

L'orientation des oiseaux migrateurs

241

par W. Delvingt et J. Leclercq

On sait maintenant que les oiseaux migrateurs ont un sens d'orientation inné et qu'ils sont capables de rectifier les déviations causées par les intempéries et la topographie. En outre, certaines espèces peuvent s'orienter après relâche en territoire inconnu. Cet article envisage les mécanismes qui pourraient expliquer cette faculté d'orientation et de navigation et décrit les expériences effectuées pour vérifier la théorie.

De tous temps les migrations des oiseaux ont excité la curiosité et l'imagination des hommes, bien que le phénomène n'ait pas toujours été reconnu. Les théories avancées autrefois pour expliquer la disparition périodique de certains oiseaux furent parfois très originales [1] mais il fallut attendre la fin du XIX^e siècle pour que les données d'observation deviennent suffisantes pour permettre d'aborder l'étude scientifique des migrations. La première moitié du XX^e siècle vit l'introduction, puis la rapide extension des opérations de baguage en Europe et aux Etats-Unis et le développement des recherches physiologiques. Les progrès réalisés ont été passés en revue au complet [1-4]; nous nous proposons simplement de présenter ici les modalités et les résultats obtenus pour ce qui concerne le sens de l'orientation chez les oiseaux migrateurs.

Modalités

Baguage

Les œuvres de baguage du monde entier ont rassemblé une documentation importante et on pourrait croire qu'il suffit de porter ces données sur carte, de les analyser statistiquement, de déterminer les faits constants et les divergences occasionnelles, pour répondre aux questions concernant les routes de migration et les modalités de 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, bien qu'elle ait le grand avantage de faire connaître exactement le lieu de départ, le lieu d'arrivée et les circonstances de temps.

Malheureusement, les taux de reprises 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 observations.

Parce qu'elle attend beaucoup du hasard, la méthode des baguages systématiques fait rarement plus que révéler les 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 et le déterminisme des migrations. Il faut alors recourir à la méthode expérimentale et au test des hypothèses de travail.

J. Leclercq, Docteur ès Sciences

Né à Liège en Belgique en 1921, a fait ses études à l'Université de la ville où il a effectué des travaux de recherche au département de recherche biochimique. Il est actuellement Professeur de Zoologie à l'Institut Agronomique de Gembloux depuis 1958. Il s'intéresse surtout à la nutrition comparée des insectes, à la taxonomie des Hyménoptères et à l'histoire de la zoologie.

W. Delvingt, Ingénieur Agronome

Né à Lessines en Belgique en 1938, a étudié à l'Institut Agronomique de Gembloux. Il travaille maintenant au Fonds National de la Recherche Scientifique Belge. Il s'intéresse particulièrement au comportement et à l'écologie des oiseaux, des Sturnidés en particulier.

Observation directe

Il est important de se rendre compte que toutes les migrations sont orientées; c'est pourquoi on a souvent associé leur direction aux phénomènes météorologiques et aux 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. Ainsi, les populations européennes de cigognes blanches (*Ciconia ciconia*) empruntent deux itinéraires concurrents pour se rendre en Afrique, l'un par le détroit de Gibraltar, l'autre par le Bosphore. Dans les deux cas, elles évitent 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.

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. On a augmenté ces connaissances par l'emploi du radar et l'observation du vol des migrateurs nocturnes devant le disque lunaire. 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 R. Verheyen [5]. Particulièrement sensible aux nuits froides, cet oiseau ferait sa migration vers l'Afrique par vent 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 (figure 1). 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 des courants aériens. Les migrations sont activement orientées et l'on peut déclarer sans hésitation qu'il y a un itinéraire général à orientation définie. Les changements de direction ne sont pas imposés à l'oiseau par le temps ou la topographie; ils sont une réponse appropriée de celui-ci.

Navigation

La plupart des oiseaux ont une excellente mémoire visuelle, leur vue étant d'une grande acuité. Aussi a-t-on facilement pensé que ces caractéristiques permettent aux migrateurs de s'orienter et de retrouver leur chemin.

Il est bien connu que les pigeons voyageurs doivent être entraînés et avoir exercé leur mémoire des lieux environnants avant de réussir des retours à longue distance. Ils s'égarent facilement quand la visibilité est mauvaise, ou quand le pays est enneigé. Ils sont incapables de retour, même à faible distance, quand ils sont aveuglés. Leur mémoire visuelle est d'une étonnante fidélité. B. F. Skinner [6] entraîna quatre pigeons à picorer en certains endroits d'une photographie aérienne. Quatre ans après, les pigeons répondaient encore positivement.

La question qui se pose est évidemment de savoir si l'acuité et la mémoire visuelle des oiseaux suffisent à expliquer les

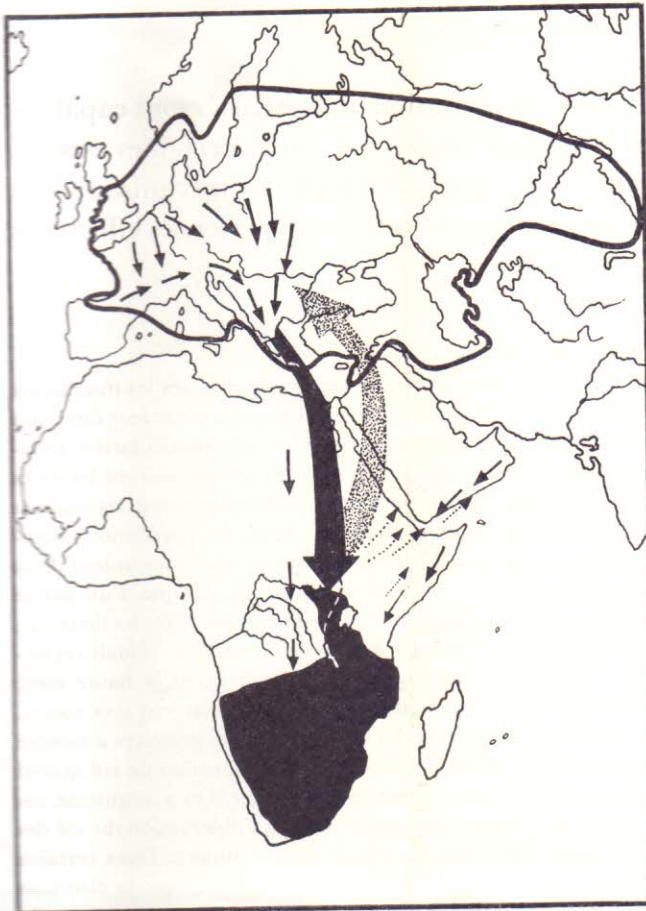


Figure 1 Migration de la pie-grièche écorcheur *Lanius collurio* (Verheyen, 1951.)

performances des espèces migratrices. Tout d'abord, diverses expériences montrent que certains migrateurs suivent une direction innée. W. Rüppell [7] captura 896 corneilles mantelées (*Corvus cornix*) à Rossitten 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 direction habituelle, soit vers le nord-est (figure 2). De même, E. Schüz [3] et A. C. Perdeck [8] ont démontré que les jeunes étourneaux capturés durant leur migration automnale et déplacés en dehors de leur route normale, maintenaient leur direction habituelle.

Bien plus, certains migrateurs semblent capables d'une véritable navigation, c'est-à-dire qu'ils peuvent atteindre un but quel que soit leur point de départ. Le but peut être déterminé instinctivement comme chez de jeunes migrateurs en route vers leur quartier d'hiver ou par apprentissage comme lors des expériences de «homing».

De nombreux expérimentateurs ont capturé au nid des oiseaux qu'ils ont relâchés à des distances parfois considérables. Le pourcentage de retours varie grandement selon les espèces, même très proches. Pour les espèces manifestement migratrices, il est le plus souvent nettement supérieur à celui statistiquement espéré si les vols se faisaient au hasard.

On a également capturé des oiseaux migrateurs en route vers leur quartier d'hiver, pour les relâcher ensuite en dehors de leur voie de migration normale. On a vu ci-dessus que de jeunes étourneaux déplacés maintenaient leur direction normale de migration. Par contre, les étourneaux adultes déplacés changeaient de direction de façon à rejoindre leur quartier d'hivernage précédent [8]. L'interprétation précise des résultats

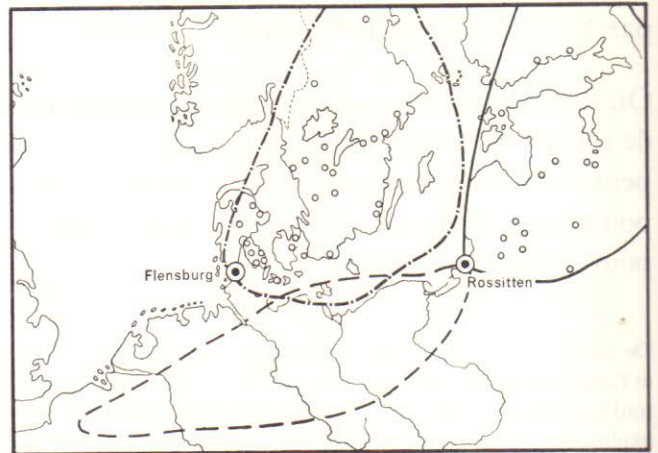


Figure 2 Expérience de Rüppell. Zone normale de reproduction en ligne continue. Zone normale d'hivernage en ligne brisée. Zone de reproduction déplacée en ligne brisée avec points. (D'après Rüppell, 1944.)

de ces expériences a cependant été critiquée [9], car certains oiseaux erratiques, sans quartier d'hiver fixe en conditions naturelles, retournent à leur lieu d'hivernage après y avoir été capturés, puis relâchés à des distances parfois considérables.

L'interprétation des expériences de homing est aussi rendue malaisée par l'existence des «directions absurdes» ou directions préférentielles n'ayant aucun rapport avec le lieu d'origine des oiseaux relâchés. Dans d'autres cas, on a découvert une direction préférentielle variant avec l'emplacement géographique du point d'origine mais sans rapport avec sa direction par rapport au point de relâche [10]. Les mêmes phénomènes ont été signalés chez l'étourneau *Sturnus vulgaris* [11], le sterne commun *Sterna hirundo* [12] et le canard *Anas platyrhynchos* [13, 14] mais restent incompréhensibles.

Des déplacements peuvent se produire naturellement: des migrateurs déviés de leur route normale se réorientent vers leur quartier d'hiver. Ce phénomène a été fréquemment signalé, mais les auteurs divergent considérablement quand ils veulent fixer son importance relative. Il semble cependant que les oiseaux juvéniles soient plus affectés que les adultes. L'assertion de H. C. Wallraff [15], basée surtout sur les résultats de Perdeck [8] et selon laquelle la direction de migration est innée dans beaucoup de cas alors que la localisation géographique du but à atteindre semble devoir être apprise, nous paraît très sujette à caution.

Mécanismes sensoriels de l'orientation

Les premières théories

Que faut-il entendre par «sens de l'orientation»? Un sens suppose la mise en jeu d'un élément sensoriel, un mécanisme de perception qu'on peut soumettre à des essais de vérification expérimentale. On a imaginé que les oiseaux parviennent à déterminer les coordonnées d'un lieu et à se diriger vers celles de leur territoire. Plusieurs hypothèses ont été faites à ce sujet. Des idées incontestablement ingénieuses sont restées sans avenir parce qu'on n'a pas pu les soumettre à des contrôles expérimentaux.

En 1946, G. Ising [16] 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. Il imagina que les oiseaux perçoivent les variations de ces forces par les canaux semicirculaires de l'oreille. Solidement étayée par des considérations physiques,

cette thèse a été abandonnée parce qu'elle postule un mécanisme sensoriel inconcevable. L'oreille des oiseaux est moins fine que celle des mammifères; rien dans son organisation ne permet de lui attribuer pareille sensibilité; même les oreilles de mammifères ne parviendraient pas à percevoir d'aussi infimes variations parmi celles dont sont responsables d'autres agents tels que la turbulence.

Une thèse plus ancienne voulait que les oiseaux soient capables de détecter les forces du champ magnétique terrestre. En 1947, A. J. Yeagley [17] 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, résultant de l'effet de la rotation de la Terre sur un objet en mouvement, et leur longitude par les variations d'intensité de la composante verticale du champ magnétique terrestre.

La force de Coriolis est, paraît-il, responsable de certaines déviations dans la trajectoire des obus, des fusées et des masses d'air. 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 aux pôles magnétiques. On peut donc concevoir que ce double système de référence permette à l'oiseau de s'orienter.

Yeagley repéra deux localités des Etats-Unis où les valeurs des deux forces sont identiques (figure 3). L'une, située en Pennsylvanie, fut choisie pour l'élevage et l'entraînement des 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. Quelques-uns en effet parurent s'y diriger; l'un ou l'autre y parvint. Mais les statisticiens nièrent la signification de ces rares succès. Ils soulignèrent que les expériences avaient fait l'objet d'une certaine publicité qui garantissait une probabilité trop 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 non aimantée identique. 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 alors que les témoins revinrent au pigeonnier bien avant les porteurs d'aimant. Hélas, ce témoignage était sans valeur: les porteurs d'aimant avaient perdu leur aimant. . .

Les efforts de Yeagley laissent donc très sceptique, bien qu'on hésite à rejeter complètement la théorie. O. J. Stewart [18] 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 aux indications fournies par ces signaux magnétiques.

L'ère expérimentale

L'étude expérimentale de l'orientation des migrateurs débuta réellement en 1949, date où G. Kramer [19] remarqua que des étourneaux (*Sturnus vulgaris*) engagés en période de migration se tenaient surtout dans la partie de la cage orientée dans la direction normale de migration. Il plaça les cages expérimentales dans des pavillons cachant l'horizon mais

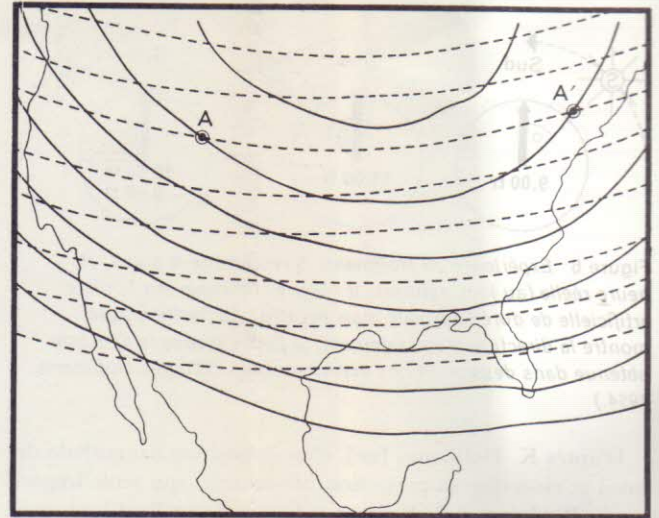


Figure 3 Expérience de Yeagley. Lignes d'intensité égale de la force de Coriolis en ligne continue. Lignes de force magnétique égale en ligne brisée. A et A' sont deux points conjugués. (D'après Yeagley, 1947.)

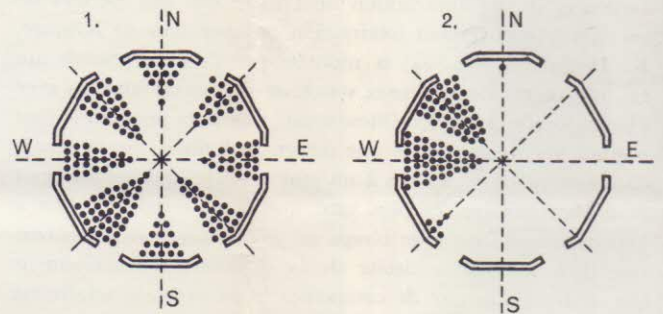


Figure 4 Orientation en temps nuageux (1) et ensoleillé (2). Chaque point représente une position de l'oiseau, enregistrée toutes les 10 secondes. (D'après Kramer, 1951.)

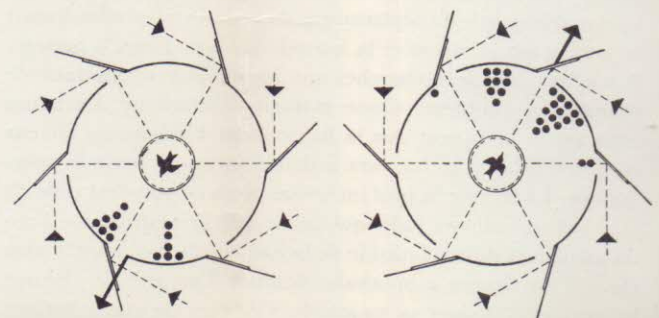


Figure 5 Orientation dans des conditions expérimentales. Les flèches brisées indiquent la direction de la lumière incidente. La flèche continue montre la direction moyenne d'orientation de l'étourneau. Le mouvement des miroirs change la direction apparente des rayons. (D'après Hoffmann, 1960.)

permettant de voir le soleil, dont la direction apparente pouvait être modifiée par des miroirs. Les oiseaux pouvaient s'orienter sans repères topographiques, pourvu que le soleil ne soit pas caché par des nuages (figure 4). Un changement d'orientation des rayons lumineux (par rotation de miroirs) entraînait un changement d'orientation des oiseaux (figure 5). Ces expériences et d'autres ont prouvé que c'est la position du soleil qui permet aux migrateurs de s'orienter.

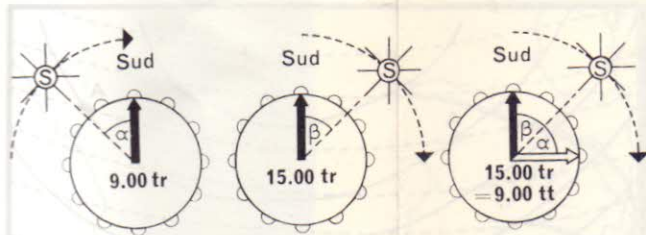


Figure 6 Expérience de Hoffmann. S représente le soleil ; rt : heure réelle (au jour naturel) ; tt : heure théorique (en lumière artificielle de durée normale mais décalée). La flèche grasse montre la direction d'entraînement, la flèche creuse la direction obtenue dans des conditions expérimentales. (D'après Hoffmann, 1954.)

D'après K. Hoffmann [20], c'est la position azimutale du soleil (c'est-à-dire sa projection horizontale) qui seule importerait. Par la suite, G. Kramer et U. von Saint-Paul [21], puis G. Kramer et E. Riese [22] dressèrent des étourneaux et des pigeons à s'orienter dans une direction fixe, à une heure déterminée. L'heure étant changée (et le soleil occupant donc dans le ciel une position toute différente de celle du dressage), les oiseaux choisissaient encore la même direction. De toute évidence, ils ont une notion de l'heure qui leur permet de corriger le mouvement solaire. Un collaborateur de Kramer, K. Hoffmann [23, 24] a montré que l'oiseau possède un rythme interne de 24 heures, synchronisé dans certains cas avec l'heure locale. Ainsi deux étourneaux entraînés pendant le jour naturel à s'orienter dans une direction donnée, furent placés dans une pièce et exposés à un jour artificiel qui commençait et finissait six heures plus tard que le jour naturel. Mis à l'épreuve après quelque temps au jour naturel, ils choisirent une direction 90° à droite de la direction d'entraînement (figure 6). La faculté de compenser le mouvement solaire est innée.

Les expériences de l'école de Kramer ne sont cependant pas sans faiblesse. Un migrateur capable de fixer la position azimutale du soleil et possédant un chronomètre interne précis devra faire face à des difficultés de toutes sortes. La vitesse azimutale de déplacement du soleil varie en effet durant le jour, selon la saison et la latitude du lieu. Jusqu'à présent, il n'existe pas de recherches sur les oiseaux permettant de résoudre ce problème d'une manière satisfaisante. Certaines expériences indiquent que la hauteur du soleil, ou un facteur en corrélation avec lui, sert à déterminer une seconde coordonnée. La théorie la plus intéressante sur ce point est celle de G. V. T. Matthews [28], qui pense que l'oiseau évalue l'arc du soleil et déduit la latitude de la hauteur de son point le plus élevé. Une mesure azimutale (doublée d'un sens de l'heure) lui permet d'évaluer sa longitude. Ce point de vue a donné lieu à beaucoup d'expériences, mais il y a des difficultés à surmonter. En particulier, Matthews n'a pas calculé suffisamment les erreurs possibles dans le genre d'observations attendu des pigeons; l'exactitude requise a été récemment calculée par C. J. Pennycuik [29]. Braemer pense que l'interaction de la longueur du jour et de la hauteur du soleil pourrait rendre correcte l'évaluation de la vitesse azimutale du soleil pour toutes les latitudes et en tous temps. Mais cette hypothèse devra être confirmée.

Les résultats exposés ci-dessus ne s'appliquent évidemment qu'aux migrateurs diurnes. Z. Sauer [25] a utilisé des cages d'observation d'un modèle comparable à celui utilisé par Kramer pour mettre à l'épreuve les facultés des migrateurs nocturnes (*Sylvia* sp.) de maintenir la nuit une direction innée de migration. En ciel clair (étoiles visibles), l'oiseau choisit

immédiatement la direction de migration et la maintient. Il est désorienté si le ciel est couvert. On ne sait pas si c'est le patron (*pattern*) général ou le patron d'un certain groupe d'étoiles ou encore la position d'une ou de certaines étoiles qui importent.

Enfin, nous signalerons quelques résultats récents qui montreront combien nous sommes loin encore d'une solution d'ensemble du problème des migrations. H. G. Fromme [26] a enregistré mécaniquement l'activité nocturne orientée (*Zugunruhe*) de rouges-gorges (*Erithacus rubecula*) en période de migration. Il a montré que ces oiseaux pouvaient choisir et maintenir la direction de migration sans repère optique (donc sans vue sur le ciel) dans une pièce normale. Placés dans une chambre expérimentale à armature d'acier, ils ne pouvaient plus s'orienter. Un champ magnétique artificiel ne les désorientait pas. Enfin, maintenus un certain temps dans un jour artificiel décalé de six heures sur la normale, ils conservaient leur direction normale de migration lorsque l'épreuve avait lieu au jour naturel. Il faut rapprocher ces données de celles de Precht *et al.* [27] qui ont constaté que *Larus ridibundus* et *L. canus* pouvaient s'orienter vers leur lieu de capture à l'intérieur d'une pièce, sans aucune vue sur le ciel.

Nous avons vu que les oiseaux sont capables d'orientation vers un lieu connu à partir d'un autre inconnu et donc de véritable navigation. Toutes les interprétations de cette navigation sont critiquables et aucune hypothèse ne peut être considérée comme démontrée. Pour l'instant, la navigation des migrateurs reste donc inexpiquée. En résumé, nous avons néanmoins à l'heure actuelle, malgré bien des lacunes, une idée relativement précise des mécanismes permettant aux migrateurs de maintenir une direction innée.

Bibliographie

- [1] Leclercq, J. et Delvingt, W. «Les migrations des oiseaux». Institut agronomique, Gembloux. 1960.
- [2] Dorst, J. «Les migrations des oiseaux». Payot, Paris. 1956.
- [3] Schüz, E. «Vom Vogelzug, Grundriss der Vogelzugkunde». Schops, Francfort. 1952.
- [4] Toschi, A. «La migrazione degli Uccelli». Compositori, Bologne. 1939.
- [5] Verheyen, R. *Gerfaut*, 41, 11, 1951.
- [6] Skinner, B. F. *Psychol. Rev.*, 57, 193, 1950.
- [7] Rüppell, W. *J. Ornith.*, 92, 106, 1944.
- [8] Perdeck, A. C. *Ardea*, 46, 1, 1958.
- [9] Delvingt, W. *Gerfaut*, 52, 59, 1962.
- [10] Kramer, G. *Ibis*, 101, 399, 1959.
- [11] *Idem*. *Naturwissenschaften*, 37, 377, 1950.
- [12] Griffin, D. R. et Goldsmith, T. H. *Biol. Bull., Wood's Hole*, 108, 264, 1955.
- [13] Bellrose, F. C. *Bird-banding*, 29, 75, 1958.
- [14] Matthews, G. V. T. *Ibis*, 103, 211, 1961.
- [15] Wallraff, H. C. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, 25, 451, 1960.
- [16] Ising, G. *Ark. Mat. Astr. Fys.* 18, 1, 1946.
- [17] Yeagley, A. J. *J. appl. Phys.*, 18, 1035, 1947.
- [18] Stewart, O. J. *Trans. Kentucky Acad. Sci.*, 18, 78, 1957.
- [19] Kramer, G. *Naturwissenschaften*, 37, 188, 377, 1950.
- [20] Hoffmann, K. *Z. Tierpsychol.*, 11, 453, 1954.
- [21] Kramer, G. et von Saint-Paul, U. *Naturwissenschaften*, 37, 526, 1950.
- [22] Kramer, G. et Riese, E. *Z. Tierpsychol.*, 9, 245, 1952.
- [23] Hoffmann, K. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, 25, 379, 1960.
- [24] *Idem*. *Naturwissenschaften*, 40, 148, 1953.
- [25] Sauer, Z. *Z. Tierpsychol.*, 14, 29, 1957.
- [26] Fromme, H. G. *Ibid.*, 18, 205, 1961.
- [27] Precht *et al.* *J. Ornith.*, 97, 377, 1956.
- [28] Matthews, G. V. T. «Bird Navigation». Cambridge University Press, Londres. 1955.
- [29] Pennycuik, C. J. *J. exp. Biol.*, 37, 573, 1960.