation fastidieuse des faits d'observation, mais il faut mettre en jeu des hypothèses de travail et s'ingénier à réaliser des expériences significatives.* Néanmoins, l'état actuel des connaissances révèle les limites de la méthode expérimentale au niveau où celle-ci reste économique et se borne à faire étudier électivement le matériel adéquat, disponible sans trop d'efforts et particulièrement indiqué pour telle expérience jugée cruciale.

On a vu combien déçus apparaissent les éléments de discussion apportés ci-dessus, combien il est difficile de généraliser quand les expériences ont porté sur le pigeon ou le fou de bassan, et point sur les grues et les cigognes. Les hirondelles se comportent-elles comme les juncos? Les canards s'orientent-ils comme les étourneaux? *On est loin d'avoir satisfait aux exigences d'une physiologie vraiment comparée.*

Ce serait moins grave si pour une espèce au moins, on avait procédé à toutes les investigations analytiques élémentaires, indispensables à la rédaction d'une monographie de référence. Or, pour aucune espèce, on n'a ce préalable qui ferait connaître et juger synoptiquement les normes de l'éthologie, les modalités de l'orientation, à l'aller, au retour et à mi-chemin, l'évolution saisonnière du métabolisme basal, des taux d'hormones circulantes et de l'état des gonades, et les réponses spécifiques à la lumière et aux rythmes d'éclairement. Il n'y aura pas d'explication générale tant qu'on n'aura pas le secours d'une explication intégrante particulière, et les leçons de comparaisons valables.

*
* *

Dans l'étude d'un comportement, les progrès de la physiologie et de la biochimie sont tributaires d'une bonne connaissance éthologique des espèces car c'est celle-ci qui permet de poser les problèmes et de comparer à bon escient. Ce n'est pas contesté mais on a pu perdre de vue ce que cela implique.

On a généralement supposé qu'une bonne connaissance éthologique c'est la somme des faits de comportement rapportés par les ouvrages d'histoire naturelle classique, lesquels sont presque exclusivement des faits d'observation acquis fortuitement. *L'éthologie moderne doit exiger plus, elle aussi doit recourir à l'expérimentation judicieusement inspirée, elle doit aussi être une science comparée qui dégage les rapports constants et les caractères.* En fin de compte, c'est l'éthologie comparée qui devra indiquer les espèces particulièrement représentatives sur lesquelles il convient de faire porter

spécialement les recherches des mécanismes sensoriels, endocriniens et métaboliques.

Les explications causales et générales dont le niveau ultime est dans l'évolution biochimique des oiseaux ne tarderont pas se à livrer quand le siège de la forteresse aura pris la forme d'une stratégie aussi habile.

Encore faudrait-il que les œuvres humaines laissent la grande diversité des oiseaux survivre et exécuter normalement les phénomènes à étudier. Capable de tout détruire, l'homme devrait au moins sauver ce qu'il gagnerait à connaître.

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- BOURLIÈRE, F. C. 1950. *Physiologie des migrations*. Dans : P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, vol. XV, Paris, Masson, pp. 1089-1099.
- DORST, J. 1956. *Les migrations des oiseaux*. Paris, Payot, 417 pp.
- DROST, R. 1950. *Study of Bird Migration 1938-1950*. Proc. 10th. int. orn. cong. Uppsala, pp. 216-240.
- FARNER, D. S. 1955. *The annual stimulus for migration: experimental and physiological aspects*. In « Recent studies in avian biology », Urbana, Univ. of Illinois Press, pp. 154-197.
- GRIFFIN, D. R. 1955. *Bird navigation*. In « Recent studies in avian biology », Urbana, Univ. of Illinois Press, pp. 198-237.
- LINCOLN, F. C. 1952. *Migration of birds*. New York, 109 pp.
- POLL, M. 1958. *Les Migrations animales*. *Les Naturalistes belges*, 39, p. 151.
- PROMPTOFF, A. 1934. *Die Bedeutung der Migrationen der Vögel für der Evolution derselben*. *Zool. J.*, XIII pp. 409-436.
- SCHUZ, E. 1952. *Vom Vogelzug. Grundriss der Vogelzugkunde*. Frankfurt, Schöps, 213 pp.
- SIMMS, E. 1852. *Birds migrants. Some aspects and observations*. London, Cleaver-Hume Press, 212 pp.
- STEINBACHER, J. 1951. *Vogelzug und Vogelzugforschung*. Frankfurt, 184 pp.
- THOMSON, A. L. 1949. *Bird migration*. London, Witherby, 183 pp.
- TINBERGEN, L. 1949. *Vogels onderweg. Vogeltrek over Nederland in samenhang met landschap*, Amsterdam, 110 pp.
- TOSCHI, A. 1939. *La migratione degli Uccelli*. Bologne, edit. Compositori, 292 pp.
- VERHEYEN, R. 1947. *Un aperçu général du problème de la migration des oiseaux*. *Le Gerfaut*, 37 p. : 1-14.