ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE LYON

Année 2009 - Thèse n°45

Les migrations longue distance chez les oiseaux : phénologie et intérêt épidémiologique

THESE

Présentée à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon
et soutenue publiquement le 11 Décembre 2009
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

Laurent Brisbois
Né le 22 Décembre 1981
à LILLE

DEPARTEMENT ET CORPS ENSEIGNANT DE L'ENVL

Directeur : Stéphane MARTINOT

Mise à jour : 07/07/2009

	PR EX	PR 1	PR 2	ISPV,MC, MC(HC)	Contractuel, Associé, IPAC	Praticiens hospitaliers
DEPARTEMENT SANTE PUBLIQUE VETERINAIRE						
Microbiologie, Immunologie, Pathologie Générale	Y. RICHARD		A. KODJO	V. GUERIN-FAUBLEE (HC) D. GREZEL		
Pathologie infectieuse		M. ARTOIS	A. LACHERETZ	J. VIALARD (HC)		
Parasitologie et Maladies Parasitaires	MC. CHAUVE	G. BOURDOISEAU		MP. CALLAIT-CARDINAL L. ZENNER G. BOURGOIN (stagiaire)		
Qualité et Sécurité des Aliments			P. DEMONT C. VERNOZY	A. GONTHIER S. COLARDELLE (ISPV) D. SERGENTET		
Législation et Jurisprudence			A. LACHERETZ			
Bio-informatique - Bio-statistique			ML. DELIGNETTE E.GILLOT-FROMONT	P. SABATIER (HC) K. CHALVET-MONFRAY		
DEPARTEMENT ANIMAUX DE COMPAGNIE						
Anatomie			T. ROGER	S. SAWAYA C. BOULOCHER(stagiaire)		
Chirurgie et Anesthésiologie		JP. GENEVOIS	D. FAU E.VIGUIER D. REMY	C.CAROZZO K. PORTIER S. JUNOT (stagiaire)		
Anatomie-pathologique/Dermatologie-Cancérologie			C. FLEURY	T. MARCHAL D. PIN	P. BELLI S.BELLUCCO	
Hématologie		C. FOURNEL			D. WATRELOT-VIRIEUX	
Médecine Interne		JL. CADORE	L. CHABANNE	F. PONCE M. HUGONNARD C.ESCRIOU	I. BUBLOT C. POUZOT (siamu)	
Imagerie Médicale						
DEPARTEMENT PRODUCTIONS ANIMALES						
Zootechnie, Ethologie et Economie Rurale		M. FRANCK		L. MOUNIER	L. COMMUN	
Nutrition et Alimentation				D. GRANCHER (HC) L. ALVES DE OLIVEIRA G. EGRON		
Biologie et Pathologie de Reproduction		F. BADINAND	M. RACHAIL-BRETIN P. GUERIN	S. BUFF AC. LEFRANC (stagiaire)		
Pathologie Animaux de Production	P. BEZILLE	T. ALOGNINOUWA		R. FRIKHA M.A. ARCANGIOLI D. LE GRAND C. BECKER(stagiaire)		G. LESOBRE C. COLIN P. DEBARNOT P. OTZ
DEPARTEMENT SCIENCES BIOLOGIQUES						
Physiologie/Thérapeutique			JM. BONNET-GARIN	J.J. THIEBAULT (HC) V. LOUZIER (stagiaire)		
Biophysique/Biochimie		E. BENOIT F. GARNIER		T. BURONFOSSE		
Génétique et Biologie moléculaire			F. GRAIN	V. LAMBERT		
Pharmacie/Toxicologie Législation du Médicament		G. KECK	P. JAUSSAUD P. BERNY	C. PROUILLAC		
Langues					T. AVISON (IPAC) G. MARTIN (IPAC)	
DEPARTEMENT HIPPIQUE						
Pathologie équine		JL. CADORE		A. BENAMOU-SMITH		
Clinique équine		O. LEPAGE	A. LEBLOND		M. GANGL	

Remerciements

A Monsieur Michel BERLAND,
De la faculté de médecine de Lyon
Pour nous avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse
Avec l'expression de mon plus profond respect et de mes plus sincères remerciements.

A Monsieur Marc ARTOIS,
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon
Qui nous a fait l'honneur d'encadrer ce travail avec disponibilité et bienveillance.
En reconnaissance de sa confiance et du temps qu'il a bien voulu me consacrer,
Qu'il trouve ici le témoignage de ma reconnaissance et de mon respect le plus sincère.

A Monsieur Philippe BERNY,
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon,
Qui a accepté de juger ce travail et de participer au jury,
Sincères remerciements.

A mes parents,

A ma famille,

A tous mes amis,

A Justine

TABLE DES MATIERES

Remerciements 5

INTRODUCTION 11

I. Les migrations dans le règne animal, définitions, exemples 13

A. Définition du terme migration 13

B. Migrations dans divers milieux 13
1. Les migrations aquatiques 13
2. Les migrations terrestres 14
3. Les migrations aériennes 14

C. Diversité des espèces migratrices 15
1. Exemples d'un migrateur invertébré 15
   a) Le Monarque (*Danaus pexipus*) 15
      (1) Taxinomie et description 15
      (2) Parcours migratoire 16
2. Exemples de migrateurs vertébrés 16
   a) L'Anguille commune *(Anguilla anguilla)* 16
      (1) Taxinomie et description 16
      (2) Parcours migratoire 17
   b) Le Gnou d'Afrique *(Connochaetes taurinus)* 17
      (1) Taxinomie et description 17
      (2) Parcours migratoire 17
3. Conclusion 18

D. Besoins écologiques entraînant la migration 18
1. Des impératifs nutritionnels 18
2. Les migrations nécessaires à la reproduction 19

E. Les migrations chez les oiseaux 19
1. Les sédentaires 20
2. Les erratiques 20
3. Les migrateurs : occasionnels ou stricts 20
4. Méthodes d'études des migrateurs et de leur cartographie 21
   a) Suivi des oiseaux migrateurs 21
      (1) La capture des oiseaux 21
      (2) Le baguage 21
      (3) Le radio-pistage 22
      (4) Une méthode novatrice : l'utilisation d'isotopes radioactifs dans le suivi des oiseaux migrateurs 23
   b) Exemples de routes migratoires de longue distance 23
      (1) Migration de la Grue cendrée (Grus grus) 24
         (a) Présentation de l'animal 24
         (b) Parcours migratoire 24
      (2) Migration de la Cigogne blanche (Ciconia ciconia) 25
         (a) Présentation de l'animal 25
         (b) Parcours migratoire 25
      (3) Migration de la Sterne arctique (Sterna parasidaea) 26
         (a) Présentation de l'animal 26
         (b) Parcours migratoire 26
5. Origine ancestrale des migrations, deux théories 27
   a) Origine tropicale 27
   b) Origine glaciaire 27

II. Phénologie des migrations longue distance 29

A. Introduction 29

B. Approche de la physiologie du vol des oiseaux migrateurs 29
1. Anatomie de l'aile 29
a) Les plumes : unités fonctionnelles adaptée au vol 29
(1) Caractéristiques générales 29
(2) Les différents types de plumes 30
(3) Les plumes adaptées au vol : les pennes 30
(4) Exemple de mécanisme simplifié du vol mettant en jeu les pennes 31
b) Les os et les sacs aériens 31
c) Les muscles adaptés particulièrement au vol 32
(1) Les muscles fixateurs de l'épaule au tronc 32
(2) Muscles de la zone sterno-coracoïdienne 32
(3) Muscles de la zone dorso-humérale 33
2. Aérodynamique parfaite de l'aile, adaptation aux courants venteux 33

C. Adaptations physiologiques aux migrations longue distance 38
1. Notion de rythme circadien 38
a) Définition 38
b) Mécanisme hormonal et déterminisme migratoire 39
2. Remaniements métaboliques et énergétiques 40
a) Généralités sur la modification de la balance énergétique et du métabolisme basal des migrateurs 40
(1) Modélisation mathématique des équilibres énergétiques 40
(2) Adaptation physiologique aux conditions environnementales 41
(3) Effets de la migration sur les métabolites sanguins des oiseaux et conséquences 41
b) Alimentation et régulation hormonale 42
(1) Alimentation privilégiée des oiseaux migrateurs 42
(2) Régulation hormonale des dépôts d'acides gras 43

D. Orientation des oiseaux migrateurs 44
1. Orientation par des moyens visuels 44
a) Utilisation des repères topographiques 44
b) Utilisation des repères célestes 45
(1) Position du soleil 45
(2) Orientation par les étoiles 45
2. Orientation par des moyens non visuels 46
a) Rôle de l'hérédité et des relations sociales dans le système d'orientation 46
b) Utilisation du champ magnétique terrestre 47
(1) Caractéristiques du champ magnétique terrestre 47
(2) Rôle de ce champ magnétique dans l'orientation 47

III. Epidémiologie et migration : exemples de deux maladies 49

A. Introduction 49

B. Caractéristiques générales des virus véhiculés 49
1. Le virus de l'encéphalite West Nile 49
a) Etiologie 49
b) Importance 49
c) Etude clinique (chez les équidés) 50
2. Le virus Influenza 50
a) Etiologie 50
b) Importance 51
c) Etude clinique 51

C. Données épidémiologiques générales 52
1. Epidémiologie descriptive 52
a) Le virus West Nile 52
(1) Espèces hôtes 52
(2) Répartition géographique et évolution 53

b) Le virus Influenza aviaire de type A 53
(1) Espèces hôtes 53
(2) Répartition géographique et évolution : exemple du sous-type H5 N1(lignée asiatique) 54
2. Epidémiologie analytique 54
a) Le virus West Nile 54
(1) Sources virales 54
(2) Mode de transmission 55
b) Le virus Influenza 55
(1) Sources virales 55
(2) Mode de transmission 55

IV. Epidémiologie et migration : quel est le véritable rôle des oiseaux migrateurs ? ***57***

A. Représentation schématique des cycles de transmission des virus **57**
1. Le virus West Nile 57
2. Le virus Influenza 59

B. Modalités d'introduction de propagation et d'émergence d'un virus **60**
1. Cas du virus West Nile 60
2. Cas du virus Influenza 61

Conclusion ***65***

Liste des figures ***67***

Bibliographie ***69***

INTRODUCTION

En cette période de « psychose » due à la grippe « aviaire » et « porcine », l'homme a été davantage sensibilisé à sa propre protection ou à celle de son entourage plutôt qu'à essayer de comprendre réellement le phénomène. Bien que les médias aient donné, pendant un temps, la part belle à la grippe aviaire, ils sensibilisaient -à juste titre- leur public sur le risque (infime) qu'il encourait plutôt que d'expliquer réellement le phénomène.

La migration tient une part (de quel ordre ?... nous y reviendrons) dans cette psychose médiatique. Phénomène fascinant encore pas suffisamment connu des scientifiques bien que très souvent sujet d'études, il occupe pour les espèces d'oiseaux concernées, une place fondamentale dans leur vie.

Dans notre travail, nous nous attacherons d'abord à donner une définition précise et complète de la migration (chez toutes les espèces), puis nous expliquerons l'anatomie et la physiologie des oiseaux migrateurs avant de discuter des conséquences épidémiologiques de ce phénomène migratoire pour enfin débattre des enjeux liés à la présence de virus aviaires dans un pays.

I. Les migrations dans le règne animal, définitions, exemples

A. Définition du terme migration

"Migration", vient du latin *migratio*, qui signifie changer de séjour[9]. On parle parfois de migrations humaines comme de déplacements de milliers d'hommes quittant leur pays pour aller s'installer, coloniser un nouveau territoire et ce à titre définitif. Dans ce sujet, nous ne parlerons que de déplacements comportant un aller et un retour.
Nous ferons par la suite référence à la définition du terme migration donnée par J. Dorst: "la migration désigne un ensemble de déplacements périodiques intervenant au cours du cycle d'un animal entre une aire de reproduction -qualifiée de patrie- où l'animal séjourne un temps plus ou moins long en dehors de la période de reproduction et qu'il quitte ensuite pour retourner se reproduire dans la première"[9].
Cette définition s'applique ainsi à toutes les espèces animales : des invertébrés aux vertébrés, et à tous les types de déplacements qu'il s'agisse de voyages terrestres ou aquatiques, par exemple.

B. Migrations dans divers milieux

1. Les migrations aquatiques

La plupart des migrations océaniques restent mal connues, mystérieuses et troublantes. Les migrations des animaux marins se déroulent souvent entre les aires de ponte et celles de croissance. Les Anguilles communes (*Anguilla anguilla*) européennes éclosent dans la mer des Sargasses et traversent l'Atlantique pour grandir dans les cours d'eau d'Europe ; les Calmars américains (genre *Theutida*) se rassemblent chaque printemps par milliers dans la baie de Monterey en Californie, pour y frayer avant de mourir; le Saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*) parcourt des milliers de kilomètres en haute mer jusqu'à la fin de sa croissance, puis il doit, apparemment sans repère, trouver le chemin qui le ramènera vers la rivière où il est né. Les Tortues de mer (genre *Testudo*), dont les ancêtres étaient terrestres, sont également de remarquables animaux migrateurs et navigateurs: elles vivent toujours en mer, mais doivent retourner à terre pour se reproduire. Les Baleines à bosse (*Megaptera novaeangliae*) quittent les eaux polaires pour mettre bas sous des climats plus tempérés puis repartent avec leurs petits à la recherche des eaux froides riches en krill. Certains oiseaux migrent à la nage,

comme les Manchots royaux (*Aptenodytes patagonica*), qui quittent les aires de l'océan Antarctique où ils vivent et se nourrissent pour rejoindre les sites où ils vont nidifier[19].

2. Les migrations terrestres

Comparés aux oiseaux, les mammifères ne comptent que relativement peu d'espèces migratrices. La majorité d'entre eux s'est en effet adaptée aux conditions naturelles de l'environnement : ils ont pu développer un pelage épais et isolant, ou ils hibernent quand le milieu devient trop défavorable[19]. D'autres, en revanche, comme la plupart des herbivores, choisissent de se déplacer à la mauvaise saison, à la recherche de meilleures conditions de vie. Ils affrontent alors nombre difficultés et de dangers pour y parvenir. Les déplacements de ces herbivores conditionnent évidemment ceux des carnivores dont ils sont les proies habituelles: les prédateurs sont ainsi contraints à leur tour de migrer pour subsister. À travers l'Est africain, des dizaines de milliers d'animaux se déplacent chaque année le long des mêmes pistes; de même, les Caribous canadiens (*Rangifer tarandus*) marquent le sol de longs serpentins sinueux. Dans les savanes du Serengeti en Tanzanie 500 000 mammifères migrateurs, Buffles (*Syncerus caffer*), Gazelles (genre *Gazella*), Gnous d'Afrique (*Connochaetes taurinus*), Zèbres (*Equus burchelli*)... passent la saison sèche au nord du parc puis migrent vers le sud pour saison des pluies[19].
De tous les mammifères terrestres, les caribous et les gnous sont parmi ceux qui effectuent les plus grandes migrations, encore visibles de nos jours tandis que les Bisons (*Gulo gulo*) ne se déplacent plus que dans les limites de certaines réserves. Il est à rappeler que bien des animaux migrateurs ont été exterminés par la chasse et le braconnage depuis des siècles, comme les Bonteboks (*Damaliscus dorcas*), les Chevaux (genre *Equus*) et les Anes sauvages (*Equus africanus*)...

3. Les migrations aériennes

Les insectes aussi migrent : nombreux sont les papillons du genre *Danaus*, les Criquets (genre *Schistocerca*) et autres Libellules (genre *Calopteryx*) qui effectuent d'impressionnants déplacements - par exemple les papillons Monarques (*Danaus pexipus*) d'Amérique du Nord. Quelques espèces de Chauves-souris (ordre des Chiroptères) quittent en automne les grottes de la zone tempérée où elles se reproduisent et gagnent des régions plus chaudes, pour revenir au printemps.
Mais les migrateurs les plus connus sont les oiseaux. Les vols saisonniers des Grues cendrées (*Grus grus*) ou des Cigognes blanches (*Ciconia ciconia*), faciles à observer au printemps comme à l'automne, sont connus depuis Aristote [19]. Le cri aigu et obsédant des Oies canadiennes (*Anser canadencis*) traditionnellement messagères du printemps semble tomber du ciel.

Les distances parcourues par les oiseaux sont variées: elles peuvent n'atteindre que quelques kilomètres pour certains granivores, ou dépasser plusieurs milliers de kilomètres pour les oiseaux insectivores de l'hémisphère boréal. La Sterne arctique (*Sterna paradisaea*) effectue deux migrations annuelles de près de 20 000 kilomètres chacune, des mers antarctiques aux côtes arctiques.

C. Diversité des espèces migratrices

Nous allons approfondir quelques uns des exemples déjà cités d'espèces animales, allant de l'invertébré au vertébré, pour illustrer le comportement migratoire et pour démontrer que celui-ci existe chez toutes les classes d'animaux.

1. Exemples d'un migrateur invertébré

a) Le Monarque (*Danaus pexipus*)

(1) Taxinomie et description

Embranchement: Invertébrés

Classe: Insectes

Ordre: Lépidoptères

Famille : Nymphalidés

Genre : *Danaus* [19]

Le Monarque est sans aucun doute le migrateur invertébré le plus connu par sa beauté, son long parcours et ses déplacements en groupe de milliers d'individus.
Ce papillon de couleur orange et noire a une envergure d'environ 70mm, se trouve dans les prairies toujours en groupes de milliers d'individus et a une alimentation végétarienne. On le trouve principalement en Amérique du nord et dans les régions tropicales d'Amérique [19].

(2) Parcours migratoire

Le Monarque est l'invertébré qui parcoure les plus grandes distances lors de sa migration. En effet, il peut parcourir jusqu'à 3000 Km, son parcours s'étendant du nord des États-Unis proche de la frontière canadienne (aire de nidification), jusqu'au golfe du Mexique (aire d'hivernage) ; ce qui est spectaculaire compte tenu de la taille et de la fragilité de cet animal.

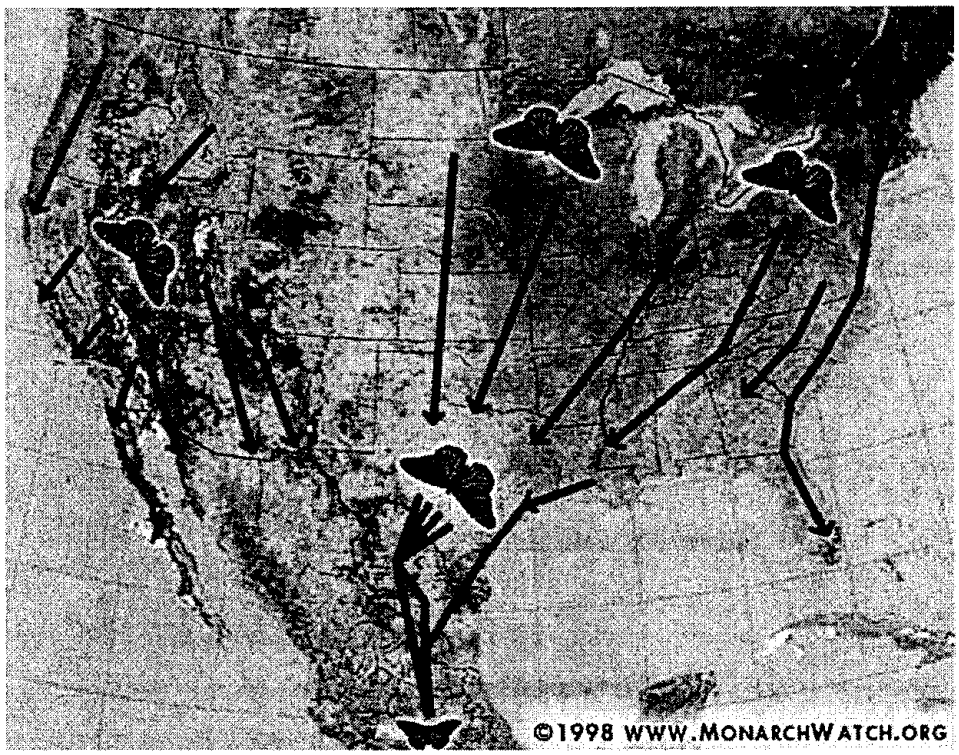

Figure 1 : le parcours migratoire du Monarque [61]

2. Exemples de migrateurs vertébrés

a) **L'Anguille commune *(Anguilla anguilla)***

(1) Taxinomie et description

Embranchement : Vertébrés

Classe : Ostéichtyen

Ordre : Anguiliformes

Famille: Anguilidés

Genre : *Anguilla anguilla* [19]

L'anguille est un poisson d'environ 50 cm de long, vivant dans les bassins fluviaux et les marais d'eau douce ou maritimes. Il se nourrit d'invertébrés aquatiques ou de poissons et son comportement est plutôt solitaire[19].

(2) Parcours migratoire

L'Anguille commune (*Anguilla anguilla*), vivant en Europe, parcoure quelques milliers de kms pour se reproduire dans la mer des Sargasses. Ce voyage dure près de six mois et la condition nécessaire de ce périple est que l'animal doit avoir atteint l'âge de la maturité sexuelle qui serait de 10 ans (les spécialistes ne sont pas tous d'accord sur cet âge) pour atteindre leur objectif. Cette migration est sans retour pour ces animaux, en effet, la plupart des individus meurent après ce voyage et la reproduction[19].

b) Le Gnou d'Afrique *(Connochaetes taurinus)*

(1) Taxinomie et description

Embranchement : Vertébrés

Classe : Mammifères

Ordre : Artiodactyles

Famille : Bovidés

Genre : *Connochaetes taurinus* [19]

On trouve ce mammifère d'environ 200 kgs en Afrique, dans les savanes ainsi que dans les forêts clairesemées. Il se regroupe en milliers d'individus appelés hardes. Cette espèce comprendrait environ deux millions de têtes en Afrique[19].

(2) Parcours migratoire

Le Serengeti s'étend sur 15000 kms² entre le lac Victoria à l'ouest et les lacs Natron, Manyara et Eyasi à l'est. Les gnous fréquentent les plaines du sud pendant la saison des pluies. Lorsque les prairies s'assèchent, à la fin du printemps, ils migrent, se scindant en deux groupes. L'un

se dirige vers le fleuve Mara au nord, l'autre vers le lac Victoria au nord-ouest, où il suit le lit des fleuves à la recherche d'eau et d'herbe verte. Il séjourne sur les pâturages de la rivière Grumeti en Juin et Juillet. S'il ne pleut pas, les gnous continuent vers le nord. Le retour vers le sud s'effectue de façon plus directe, afin d'arriver avant la mise bas[19].

3. Conclusion

Comme nous venons de l'aborder, la migration est un phénomène qui ne se limite pas aux oiseaux. Elle est impérative pour de nombreuses espèces de tout le règne animal, quel que soit le milieu où elles vivent. Ainsi, comment peut-on expliquer que ces animaux puissent consentir à réaliser ces parcours migratoires qui les conduisent, pour certaines d'entre elles, à la mort ? Quels sont les raisons pour lesquelles ces animaux migrent ?

D. Besoins écologiques entraînant la migration

Si l'on se réfère à la définition de Dorst, la migration répond à des impératifs biologiques, ceux de la survie et de la reproduction de l'espèce [9]. L'équilibre entre l'animal et son milieu est loin d'être statique: il fluctue à chaque instant et influence le prochain équilibre[19]. Les parcours et périodes migratoires évoluent au cours des temps, comme si le monde animal cherchait à se maintenir en équilibre dans un environnement qui change. De multiples variables influencent particulièrement les déplacements migratoires: les conditions météorologiques, qui présentent des modifications de température, de pluviométrie, de luminosité; l'alimentation, avec la quête d'endroits présentant les meilleures ressources alimentaires; la reproduction, avec la recherche, pour les oiseaux migrateurs, de meilleurs sites de nidification.

1. Des impératifs nutritionnels

Trouver de la nourriture et donc l'énergie nécessaire est évidemment capital pour la survie des espèces animales. Echapper aux grands froids est indispensable pour les animaux qui ne sont pas capables de résister aux basses températures septentrionales et aussi; pour les autres, il faut fuir les sécheresses saisonnières des régions tempérées ou tropicales. Ainsi, toutes les chauves-souris insectivores (ordre des Chiroptères) des régions sèches ou tempérées, des mammifères, tels que l'Ecureuil roux (*Sciurus vulgaris*) ou le Loir (*Glis glis*) vivant dans des zones soumises à des hivers rigoureux cherchent des endroits propices à leur période de léthargie hivernale. Certains oiseaux migrateurs ont besoin toute l'année d'un maximum de durée de la lumière diurne : les Sternes arctiques (*Sterna paradisaea*) parcourent l'océan de l'Arctique à l'Antarctique, pour bénéficier ainsi toute l'année des journées les plus longues [11]. S'abreuver toute l'année est une nécessité vitale pour de nombreux migrateurs comme les Gnous d'Afrique (*Connochaetes taurinus*). À cela s'ajoute le besoin de se nourrir des meilleurs aliments, là où ils sont le plus abondants. Dans les milieux arides, la sédentarité est liée à la persistance des points d'eau. L'assèchement périodique des mares et de certains cours

d'eau conduit de nombreuses espèces de ces régions à se déplacer vers des zones plus humides. La motivation alimentaire est difficile à mettre en évidence chez les herbivores. Elle l'est moins en ce qui concerne les carnivores. En effet, ceux-ci suivent les déplacements de leurs proies, lorsqu'ils n'ont plus de ressources sur les territoires qu'ils convoitent. C'est le cas du Loup (*Canis lupus*) et de l'Ours polaire (*Ursus maritimus*). Un grand nombre de poissons se comportent de la même façon. Quelle que soit l'ampleur dans l'espace et dans le temps des migrations des animaux, la cause principale est toujours une variation saisonnière des ressources qui leur sont offertes par le milieu : l'animal est obligé de migrer, car il ne peut ni s'adapter à de nouvelles conditions ni modifier son régime alimentaire en mangeant ce qui est disponible.

2. *Les migrations nécessaires à la reproduction*

Se reproduire pousse certains animaux à rechercher les zones du globe les plus favorables à cette étape fondamentale de la vie. Ainsi, les Tortues marines (genre *Testudo*) retournent à terre pour pondre. Certaines espèces d'oiseaux vivant aujourd'hui en Afrique, dans les savanes ou les forêts sèches, regagnent, pendant la courte époque estivale, les zones circumpolaires. Ils trouvent là des insectes en immense quantité -douze millions par kilomètre carré [19]. Cette nourriture, riche en protéines, est nécessaire à l'alimentation et à la croissance de leur progéniture. Les Etourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*), qui sont des granivores européens, gagnent la Russie pour se reproduire, à la recherche, eux aussi, d'insectes pour la nourriture de leurs poussins.
En revanche, ce sont les conditions météorologiques qui conditionnent la migration des Baleines à bosse (*Megaptera novaeangliae*). Elles quittent les eaux polaires pour rejoindre les eaux tropicales, dans lesquelles elles trouvent des températures plus favorables à la mise bas et à l'allaitement de leurs petits. Dès que ceux-ci le peuvent, elles remontent avec les baleineaux vers des eaux plus froides, qui sont plus riches en nourriture.
Le Criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria*), pour sa part, recherche la zone sahélo saharienne, à la rencontre de l'air sec du Sahara et de l'air humide du Sud, pour se reproduire pendant la période estivale - une autre aire de reproduction se trouve au nord-est de l'Afrique et du Moyen-Orient, à l'ouest de l'Inde [19].
Certains poissons, tels que l'Alose (*Alosa alosa*), l'Esturgeon commun (*Acipenser sturio*), la Lamproie marine (*Petromyzon marinus*) ou le Saumon commun (*Salmo salar*) grandissent en mer, mais viennent, une fois leur maturité sexuelle atteinte, se reproduire en eau douce, afin que leurs alevins puissent trouver leur subsistance dans les eaux oxygénées.
Nombreux sont les amphibiens qui effectuent des migrations, de leur lieu d'hibernation à celui de reproduction. Ces déplacements restent cependant relativement courts comme par exemple la Salamandre nord-américaine (*Plethodon vehiculum*), avec un parcours de 5 km [19].

E. Les migrations chez les oiseaux

Avant de passer au vif du sujet, c'est-à-dire nous intéresser aux oiseaux parcourant de longues distances lors de leur migration, nous allons classer et définir les catégories d'oiseaux, selon

l'ampleur et la nature de leurs déplacements. En effet, tous les oiseaux ne migrent pas, certains peuvent faire preuve d'erratisme, et enfin les derniers, les migrateurs, se subdivisent également en migrateurs occasionnels et migrateurs stricts.

1. Les sédentaires

On appelle les espèces sédentaires toutes les espèces ne quittant pas le territoire où elles ont fait leurs nids [11]. Ainsi, ces espèces d'oiseaux restent dans une aire donnée, qu'elles ne quittent jamais ou très exceptionnellement. On peut citer parmi ces oiseaux, en France, les mésanges (genre *Paridae*) en ce qui concerne les passereaux, ou les rapaces nocturnes (genre *Strigidae*) qui, contrairement aux rapaces diurnes, sont pour la plupart sédentaires.
Cependant, assez peu d'oiseaux sont strictement à classer dans cette catégorie. En effet, beaucoup d'espèces présentent des individus à la fois sédentaires, erratiques ou même migratrices.

2. Les erratiques

Appelés également oiseaux de passage, les erratiques regroupent des oiseaux qui s'en vont très loin, souvent à des centaines de kilomètres, dans toutes les directions à partir de leur territoire de nidification après la saison des amours, selon le temps et la nourriture qu'ils peuvent trouver [11].
L'exemple typique de ce comportement sont les corvidés, comme la Pie bavarde (*Pica pica*) ou le Corbeau freux (*Corvus frugilegus*), qui vivent respectivement seuls ou en groupes de quelques centaines d'individus, et qui parcourent parfois de longues distances, sans destination précise, à la recherche de nourriture.

3. Les migrateurs : occasionnels ou stricts

Les migrateurs saisonniers sont les espèces qui quittent leur territoire de nidification à la fin de l'été ou au début de l'automne et qui s'envolent vers leurs quartiers d'hiver pour y revenir au printemps.
Il convient toutefois, avant d'en parler plus précisément, de démontrer qu'il n'y a pas de limites entre ces classes d'oiseaux. En effet, il existe des transitions entre ces trois groupes et les listes d'oiseaux classés dans telle ou telle catégorie n'est pas exhaustive. Par exemple, certains oiseaux nichant dans le nord de l'Europe, comme le Faucon pèlerin (*Falco peregrinus*) ou le Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), sont migrateurs, tandis que ceux de l'Europe centrale sont sédentaires [11]. Par ailleurs, chez d'autres espèces, certains de leurs individus sont migrateurs -les juvéniles et les femelles- alors que les autres sont sédentaires ; tel est le cas du Merle noir (*Turdus merula*) [11]. En outre, il existe des espèces, habituellement classées comme migratrices, alors que certains de leurs membres restent près de leur nid en hiver, c'est le cas du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) ou de l'Accenteur

mouchet (*Prunella modularis*) [11]. Enfin, des oiseaux normalement sédentaires vont tout à coup entreprendre en masses énormes de grands voyages vers le sud ou le sud-ouest. Ces voyages sont qualifiés d'invasionnels. Un exemple en est le Casse-noix moucheté (*Nucifraga caryocatactes*), qui est normalement sédentaire ou simplement erratique et qui s'en va parfois en grands nuages vers l'Europe centrale, en provenance du nord-est [11]. Citons enfin, des oiseaux, qui sont nos visiteurs réguliers en hiver, et qui sont en réalité des migrants qui ont laissé leurs territoires de nidification dans le grand nord, pour hiverner dans le centre ou l'ouest de l'Europe [11].
Dans cet exposé, nous qualifierons de longues migrations les parcours de plus de 1000 km aller c'est-à-dire de l'aire de nidification à l'aire d'hivernage, sans oublier que ces voyages comportent bien évidemment un retour. La distance choisie ici n'est pas exhaustive mais permet d'avoir un point de repère pour la suite de l'exposé.
Nous allons maintenant nous intéresser aux parcours des oiseaux, qui peuvent être de longueur très variée, avant de parler, dans la deuxième partie, du déterminisme, de la physiologie et des capacités naturelles de ces animaux à parcourir de longues distances en vol.

4. *Méthodes d'études des migrateurs et de leur cartographie*

a) Suivi des oiseaux migrateurs

(1) La capture des oiseaux

Quelle que soit la méthode utilisée pour le suivi des oiseaux migrateurs (le baguage ou le radio-pistage notamment), il est nécessaire de capturer les espèces au préalable. Cette capture, bien qu'indispensable, est un facteur de stress très important pour l'oiseau dont les facultés d'orientation peuvent même en être altérées. La méthode principale de capture des oiseaux est le filet [6].
Les filets utilisés pour la capture sont constituées de fines mailles de nylon qui le rendent quasiment invisible pour l'oiseau. Ils sont de forme rectangulaire et sont érigées comme des tentes. Ils sont inspectés très régulièrement et les oiseaux n'ont plus qu'à être recueillis. Dès lors, ils sont identifiés, voire sexés, pesés et sont ensuite marqués grâce à deux méthodes différentes pour leur suivi [6].

(2) Le baguage

Cette méthode est bien évidemment la plus ancienne et dont le principe technique est le plus simple pour suivre les oiseaux. Le problème posé par cette technique est qu'elle ne permet pas un suivi précis des animaux, c'est-à-dire qu'on ne peut pas, à moins d'avoir une vague idée au

départ du trajet des oiseaux, connaître leurs arrêts, leur détours entre le lieu et le moment de la pose de la bague et le lieu et le moment de la reprise.
Le baguage existe depuis le début du vingtième siècle et consiste à apposer un anneau, souvent composé d'aluminium, autour d'une des pattes de l'oiseau. Une bague mesure entre 2 et 26 millimètres de diamètre et a donc comme principal avantage de n'incommoder en rien l'oiseau. Sur cette bague est inscrit un code propre à l'oiseau, ainsi qu'une adresse qui correspond, pour chaque pays, au centre national où sont regroupés les fichiers concernant tous les oiseaux bagués. En France, il s'agit du CRBPO (Centre de Recherches par le Baguage des Populations d'Oiseaux), se situant au muséum d'histoire naturelle à Paris. En règle générale, les bagues utilisées pour le suivi des oiseaux migrateurs est commune à chaque pays[6].
Le principal inconvénient de cette méthode est le très faible pourcentage d'oiseaux retrouvés avec leur bague, comparé à l'énorme travail réalisé par les bagueurs. A titre d'exemple, moins de 1% des petites espèces d'oiseaux bagués sont retrouvées, et environ 20% pour des oiseaux de plus grande taille[6].

(3) Le radio-pistage

Le principe est de placer un émetteur sur l'oiseau puis de recueillir les informations émises par cet émetteur[6]. Il s'agit d'une méthode relativement récente qui est bien plus précise car elle permet de connaître le trajet précis d'un individu en particulier, de connaître sa vitesse...
Les émetteurs sont fixés sur les plumes de l'oiseau ou par un harnais et une antenne émettrice est déployée. Ils transmettent ainsi les ondes radios qui sont captés par différents types d'appareils :

- D'une part, ces ondes peuvent être captées par un appareil portable mais cela nécessite le suivi de l'animal car la portée de ces appareils est relativement faible.

- D'autre part, les ondes sont recueillies via un satellite, les informations sont regroupées puis analysées[6].

Le principal inconvénient des deux méthodes est la durée de vie des émetteurs, limitée par la durée de vie de la batterie. En effet, les plus petits émetteurs sont certes très utiles pour suivre les Passereaux par exemple, mais ont en contrepartie une puissance d'émission plus faible et une durée de vie limitée. En outre, leur pouvoir de transmission est faible, donc la précision de localisation des oiseaux est moins bonne. Par ailleurs, le coût de cette méthode est important. Hormis le prix du matériel, le nombre de personnes nécessaire à l'étude, ne serait-ce que d'un oiseau, est important[6].
La méthode de suivi des oiseaux via un satellite est bien évidemment la méthode d'avenir pour mieux comprendre les trajets de ces animaux.

(4) Une méthode novatrice : l'utilisation d'isotopes radioactifs dans le suivi des oiseaux migrateurs

Avant de bien comprendre cette méthode, il faut savoir que les plantes contiennent, en des proportions connues, des isotopes radioactifs comme le carbone 13, l'azote 15, ou l'hydrogène 2 (deutérium) ; ces isotopes étant des produits ou des rejets de la réaction photosynthétique. De plus, on sait par exemple que les plantes réalisant la photosynthèse en C3 comportent plus de ^{13}C que les plantes en C4. On sait également que les plantes marines ont une proportion plus élevée en ^{15}N que les plantes terrestres [56]. En corrélant ces résultats à la situation géographique de ces plantes (on sait que les plantes en C3 se trouvent dans des latitudes plus hautes que les plantes en C4 et inversement), il est possible que l'on puisse utiliser les isotopes comme marqueurs géographiques des migrations [56]. En effet, il suffirait de connaître l'alimentation précise de l'oiseau sur son aire de nidification, de connaître les taux en isotopes d'un grand nombre de plantes, de connaitre le parcours de l'animal, et d'avoir un marqueur biologique pour mesurer ces isotopes facilement, pour avoir une idée bien précise du parcours migratoire de l'animal. Le marqueur biologique idéal est la plume, car elle est facile à recueillir et car les isotopes radioactifs se concentrent dans ces phanères. Cependant, il convient d'utiliser le conditionnel car cette méthode rencontre encore des problèmes. En effet, plusieurs soucis majeurs se posent. Par exemple, pas moins de 40% de l'hydrogène présent dans les plumes est continuellement échangé avec le milieu extérieur d'où imprécision des résultats. De plus, il est difficile de corréler le taux d'isotopes engrangé dans la plume avec le taux de précipitation de ces isotopes au fur et à mesure du voyage [56]. Ainsi, cette méthode, bien que prometteuse, comporte encore de nombreux obstacles mais est, sans le moindre doute, la méthode d'avenir pour le suivi des espèces migratrices.

b) Exemples de routes migratoires de longue distance

Toutes ces méthodes décrites permettent de réaliser un suivi plus ou moins précis d'une espèce migratrice choisie, et d'ainsi établir une carte de la route migratoire de l'oiseau. Nous allons ici présenter quelques parcours migratoires, en privilégiant les espèces parcourant de longues distances.

(1) Migration de la Grue cendrée (Grus grus)

(a) Présentation de l'animal

Embranchement: Vertébrés

Classe: Oiseaux

Ordre: Gruiformes

Famille: Gruidae

Genre: *Grus grus* [11]

On rencontre la Grue cendrée dans le nord et dans le nord-est de l'Europe ainsi que dans la partie nord de l'Europe centrale. Elle vit dans les régions marécageuses, les lacs, les étangs... Elle mesure environ 120 centimètres de haut pour 220 centimètres d'envergure, pèse de 4 à 6 kilogrammes et se nourrit de grains de céréales, de verdure, d'insectes et de mollusques [11].

(b) Parcours migratoire

Comme on peut le constater sur la carte ci-après, plusieurs couloirs de migration existent en fonction de l'aire de nidification de la population d'oiseaux :

- Une population nichant en Scandinavie et migrant en direction de la péninsule ibérique et du Maghreb
- Une population nichant en Russie occidentale et migrant en direction du Soudan
- Une population nichant en Sibérie occidentale et migrant en direction de l'Inde
- Une population nichant en Sibérie centrale et migrant en direction de la Chine [11].

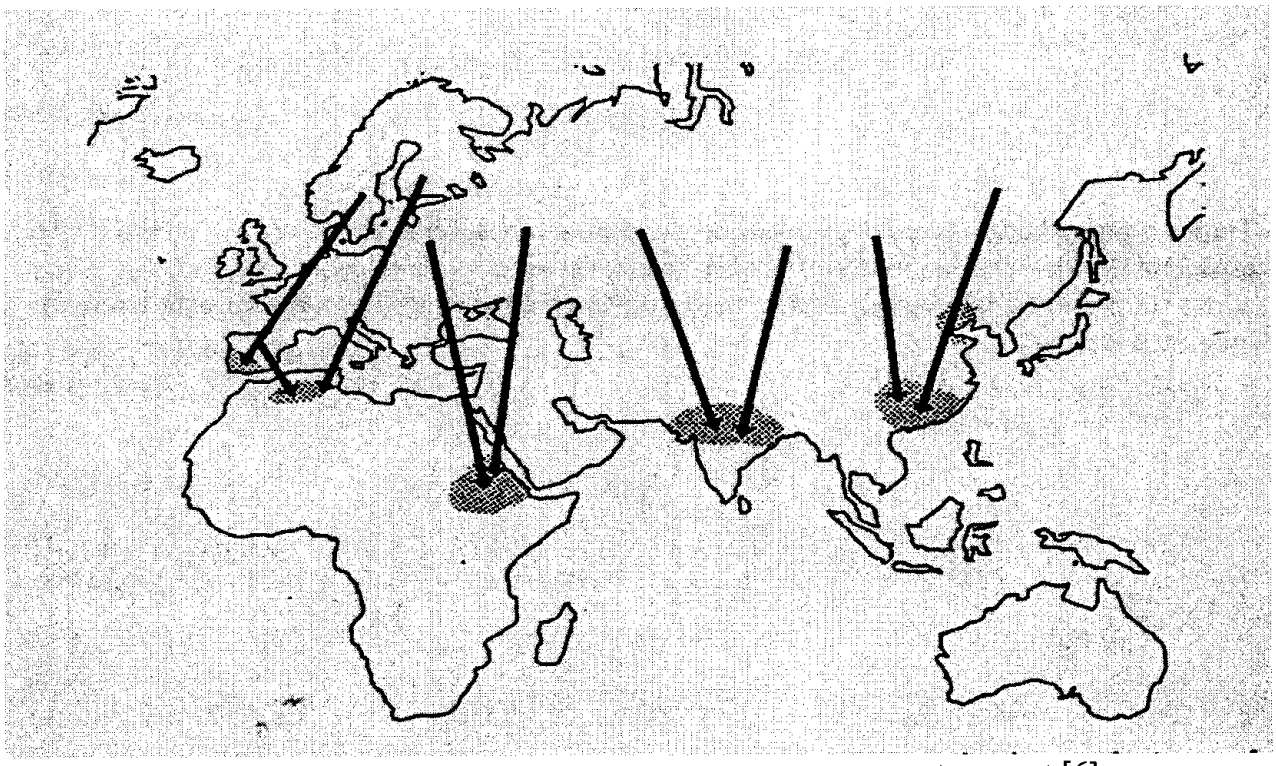

Figure 2 : Les couloirs de migration parcourus par la Grue cendrée(Grus grus) [6]

(2) Migration de la Cigogne blanche (Ciconia ciconia)

(a) Présentation de l'animal

Embranchement: Vertébrés

Classe: Oiseaux

Ordre: Ciconiformes

Famille: Ciconidae

Genre: *Ciconia ciconia* [11]

La cigogne est l'un des migrateurs les plus connus en France. En effet, elle est surtout connue pour s'installer au voisinage de l'homme en étant sous sa protection. Cet oiseau se repartit dans le centre, le nord-ouest et le sud-est de l'Europe pour l'aire de reproduction et de nidification. Elle mesure environ 130 centimètres de hauteur pour une envergure de 180 centimètres et un poids de 3 à 4,7 kilogrammes et se nourrit de petits rongeurs, d'insectes, de batraciens, de poissons et de petits reptiles [11].

(b) Parcours migratoire

Deux couloirs de migration distincts sont habituellement décrits :

- Une population migrant vers le sud-est africain
- Une population migrant vers le sud-ouest africain

Ces deux couloirs aboutissent vers le continent africain et, comme on peut le voir ci-après, se retrouvent, d'une part en Afrique de l'ouest, d'autre part en Afrique du sud et de l'est [62].

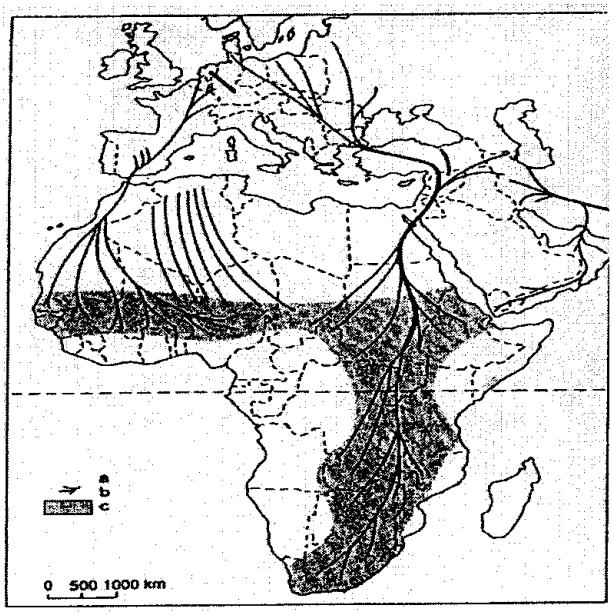

Figure 3 : Les couloirs de migration suives par la cigogne blanche(Ciconia ciconia) [62]

(3) Migration de la Sterne arctique (Sterna parasidaea)

(a) Présentation de l'animal

Embranchement : Vertébrés

Classe : Oiseaux

Ordre : Charadriiformes

Famille : Laridés

Genre : *Sterna* [11]

La Sterne arctique mesure environ 35 cms pour une envergure de 80 cm et un poids de 120 g. On la trouve au nord de l'ancien et du nouveau continent. Elle nidifie au nord du continent américain, au Groenland, en Islande, en Grande Bretagne, en Scandinavie, et en Russie septentrionale. Elle habite surtout les côtes et les îlots rocheux et son alimentation se compose plutôt de petits poissons, de crustacés, qu'elle cueille à la surface de l'eau [11].

.

(b) Parcours migratoire

On remarque ci-dessous que le parcours migratoire de la Sterne arctique s'étend du pôle Nord au pôle sud. Elle suit les trajets côtiers parcoure plusieurs milliers de kilomètres pour atteindre son lieu d'hivernage [11].

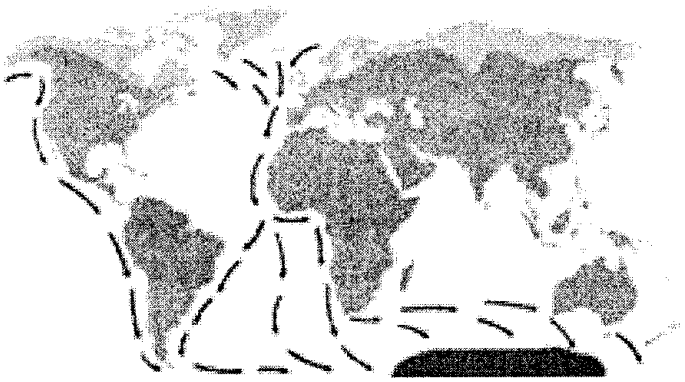

Figure 4 : Parcours migratoire de la sterne arctique [63]

5. *Origine ancestrale des migrations, deux théories*

Ici, nous ne parlerons que de l'origine lointaine et profonde des migrations des oiseaux, qui semblerait être d'origine géographique ; les théories physiologiques expliquant plutôt le déterminisme migratoire. Certains scientifiques ont ainsi opposé deux théories :

a) Origine tropicale

Cette théorie s'appuie sur le fait que les oiseaux, à l'origine, aient vécu seulement dans les régions tropicales ou subtropicales. C'est dans ces contrées qu'ils couvaient et élevaient leur progéniture, et quand ils se furent trop multipliés, ils s'en allèrent vers des régions plus nordiques à la recherche de nourriture pour leur famille, retournant dans le sud quand les petits étaient devenus adultes. Mais cette théorie ne s'applique peut-être qu'à quelques espèces, comme par exemple le Guêpier européen (*Merops apiaster*) [31].

b) Origine glaciaire

Cette théorie, d'essence diamétralement opposée, montre que les oiseaux vivaient au contraire dans tout l'hémisphère nord avant les glaciations, mais ils furent repoussés loin vers le sud par l'avance des glaciers, en étant forcés d'abandonner leurs lieux de nidification pendant les cruels hivers. Ensuite, les glaciers reculant, ils purent reprendre leur chemin vers le nord pour retrouver leur demeure originelle, et après des millénaires, la migration devint un phénomène irréversible. Cette théorie exclut pourtant les oiseaux ayant vécu dans des endroits non touchés par ces glaciations [31].

En réalité, on peut se demandes pourquoi les théoriciens ont voulu attribuer un caractère exclusif et général à l'une ou l'autre de ces deux hypothèses, qui, loin d'être contradictoires, sont aisément conciliables et se complètent fort bien pour expliquer au moins en grande partie la complexité des phénomènes migratoires.

II. Phénologie des migrations longue distance

A. Introduction

Nous venons de voir dans notre partie précédente que la migration était une étape essentielle à la survie de certaines espèces et notamment des oiseaux. Par ailleurs, nous avons pu constater que parmi ces oiseaux migrateurs, certains parcouraient parfois plusieurs milliers de kilomètres. Nous allons donc aborder ici la phénologie de ces migrations, c'est-à-dire l'étude de l'anatomie et de la physiologie liée à ce phénomène afin de mieux comprendre comment ces animaux sont capables de réaliser ces parcours parfois exceptionnels.

B. Approche de la physiologie du vol des oiseaux migrateurs

1. Anatomie de l'aile

a) <u>Les plumes : unités fonctionnelles adaptée au vol</u>

(1) Caractéristiques générales

Les plumes sont les phanères spécifiques des oiseaux. Elles sont utilisées par les oiseaux à des fins diverses et variées : protection thermique, camouflage vis-à-vis d'éventuels prédateurs, identification intra et interspécifique, lors de la parade nuptiale chez le mâle et bien entendu pour le vol [11], fonction à laquelle nous allons nous attarder ici. C'est un phanère particulièrement adapté car il peut être d'une grande rigidité mais conjointement d'une grande souplesse ce qui permet bien sur une stabilité pendant le vol. Les plumes ne poussent qu'en des zones déterminées de le peau appelées ptérylies. Les parties dépourvues de plumes sont appelées aptéries. L'agencement des plumes détermine le coloris de l'oiseau. La plume est faite de kératine, substance que l'on trouve dans les ongles et les cheveux humains. L'axe central de la plume, appelé rachis, présente deux stries latérales de barbes dont l'arrangement rappelle un peigne. Chaque barbe porte à son tour une série de petites structures disposées de la même manière, les barbules. Ces éléments sont maintenus ensemble grâce à une myriade de minuscules crochets qui agrafent les barbules entre elles. L'oiseau passe ainsi une bonne partie de son temps à maintenir ce réseau en place en réparant et en entretenant ses plumes. Il se sert de son bec pour rattacher les petits crochets ainsi que pour nettoyer ses plumes afin de les rendre imperméables. A l'instar du follicule d'où provient le cheveu de l'homme, la plume provient d'une papille dermique. L'ancienne plume doit d'abord tomber pour qu'une petite hampe, semblable à une paille, se mette à pousser, c'est la mue. A l'intérieur de ce minuscule

tuyau, les barbes et les barbules sont enroulées en spirale. La partie supérieure de la hampe se fends peu à peu, permettant à la plume de se déplier et de prendre forme progressivement [11].

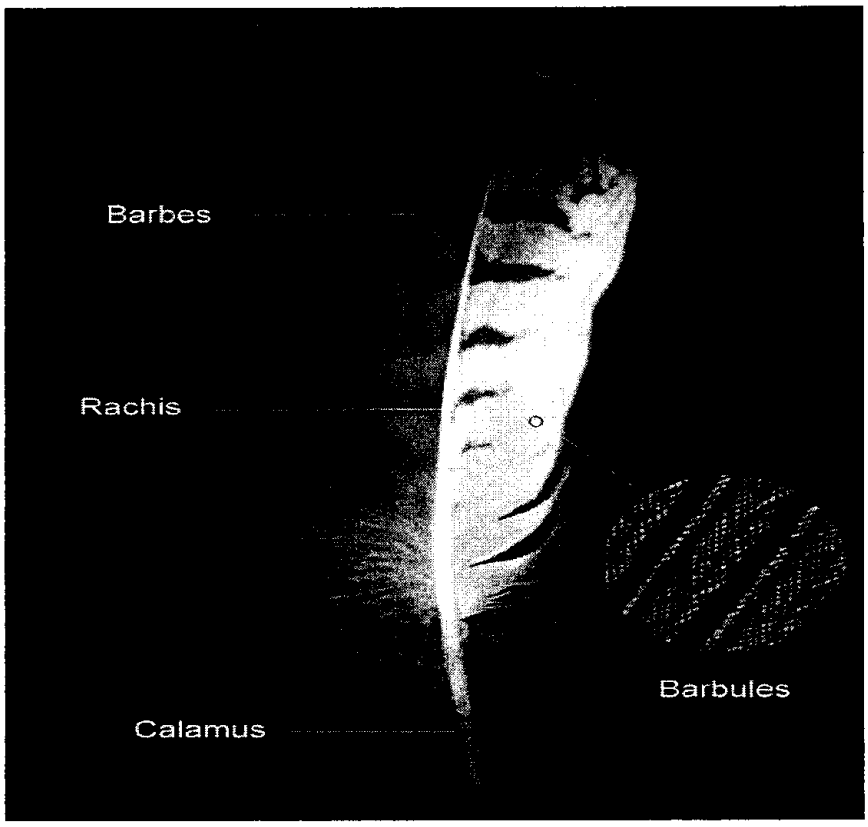

Figure 5 : Anatomie d'une plume [11]

(2) Les différents types de plumes

Il existe différents types de plumes avec chacune des adaptations et des fonctions propres. Ainsi, l'association de ces différents sous-types de plumes forme un ensemble idéal pour le vol. Il existe deux grandes catégories de plumes, les plumes permettant le vol, que l'on appelle les pennes, et celles de contour permettant l'isolation. Le duvet, composé de plumules, sont aussi à ranger dans cette catégorie. On peut encore citer les filoplumes (ressemblant à des poils), qui poussent à la base des pennes et des plumules. Leur fonction reste encore inconnue. Les pennes, bien que plus longues et plus robustes, présentent une incurvation moins importante et ont ainsi une meilleure aérodynamique [31].

(3) Les plumes adaptées au vol : les pennes

Les pennes sont également subdivisées en plusieurs sous-types, selon leur localisation sur le corps de l'animal :

- Les rémiges primaires sont portées par la main de l'aile. Ce sont les plus grandes et elles assurent l'avance de l'oiseau pendant le vol ramé
- Les rémiges secondaires sont portées par l'avant bras de l'aile. Leur fonction est plutôt la portance de l'oiseau.
- Les rectrices sont quant à elles les plumes de la queue de l'oiseau. Leur rôle est également très important car elles font office de gouvernail [11].

(4) Exemple de mécanisme simplifié du vol mettant en jeu les pennes

Nous allons voir, en quelques mots, et avec un exemple, la fonctionnalité propre de chaque plume. Certains oiseaux (la sterne arctique) présentent un vol que l'on qualifie de positif, c'est-à-dire que pendant le vol, les ailes montent au dessus du niveau du corps [37]. Ainsi, quand l'aile monte, les rémiges s'écartent verticalement et l'air passe entre elles, il n'y a donc aucune résistance à celui-ci. Quand l'aile s'abaisse, les rémiges reprennent leur formation serrée horizontale de départ et l'air ne peut donc plus passer. L'oiseau s'appuie sur l'air pour avancer. Les rectrices, quant à elles, permettent à l'animal de changer de direction.
Il s'agissait bien entendu d'un exemple pour illustrer le rôle de chaque plume, cet exemple ne s'applique qu'à un certain nombre d'oiseaux utilisant ce type de vol. Cependant, chez toutes les espèces d'oiseaux étant capables de voler, les pennes ont chacune leur fonction propre et permettent à l'animal une portance dans l'air et cette capacité unique de voler.

b) <u>Les os et les sacs aériens</u>

Bien entendu, même avec un organe extraordinaire comme l'aile, cela ne suffit évidemment pas à un oiseau de voler. En effet, l'animal doit être tout de même suffisamment léger pour permettre de se soulever du sol. Ainsi, l'oiseau le plus lourd étant capable de voler-le Cygne trompette (*Cygnus buccinator*)- pèse tout de même 23 kg.
Pour permettre cette diminution de masse, des structures particulières ont été développées au fil des temps : ce sont les sacs aériens, complétés par une très grande légèreté du squelette. De façon concomitante, une plaque sternale s'est développée, celle-ci n'existe d'ailleurs pas chez les ratites comme l'Autruche (*Struthio camelus*), qui ont perdu la capacité de voler [50].
La differentiation de ces sacs aeriens, en plus d'être en dispositif capital de thermoregulation, intervient dans l'allègement de l'animal. Les poumons proprement dits sont petits chez l'oiseau mais ceci est compensé par ces sacs, prolongements des grandes bronches principales ou secondaires et se terminant entre les visceres et dans l'interieur du squelette.
On distingue :

- Les grands sacs abdominaux, qui se ramifient parmi les viscères et penetrent dans les os de la ceinture pelvienne, dans les vertebres lombaires et sacrées et dans l'os femoral

- Les sacs post-thoraciques

- Les sacs cervicaux, qui se reunissent en general sur la ligne mediane en un seul sac et qui envoient leurs prolongements entre les vertebres cervicales

- Les sacs claviculaires, qui se soudent également du cote median et créent des espaces aériens dans toute l'ossature du sternum, des côtes et de la ceinture scapulaire ainsi que dans l'humerus

- Les sacs pré thoraciques [50]

c) Les muscles adaptés particulièrement au vol

(1) Les muscles fixateurs de l'épaule au tronc

Ce sont principalement les muscles rhomboïdes et dentelés, le trapèze étant vestigial chez les oiseaux. On peur ainsi citer trois muscles :

- Le rhomboïde superficiel, qui se comporte plus comme un ligament fixateur reliant l'épaule aux dernières vertèbres cervicales et aux premières vertèbres thoraciques de par leurs processus épineux. Ce muscle maintient crânialement et dorsalement l'épaule.
- Le rhomboïde profond, quant à lui, relie l'épaule aux dernières vertèbres lombaires et a un rôle complémentaire du précédent.

- Les muscles grand dentelé et petit dentelé, complètent l'action fixatrice de l'épaule en la reliant aux côtes. Agissant en antagonistes des précédents, ils permettent de tirer l'épaule vers le bas et légèrement vers l'avant. La particularité de ces muscles dentelés est qu'ils s'insèrent tous deux au bord externe du scapulum (à l'instar des chauves-souris), ce qui est sans conteste une conséquence de la vie aérienne de l'animal [50].

(2) Muscles de la zone sterno-coracoïdienne

Il s'agit en fait des muscles pectoraux, qui sont au nombre de trois :

- Le grand pectoral s'insère au sternum, à sa crête et à sa clavicule, ainsi qu'à la membrane sterno-cléïdo-coracoïdienne. Il saisit d'autre part l'humérus dorsalement et crânialement, le long de sa crête dorsale. Son rôle principal est d'abaisser l'aile et de la porter en avant.

- Le moyen pectoral s'insère proximalement dans les régions antérieures du sternum et à sa crête, ainsi qu'à la clavicule et au coracoïde. Distalement, son tendon, que le muscle accompagne, va se réfléchir dans le canal laissé libre entre les têtes du coracoïde, du scapulum et de la clavicule. Revenant sur lui-même, ce tendon s'insère enfin au proximum huméral, en dedans du trochanter latéral. C'est le principal releveur de l'humérus et donc le véritable releveur de l'aile.

- Le petit pectoral vient des régions basales du coracoïde et va s'insérer au trochanter inférieur de la tête humérale. C'est un abaisseur, tout comme le grand pectoral, mais qui lui va avoir tendance à accroitre l'angle d'incidence de l'aile [50].

(3) Muscles de la zone dorso-humérale

Ces muscles sont principalement des organes de manœuvre de l'aile et non des éléments moteurs fondamentaux.

- Le grand deltoïde ramène le bras contre le corps (adduction) et contribue ainsi à le relever.

- Le petit deltoïde a le même rôle que le précédent.

- Le muscle grand rond, ainsi que le muscle petit rond, font tourner le bras sur lui-même et le ramènent en adduction, ils le relèvent également.

- Le grand dorsal relève l'humérus, le fait tourner sur lui-même et le porte en adduction. C'est un des muscles qui ferme l'aile [50].

2. Aérodynamique parfaite de l'aile, adaptation aux courants venteux

L'homme a de tous temps tenté de maitriser les courants marins afin de conquérir ou de parcourir les mers. Manfred Curry, en 1926, compara l'aile de l'oiseau à une voile horizontale, ce qui révolutionna le monde du yachting. Pour cela, il expliqua clairement l'avancée et la portance de l'aile dans l'air.
Cette aile n'a pas pour fonction la simple pénétration dans l'air. Plus encore, Curry, fasciné par l'exemple des oiseaux, rappelle par exemple comment la concavité du dessous de l'aile est favorable à la sustentation et même à la propulsion.
Sans rentrer dans des considérations trop complexes, il est important d'exposer les quelques points principaux, en évitant de détailler chaque type de vol par oiseau, car, selon qu'il soit un

planeur rapide ou a l'inverse lent, un oiseau a une concavité d'aile plus ou moins prononcée et même plus ou moins placée vers l'avant de l'aile.

Citons deux extrêmes:

• La Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) spécialisée dans le vol plané thermique avec ses ailes larges aux grandes rémiges digitées : les courants ascendants d'air chaud la soutiennent dans ces spirales plutôt de vitesse assez lente [60].

• Le Puffin cendré (*Calonectris diomedea*), avec ses ailes longues mais étroites et une concavité peu prononcée ; il sait exploiter la dynamique du vent.

Dans ces deux cas, l'aile fonctionne à peu près pareillement, mais chaque type d'oiseau possède sa spécialité pour exploiter les courants d'air.
A priori, le passage de l'aile dans l'air engendre des résultats tout à fait étonnants. Les contraintes qui s'exercent occasionnent en effet ce que l'on appelle la "force aérodynamique" qui entraine l'aile vers le haut [60].
Des explications sont nécessaires pour comprendre au mieux le phénomène, tout en examinant les croquis suivants ou sont figurés le profil d'une aile, les parcours de l'air, et la force aérodynamique résultante.

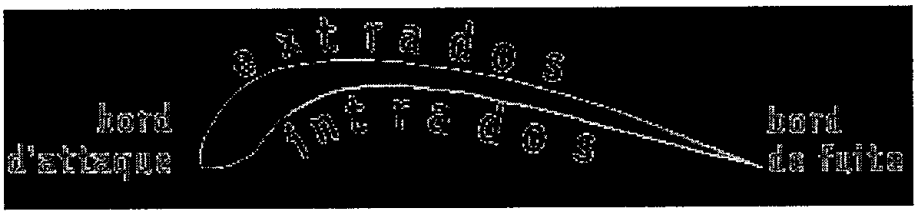

Figure 6 : Nomenclature d'un profil d'aile [60]

Sous l'aile (l'intrados), l'air circule sans contrainte; le flux est constant, regulier. II n'est légèrement dévié qu'à la fin.
Au dessus de l'aile (l'extrados), le flux est dévié dès le début, oblige de contourner le profil.
Le profil de l'aile a une forme bien particulière: c'est en quelque sorte une "demi forme profilée" où l'avant est nommé "le bord d'attaque" et l'arrière le "bord de fuite". Passer d'un bout à l'autre en ligne droite, c'est ce que fait globalement le flux qui circule sous l'aile. Mais impossible de faire un trajet aussi direct par le dessus de l'aile: l'air doit contourner l'extrados, ce qui constitue une perte de temps. D'autant qu'il faudra absolument essayer de rattraper le retard, lequel crée donc une différence de vitesse entre les deux flux :

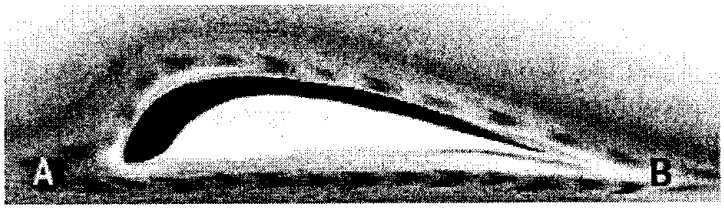

Figure 7 : Différence de trajet des flux d'air [60]

Cette différence d'itinéraire et de temps bouscule les flux d'air. Celui d'en haut tente donc de combler naturellement le retard se créant par rapport à celui du dessous pour arriver en même

temps au bord de fuite. Le résultat est une accélération du flux supérieur dès qu'il est engagé dans ce processus "d'inégalité". Et, point essentiel, cette accélération fonctionne comme un véritable aspirateur pour le nouveau flux d'air qui arrive au bord d'attaque sur l'extrados car sinon, il y a encore risque de création de vide. Ce perpétuel jeu "anti-vide" produit la "force aérodynamique" matérialisée sur notre croquis par la flèche qui indique également sa tendance directionnelle.

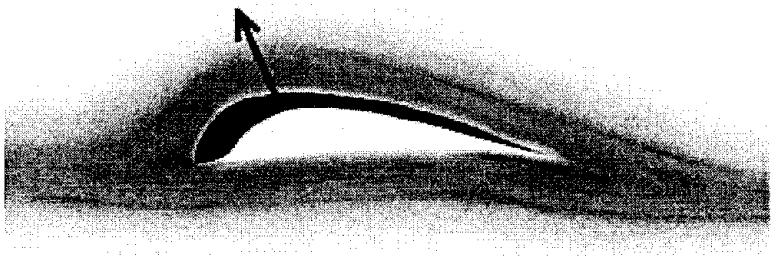

Figure 8 : Profil d'une aile d'oiseau, schématisation des flux d'air à l'intrados, à l'extrados, et direction de la force aérodynamique [60]

L'aile est bien contrainte à aller vers le haut, et, qui plus est, légèrement vers l'avant. Toute l'explication ne tient pas dans cette simple démonstration, car bien d'autres évènements se passent aux alentours du profil. Le schéma suivant montre plus largement les trajets des flux :

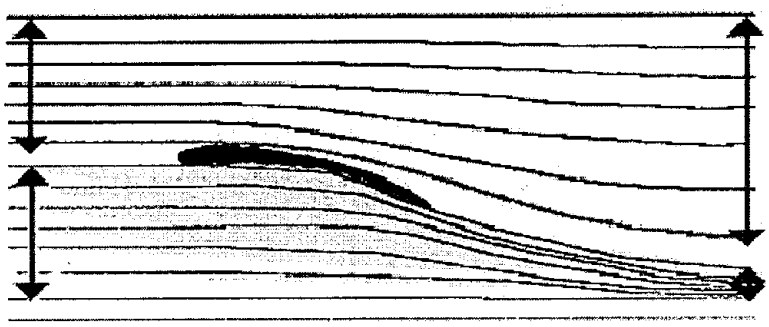

Figure 9 : Profil d'une aile d'oiseau et déflexion d'air [60]

Le principe s'appuie sur les faits déjà cités, et on comprendra rapidement de quoi il s'agit. La déflexion ne s'opérant que dans le voisinage de l'aile; les filets supérieurs et inferieurs ne sont pas déviés avant.

- En atteignant l'intrados, l'air se bouscule, se presse sous l'aile, et il en résulte une compression bien au-delà du profil. (Le rétrécissement de la flèche à droite en témoigne)
- En atteignant l'extrados, l'air ne peut continuer son chemin tout droit car sinon il y aurait le vide derrière l'aile. Comme nous l'avons déjà dit, les filets viennent donc se coller au profil, et cette courbe a un effet de succion sur l'aile par la dépression qu'elle engendre. Passée le profil, la dépression continue puisqu'il faut que les filets s'écoulent en réagissant à l'effet de compression de l'intrados (l'allongement de la flèche de droite en témoigne).

Les deux effets s'additionnent (pression sous l'aile & succion sur l'aile), mais l'effet "aspirateur" de la dépression est bien plus puissant. C'est donc essentiellement de sa convexité qu'une aile tire ses performances [60].

Tout cela fonctionne très bien tant que les filets d'air restent "collés" sur l'aile, au plus prés de l'avant. Mais une basse vitesse ou une mauvaise orientation de l'aile provoquent des

décollements, puis des tourbillons néfastes. En aviation, on appelle cela "décrocher": les filets de l'extrados se décollent et l'aile n'est plus aspiré... c'est la descente. L'homme réussit à résoudre le problème au mieux et repousse les limites du décollement (volets sur les ailes d'avion, foc sur un voilier). Mais les oiseaux utilisent depuis longtemps leur stratagème naturel selon le même principe, en l'occurrence un accessoire fait de simples plumes. C'est "l'alule", groupe de plumes bien visibles chez les oiseaux évoluant à basse vitesse, particulièrement chez ceux qui se posent. L'alule est un petit déflecteur d'air qui évite l'effet de décollement des filets sur l'extrados (décollement illustré ci-après).

Figure 10 : Décollement des filets d'air sur l'extrados [60]

Au lieu dune accélération d'air, on a donc un flux décollé qui laisse la place a des tourbillons perturbateurs qui se créent plutôt en arrière de l'extrados et se prolongent bien au-delà.
Il faut donc évacuer cette trainée en recollant les filets arrivant à l'extrados. Il y a plusieurs remèdes mais nous ne parlerons que du cas des oiseaux : l'alule se positionne comme un bec de bord d'attaque. Les filets, passant dans ce couloir, sont accélérés et contraints de coller au plus près à l'extrados. L'écoulement d'air est fluide et l'aile joue bien son rôle.

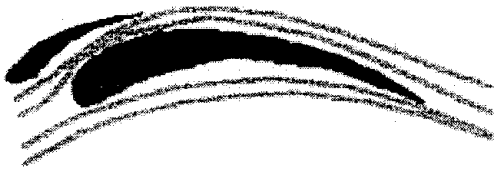

Figure 11 : Effet d'un bec de bord d'attaque [60]

Quand le flux d'air supérieur se décolle de l'extrados, le premier tourbillon (voir croquis "décollement des filets d'air sur l'extrados") tourne en revenant sur l'aile. On s'est aperçu récemment qu'une frange de plumes (a priori les grandes couvertures) se soulève alors pour exploiter ce tourbillon et retarder encore le décrochement.

Figure 12 : Soulèvement des grandes couvertures pour tirer profit du tourbillon (en violet) [60]

Pour rester dans le domaine des plumes, n'oublions pas que l'aile tout entière est structurée avec ce matériau. Il présente entre autre avantage celui d'être déformable. En effet, les

contraintes du vol imposent des efforts violents sur la structure qui se déforme, plie, mais ne rompt pas.
Sous les plumes d'une aile se cachent seulement de la peau, des tendons et quelques os car il est clair que les muscles qui servent à l'oiseau pour battre des ailes ne font pas partie du plan portant (l'aile même). La partie la plus charnue de l'aile se situe près du bord d'attaque interne [60]
Les muscles pectoraux interviennent dans la progression en marche avant de l'oiseau lors du vol plané. En fait, ils permettent a l'oiseau de rendre saillantes ou au contraire d'escamoter quelques plumes bien particulières, situées sous l'aile, précisément dans la concavité. Nous n'avions pas encore signalé qu'un tourbillon existe dans cette concavité (il est du une fois de plus au profil), mais une fois n'est pas coutume, le tourbillon est favorable car il agit dans le sens de la marche avant. Il vient au contact des couvertures sous-alaires, s'engage dans une "poche"... et cela pousse ainsi l'aile vers l'avant. Cette poche de plumes sous-alaires s'ouvre sous la traction du grand pectoral sur le petit pectoral, le même résultat est d'ailleurs produit par la pression de l'air sur le bord d'attaque. Plus le vent est fort, plus les plumes se soulèvent et s'offrent au tourbillon... et donc plus l'oiseau peut aller vite grâce au vent. Sur le dessin ci-dessous, les plumes sous-alaires soulevées formant la poche sont représentées par la flèche.

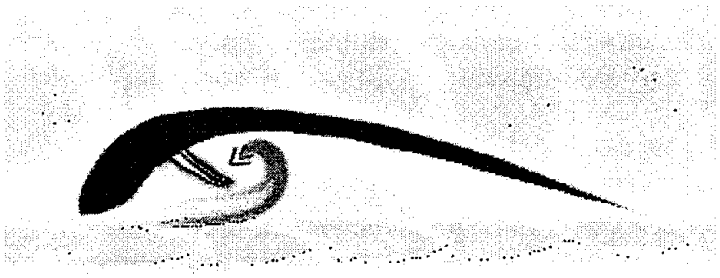

Figure 13 : Le tourbillon dans la concavité de l'aile pousse les couvertures sous-alaires et donc l'aile vers l'avant [60]

Le tourbillon dans la concavité de l'aile pousse les couvertures sous-alaires et donc l'aile vers l'avant.
Ce genre de phénomène est peu visible pour l'observateur, mais en revanche, chacun a pu constater les différences de proportion des ailes d'oiseaux suivant les espèces... Pourquoi, par exemple, la cigogne a-t-elle des ailes beaucoup plus larges qu'un autre oiseau planeur tel le puffin ? La Cigogne (*Ciconia ciconia*) utilise des courants d'air ascendants pour son vol plané (notamment l'air chaud qui s'élève très haut). Or, il s'avère qu'une aile large délivre son maximum d'efficacité lorsque son incidence par rapport au vent est assez prononcée. Au contraire, le Puffin (*Calonectris diomedea*) avec ses ailes étroites exploite un flux d'air plutôt horizontal (le vent qui court sur la mer), et une aile étroite est la plus apte à en tirer parti car il lui faut un angle modeste pour le faire. Donc, chaque forme d'aile développe sa plus grande "propulsion" et sustentation selon un angle particulier par rapport au vent. Autrement dit, chacune des deux formes répond le mieux aux conditions générales de vent du milieu, ceci en garantissant à l'oiseau le meilleur équilibre dans le plané. Sans rentrer dans les détails complexes, citons le facteur essentiel qui doit intervenir dans cet équilibre: ce sont les tourbillons engendrés par un plan dans l'air ; certains sont favorables, d'autres au contraire sont néfastes. Car aux tourbillons déjà cités s'ajoutent d'autres sur lesquels nous ne nous attarderons pas. La figure suivante est une illustration pratique de la meilleure position

propulsive d'une aile face à un flux, position qui engendre le minimum de tourbillons néfastes:

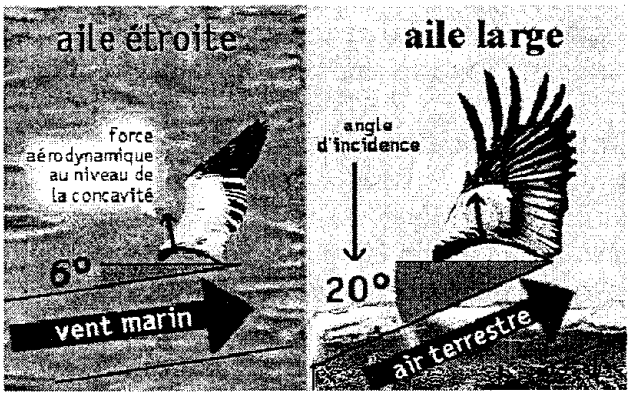

Figure 14 : Angle d'incidence idéal de chaque type d'aile par rapport au flux [60]

On peut donc constater que la physiologie du vol des oiseaux est une mécanique complexe entre maitrise des flux d'air et avancée dans ces flux d'air. Il apparaît évident que pour parcourir de grandes distances lors de leurs migrations, les oiseaux doivent au mieux maitriser ces contraintes, tout en économisant de l'énergie pour limiter le nombre de pauses alimentaires.
De plus on a pu constater qu'une grande majorité des migrateurs transcontinentaux et étant contraints de passer par delà un océan ou une grande mer, le faisait en longeant les côtes [60]
Pourtant, la distance parcourue serait irrémédiablement plus courte en ligne droite et donc en passant au-dessus des océans. Cependant, les contraintes engendrées par les vents marins sont une perte énergétique que les oiseaux migrateurs ne peuvent généralement pas concilier, ce qui fait qu'ils privilégient les trajets le long des côtes.

.

C. Adaptations physiologiques aux migrations longue distance

1. *Notion de rythme circadien*

a) Définition

Chez la plupart des oiseaux, la reproduction, la mue, et la migration sont contrôlés par une rythmique endogène cyclique. Ce cycle s'étale sur une durée d'approximativement un an. Ce cycle, dans des conditions constantes, est régulier, d'année en année, selon un processus identique par espèce concernée [17]. Ces cycles sont appelés rythmes circadiens et sont la base de la vie des oiseaux puisque, comme nous l'avons cité, permettent l'alternance entre reproduction, mue, et migration dans une période avoisinant systématiquement les douze mois [17].

b) Mécanisme hormonal et déterminisme migratoire

Le rythme circadien et donc le déterminisme migratoire chez les oiseaux est sous la dépendance de la photopériode. Il est d'ailleurs important de préciser que même les espèces non migratrices en sont dépendantes et que, pour les oiseaux équatoriaux (la photopériode étant constante), le rythme circadien est dépendant de l'intensité de la lumière en fonction des saisons [18].
Dans l'hémisphère nord, le cycle peut être divisé en une période photosensible et une période photo-réfractaire. Durant la période photosensible, caractérisée par une production de GnRH (Gonadotropin Releasing Hormon : neuromédiateur produit par le noyau arqué de l'hypothalamus), les oiseaux répondent aux longues photopériodes par un développement important des gonades. Durant l'autre période, les oiseaux ne peuvent pas répondre aux longues photopériodes par un développement des gonades [42]. La transition entre période réfractaire et période sensible requière de courtes photopériodes et la transition entre périodes sensible et réfractaire de longues photopériodes [42]. Il parait alors difficile, dans de telles conditions qu'un rythme correct, sur une année, puisse s'établir. Il a donc été démontré que l'expression de base du rythme circadien s'effectuait par des photopériodes de l'ordre de 12 heures [42]. Ainsi, en fonction de la durée de la lumière du jour (supérieure ou inférieure à 12 heures), l'oiseau bascule d'un état à l'autre (réfractaire ou sensible) et la physiologie de l'oiseau connaît donc ces plus profonds changements lors des changements de saison, qui sont comme nous le savons, les moments de départ et d'arrivée des migrations (du moins en ce qui concerne les espèces nichant dans l'hémisphère nord) [42]. Ces changements hormonaux et cette rythmique sont responsables également d'un changement de comportement alimentaire de l'animal qui va ainsi, avant de partir, accumuler des réserves pour une partie de son voyage lors de la diminution de la photopériode [27]. Les modifications hormonales permettent en outre une accumulation optimale des dépôts graisseux (nous verrons ensuite leur nature) et ainsi une réserve non négligeable en vue des efforts effectués par des animaux de cette taille.

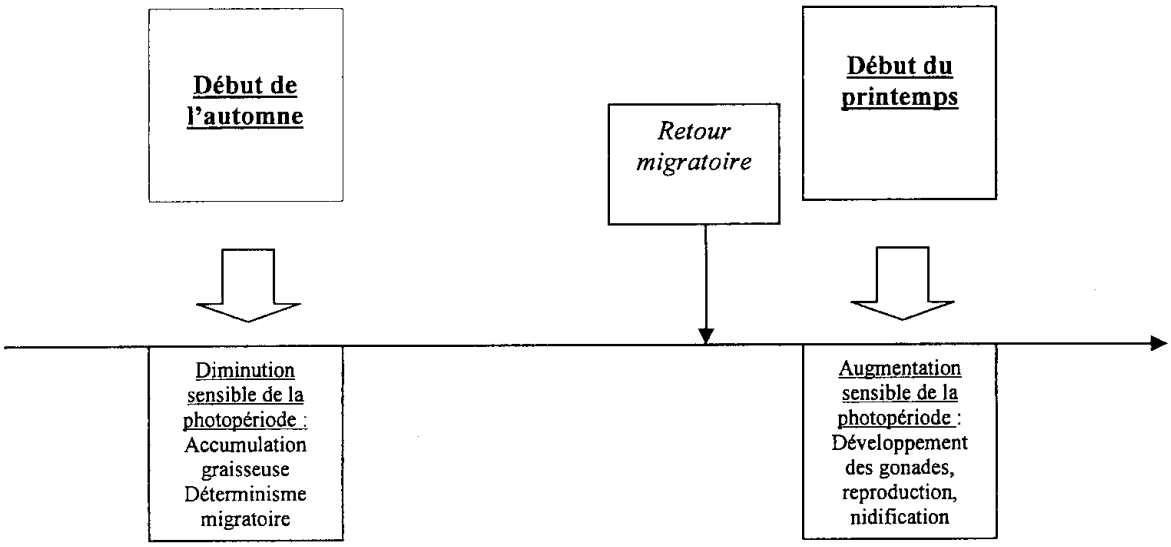

Figure 15 : Schéma simplifié du rythme circadien chez les oiseaux migrateurs [28]

2. Remaniements métaboliques et énergétiques

a) Généralités sur la modification de la balance énergétique et du métabolisme basal des migrateurs

(1) Modélisation mathématique des équilibres énergétiques

Lors des migrations et plus particulièrement lorsque celles-ci sont longues, les oiseaux effectuent de nombreux kilomètres sans effectuer la moindre pause. Ainsi, il leur est indispensable d'accumuler des réserves entre ces arrêts. Il faut toutefois trouver un équilibre entre la quantité d'aliments ingérée (il ne faut pas que l'animal soit trop lourd) et l'énergie apportée par la quantité d'aliments [12].
Alerstam et Hendenström (1997) essayèrent de schématiser sous forme d'équations mathématiques cet équilibre. Ils considérèrent tout d'abord qu'à partir d'une certaine réserve énergétique accumulée, les migrateurs parcourent une certaine distance en vol :

$$\mathbf{Y = c\,(1 - 1/\sqrt{(1+f)})} \quad [21]$$

Y est la distance de vol potentiellement parcourue
c est une constante en unité de distance
f est l'énergie accumulée (par unité de masse corporelle)

Cette équation rend compte du lien directement proportionnel, de la distance parcourue avec l'énergie accumulée. A partir d'une certaine quantité d'énergie (et donc de masse), le rendement obtenu baisse puisque l'animal devient trop lourd (et doit donc dépenser plus d'énergie pour sa propre sustentation). Concrètement, certains migrateurs augmentent leur masse corporelle de 50% avant leur voyage mais ce chiffre est extrêmement variable en fonction des espèces [39].
Cette équation ne prend pas en compte bon nombre de paramètres extérieurs, tel que le temps passé à parcourir ces distances (qui peut être plus ou moins long en fonction des conditions climatiques par exemple) ou l'énergie utilisée pour le métabolisme basal de l'oiseau migrateur. Elle est cependant relativement fiable, bien que simplifiée, pour comprendre l'équilibre énergétique de l'animal au moment de la migration.

(2) Adaptation physiologique aux conditions environnementales

Comme nous venons de le présenter, les oiseaux migrateurs accumulent des réserves avant leur départ de même que pendant les pauses qu'ils effectuent durant leur voyage. Par ailleurs, la masse corporelle de l'oiseau ne doit pas être trop importante pour permettre à celui-ci de voler correctement ou d'effectuer un effort violent comme la fuite d'un prédateur ou l'adaptation à des conditions climatiques difficiles [23].
Une étude sur des Rossignols prognés (*Luscinia luscinia)*, migrateur transsaharien, montre également que le volume des muscles impliqués dans le vol augmente au détriment de muscles « accessoires » pour cet oiseau [27]. Ainsi, non seulement cette augmentation implique un meilleur rendement lors de vols de longue distance, mais elle est également une source éventuelle de protéines pour l'animal. En outre, ces muscles (en l'occurrence pectoraux et supra-coracoïdes) sont davantage vascularisés et il a été également démontré dans d'autres études qu'ils étaient particulièrement riches en mitochondries, servant ainsi à l'oxydation des acides gras accumulés préalablement [16]. Cette même étude tend également à prouver que cette espèce le champ magnétique terrestre pour l'accumulation de ses réserves énergétiques [27]. En effet, en tant que migrateur transsaharien et devant donc parcourir près de 1500 kilomètres, il lui est impossible de trouver des sources énergétiques suffisantes dans ce désert. Ainsi, soumettant des animaux capturés à des champs magnétiques similaires à ceux présents dans cette région, ils prouvent que les oiseaux accumulent davantage de réserves que lors de leur passage dans d'autres endroits de leur migration [27]. Ceci comporte néanmoins des risques pour l'animal ; en effet, il est plus lourd et donc plus enclin à la chasse par des prédateurs (même si bien évidemment ceux-ci sont plus rares dans le désert) et il est également plus lent [37]. Cependant, il s'agit de la seule possibilité pour ces animaux pour mener à bien leur parcours.

(3) Effets de la migration sur les métabolites sanguins des oiseaux et conséquences

La migration provoquerait des modifications significatives dans la composition des métabolites biochimiques et ces parcours migratoires provoqueraient des remaniements organiques sur ces animaux [15, 25].
Une étude réalisée sur des Pélicans blancs (*Pelecanus onocrotalus*) consiste à comparer la composition en métabolites sanguins entre trois types d'animaux : des animaux captifs d'une part, des animaux captifs mis à jeun pendant 48 heures d'autre part, et enfin des pélicans migrateurs capturés sur un de leur lieu de pause, en l'occurrence Israël. Ces animaux s'arrêtent en effet dans ce pays au cours de leur long parcours les conduisant en Afrique [48].
Il est à noter que les conditions de prélèvements étaient les mêmes (10 millilitres prélevés sur une veine alaire), et que, par ailleurs, il ne fut pas constaté de différence significative entre mâles et femelles.
Trois différences significatives furent cependant notées entre des groupes d'animaux. Tout d'abord, il fut noté une concentration en créatine kinase et lactate déshydrogénase supérieure chez les pélicans migrateurs, d'une part par rapport aux pélicans captifs mis à jeun, mais d'autant plus par rapport aux pélicans captifs (animaux témoins) qui n'ont subi aucune modification. Ensuite, en ce qui concerne la concentration an acide urique et en urée, les

mêmes modifications furent constatées. Enfin, la triglyceridémie mesurée chez les oiseaux migrateurs et les animaux mis à jeun est sensiblement équivalente, et supérieure à celle mesurée chez les animaux témoins [48].
Ainsi, en ce qui concerne les taux de créatine kinase et de lactate déshydrogénase, les taux élevés chez les oiseaux migrateurs sont le signe d'une activité catabolique musculaire importante conduisant à des lésions de ces mêmes muscles et entrainant ainsi le relargage de créatine kinase et de lactate déshydrogénase. Par ailleurs, les taux exacerbés en urée et acide urique montrent des dégradations protéiques importantes, signe d'un état physiologique précaire (déficience en énergie). Cependant, ces taux élevés pourraient également provenir d'une déshydratation ou consécutifs à une chaleur importante mais ce ne fut pas le cas dans l'expérience réalisée ici puisque l'osmolarité, l'hématocrite et la natrémie des animaux migrateurs capturés était également plus faible que celle des animaux captifs. En dernier lieu, à propos de la triglyceridémie, il apparaît que les oiseaux migrateurs disposent ainsi d'une source d'énergie métabolisable, et que cette énergie provient des acides gras libres présents dans le foie qui subissent une seconde estérification. Ces triglycérides sont d'ailleurs utilisés majoritairement par les muscles utilisés pour le vol [27].
Cependant on peut constater que dans certaines circonstances, comme la fuite devant un prédateur par exemple, les réserves en acides gras ne suffisent pas car l'animal doit effectuer un effort court et très intense [47, 33]. Il a ainsi été démontré que ces efforts provoquaient d'importants dommages musculaires, en particulier au niveau des pectoraux, c'est-à-dire les muscles les plus sollicités lors du vol. Des expériences réalisées sur des Bécasseaux d'Alaska (*Calidris mauri*), de nouveau grâce à la mesure du taux de créatine kinase, effectuées sur les animaux pendant leur trajet sur des sites reconnus comme étant ceux des pauses effectuées par les oiseaux. Ces études ont également révélées des taux significativement élevés de créatine kinase dans le sang des animaux pendant leur migration, par rapport aux taux de ces mêmes animaux hors migration ou comparés à des espèces non migratrices [25].
Ces expériences révèlent qu'en plus d'un besoin accru d'énergie et de nourriture, les oiseaux migrateurs sont confrontés à des conditions extrêmes lors des migrations et bien sûr certains d'entre eux ne survivent pas à de telles contraintes.

b) Alimentation et régulation hormonale

(1) Alimentation privilégiée des oiseaux migrateurs

Des études réalisées sur plusieurs espèces, notamment le Viréo à œil rouge (*Vireo olivaceous*) montrèrent que ces oiseaux avaient une alimentation spécifique riche en acides gras [38]. Ce sont ces acides gras qui procurent la plus grande source d'énergie nécessaire lors des vols de longue distance. Plus précisément, il fut prouvé que l'alimentation privilégiée des migrateurs était composée en grande majorité d'acides gras à longue chaîne monoinsaturés, à 16 ou 18 atomes de carbones (la trioléine par exemple) [39]. Ces acides gras s'accumulent dans le tissu adipeux des animaux et sont également mis en réserve dans le foie, procurant ainsi une source d'énergie non négligeable. Il semble par conséquent que la métabolisation de ces molécules soit celle qui procure le rendement le plus efficace en termes d'énergie et ainsi une efficacité optimale pour le vol. De plus, il semble par ailleurs que la digestibilité de ces aliments

contenant ce type de lipides soit relativement bonne, ils constituent donc une priorité dans la nourriture de ces animaux [40].

(2) Régulation hormonale des dépôts d'acides gras

- Effet du cortisol circulant

Dans notre précédente partie, nous précisions que le déterminisme migratoire de même que l'accumulation des réserves énergétiques étaient sous la dépendance de la photopériode. Il a été prouvé que la cortisolémie des oiseaux migrateurs était jusqu'à trois fois supérieure juste avant le départ [41]. Des études ont cherché ainsi à déterminer le rôle réel de ce cortisol, plus particulièrement à savoir si celui-ci était impliqué dans l'accumulation des réserves lors de la phase que l'on pourrait appeler pré-migratoire. Ces études ont été réalisées sur des Bécasseaux maubèche (*Calidris canutus*), migrateur nichant en Sibérie et hivernant en Afrique du Sud notamment [25]. Il s'avère en réalité que les taux les plus élevés en corticostéroïde se retrouvent alors que les animaux ont d'ores et déjà atteint leur masse optimale et donc accumulé le maximum de réserves avant leur départ. Ces pics de cortisol, qui sont d'ailleurs jusqu'à trois fois supérieurs au taux basal, ne peuvent donc pas être impliqués dans l'accumulation des réserves énergétiques de l'animal. Ces pics de cortisol traduiraient plutôt un état de « stress » [25]. Il conduit les oiseaux migrateurs à un état de stress qui les prépare à l'effort musculaire, et les rend plus attentifs et plus alertes aux conditions environnementales [45]. De plus, ils permettent l'utilisation optimale des réserves énergétiques accumulées par les migrateurs pour des vols de longue distance [45].

- Rôle du glucagon

Le glucagon est une protéine de 29 acides aminés, invariable selon les espèces et secrétée par les cellules α des îlots de Langhérans. Il s'agit d'une hormone hyperglycémiante, agissant en stimulant la néoglucogénèse, la glycogénolyse et inhibant la glycolyse. Chez les oiseaux, elle a également un rôle supplémentaire : elle active la lipolyse [22]. Une étude réalisée chez des Carouges à épaulettes (*Agelaius phoeneceus*) a montré que c'est cette hormone qui est à l'origine de la régulation des dépôts d'acide gras chez ce migrateur. En effet, lors de la phase pré-migratoire, le taux de glucagon circulant chez ces oiseaux est relativement bas et la sensibilité aux récepteurs à cette hormone est par la même diminuée, permettant le stockage des acides gras dans les tissus. A l'inverse, des taux accrus de cette hormone lors de la migration permettent le relargage des graisses, et assurent donc une source d'énergie pour les animaux migrateurs. Plus précisément, c'est la sensibilité et le nombre de récepteurs à cette hormone qui, suivant les organes concernés, serait à l'origine des dépôts de graisses. De plus, l'activité glycogénolytique de cette hormone, à l'origine de la thermogénèse, serait accrue pour certains organes [22]. Pour résumer, le glucagon a une activité différente selon l'organe, activité modulée par ses récepteurs, selon que l'animal a besoin de stocker ou de relarguer des graisses (c'est le cas avant la migration) ou si l'animal veut maintenir sa température corporelle.

D. Orientation des oiseaux migrateurs

1. Orientation par des moyens visuels

a) Utilisation des repères topographiques

Le problème de l'orientation a commencé à être véritablement exploré dans les années 1950 et le sens qui fut le plus abordé était celui de la vue [55]. En effet, les oiseaux possèdent une acuité visuelle supérieure à la nôtre, ce qui leur permet de percevoir des détails qui échappent à l'œil humain [55]. Il est donc évident que la vue joue un rôle prépondérant dans la vie de relation de l'oiseau et donc dans la migration. De plus, les oiseaux possèdent une mémoire visuelle très développée, ce qui leur permet de se souvenir d'un grand nombre de repères visuels non seulement à l'intérieur de leur domaine vital (nidification) mais aussi, pour les migrateurs, tout au long de leur périple de voyage [7]. Ainsi, expérimentalement, il a été constaté que la vitesse et la proportion d'oiseaux qui retrouvent leur nid sont nettement plus élevées lorsque ces expériences ont lieu dans des aires connues des sujets et même si ces aires sont très vastes. Les caractéristiques visuelles des voies de migration semblent elles mémorisées lorsque l'oiseau voyage de jour [7].
Certains oiseaux migrateurs reviennent beaucoup plus aisément, à distances égales, quand on les lâche dans la zone qu'elles parcourent pendant la migration que si on les déplace en dehors de cette zone avant de les relâcher [52]. Cependant, au cours des migrations, les oiseaux sont forcement amenés à traverser des zones qu'ils ne connaissent pas. Ils semblent alors se livrer à une exploration méthodique du terrain, jusqu'à rencontrer une aire connue. De plus, ils n'ont pas besoin de parvenir a un point précis de leur aire d'hivernage, il leur suffit d'atteindre un des points situé sur celle-ci et ensuite rejoindre leur aire familière, grâce a leur mémoire visuelle excellente [52]. II reste évidemment le problème de la nature de ces repères. Ils peuvent être topographiques : forets et d'une manière générale zone de végétation, plateaux dénudes, fonds de vallées, autant de milieux différents que les oiseaux évitent ou recherchent suivant le cas et qui peuvent leur fournir des points de repères des plus utiles. La physionomie de la région, les systèmes orographiques et surtout hydrographiques déterminent des ensembles susceptibles de fournir des indications précieuses aux migrateurs [52].

b) Utilisation des repères célestes

(1) Position du soleil

De même que pour les repères terrestres, il existe encore beaucoup d'incertitudes à ce sujet, quoiqu'il ait été démontré par des expériences avec des Etourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*) que les oiseaux utilisent bien ce repère [32]. En effet, ces oiseaux, placés dans un pavillon s'ouvrant par des fenêtres, ces mêmes fenêtres étant équipées de miroir avec lesquelles il pouvait changer la direction de lumière, se déplaçaient suivant la direction de la lumière et ce, durant la période de migration habituelle de ces oiseaux. Ceci démontre que c'est le soleil et la portion de ciel proche de celui-ci qui est responsable de cette orientation [35]. De plus, même si l'oiseau migre par temps couvert, l'oiseau peut tout de même s'orienter. En effet, il complète ce repère astronomique par l'existence des repères terrestres que nous venons d'aborder. Cependant, il semble que les migrateurs s'orientent bien mieux par temps ensoleillé que par temps couvert [34].
Ainsi, les migrateurs sont capables de s'orienter par rapport au soleil, ce qui démontre qu'ils possèdent une horloge interne [35]. Cette « horloge », combinée à l'estimation de la hauteur du soleil sur l'horizon, serait un moyen pour les oiseaux migrateurs d'estimer leur position géographique [46].
Certaines espèces seraient en outre capables de percevoir le plan de polarisation de la lumière polarisée linéairement (en effet, le degré de polarisation et l'orientation de l'axe du vecteur de polarisation E sont reliés directement à la position du soleil), ce qui donne à l'oiseau migrateur une véritable itinéraire pour se diriger [46].

(2) Orientation par les étoiles

De nombreux migrateurs préfèrent se déplacer pendant la nuit. Quant à d'autres, ils ne peuvent pas se permettre de s'arrêter toute une nuit pendant leur voyage. Comment s'orientent-ils alors ? On peut émettre l'hypothèse que les migrateurs gardent une orientation voisine de celle qu'ils ont pendant le jour, mais cette hypothèse est des plus hasardeuses.
Des expériences concernant l'aptitude des oiseaux à se servir des étoiles ont été réalisées sur des Fauvettes notamment (genre *Sylviae*), qui prouvèrent que ces oiseaux étaient capables de maintenir une direction migratoire convenable sous un ciel étoilé par temps clair [4]. *A contrario*, par temps couvert, ces mêmes oiseaux avaient d'énormes difficultés à s'orienter. De plus, des constellations visibles au printemps ne le sont pas à d'autres époques de l'année et donc à un ciel étoilé correspond la période migratoire de l'espèce [4].
Une nouvelle fois, c'est le moyen utilisé qui est encore très peu connu, il semblerait que les oiseaux migrateurs utilisent la position de ces étoiles pour s'orienter, notamment celle de l'étoile polaire [2].

2. *Orientation par des moyens non visuels*

a) Rôle de l'hérédité et des relations sociales dans le système d'orientation

Le comportement migratoire est-il inné ou acquis ? Certaines expériences ont semblé prouver qu'il n'y avait pas de facteurs héréditaires dans la migration
Dans l'une d'entre elles, des Canards colvert (*Anas platyrhynchos*) issus d'œufs provenant d'Angleterre ont été élevés en Finlande. Dès le mois de novembre, ces oiseaux ne tardèrent pas à quitter leur pays natal d'adoption pour migrer comme les oiseaux authentiquement finlandais. Ce comportement montre donc une différence importante par rapport à leurs congénères demeurés en Angleterre que l'on peut considérer comme sédentaires. De plus, ces canards suivirent les mêmes voies de migration que les canards finlandais, et revinrent dès le printemps nidifier dans leur patrie adoptive. Cette expérience montre qu'aucun facteur héréditaire ne leur a imposé un comportement migratoire fixé d'avance [34].
Cependant, d'autres expériences menées cette fois ci avec deux groupes de cigognes prouvèrent le contraire [5]. Ces deux groupes provenaient de deux régions distinctes et migraient dans deux directions différentes. Des jeunes oiseaux provenant de l'un des groupes furent transportés dans l'autre région, inconnue pour elles. Ces jeunes cigognes prirent alors la direction qu'elles auraient prise si elles étaient restées avec leur groupe d'origine. Il est à noter que, pour cette expérience, l'auteur attendit que le groupe de cigognes soit parti afin que celles introduites par ailleurs ne soient pas influencées. Le facteur héréditaire apparaît donc exercer une influence très variable selon les espèces étudiées [5].
Il semblerait que ce facteur soit présent dans le cas de la Sterne arctique (*Sterna parasidaea*), car de jeunes individus ont déjà été observés restant sur leur aire d'hivernage pendant une année, et revenant d'eux même sur le lieu de nidification ; et la grande mémoire visuelle des oiseaux ne suffit pas à expliquer ce phénomène.
Quant au rôle des relations sociales, peu d'expériences ont été réalisées à ce sujet. Outre le fait, déjà cité, que de jeunes oiseaux pourraient être dirigés par des adultes, il se peut aussi qu'un vol d'oiseaux, même composé d'individus d'expérience équivalente, puisse s'orienter plus précisément que les sujets qui le composent, si ceux-ci avaient à migrer indépendamment les uns des autres [20]. De plus, il se peut que des populations d'origines différentes, ayant tendance à migrer dans des directions différentes, s'influencent mutuellement de manière à ce que les directions migratoires primitives soient modifiées [20]. Toutes ces éventuelles influences pourraient avoir facilité l'apparition de routes migratoires spécifiques et pourraient avoir aidé à la réduction de l'équipement génétique de chaque individu.

b) Utilisation du champ magnétique terrestre

(1) Caractéristiques du champ magnétique terrestre

Le champ magnétique terrestre comporte deux pôles, c'est-à-dire que son intensité et ses lignes de force sont distribuées dans l'espace comme celles d'un barreau aimanté. Ce champ a certainement son origine dans les mouvements de rotation et de convection de l'intérieur fluide et conducteur de la terre (lithosphère) [14]. L'axe du dipôle magnétique ne correspond pas avec l'axe de rotation de la terre, c'est-à-dire que les pôles magnétiques ne coïncident pas avec les pôles géographiques. En effet, l'axe du dipôle magnétique est incliné d'environ 11,5° sur l'axe de rotation et les pôles ne sont pas parfaitement fixe, il existe même une dérive permanente [14].
En un point donné de la surface terrestre le vecteur champ magnétique B peut être défini par son intensité et son inclinaison γ, c'est-à-dire l'angle entre B et l'horizontale et sa déclinaison δ (direction nord sud géographique). δ est donc négative à l'ouest et positive à l'est [36].

(2) Rôle de ce champ magnétique dans l'orientation

Depuis les années 1960, Wiltschko s'intéresse particulièrement à ce mode d'orientation [53,54]. Il a réalisé depuis lors toute une série d'expérimentations avec différentes espèces d'oiseaux migrateurs. Tout d'abord, il constata que dans une maison en bois sans repères visuels avec le champ magnétique local, les oiseaux s'orientaient convenablement (selon leur direction migratoire habituelle), ce champ ayant comme caractéristiques une intensité de 0,41 Gauss et un γ de 66°. Dans une chambre en acier ou régnait un champ magnétique de 0,14 Gauss, les oiseaux ne parvenaient pas à s'orienter.
Afin de savoir lequel des champs électrique ou magnétique influençait le migrateur, il les plaça dans une cage Faraday (tapissée de cuivre) qui arrête les champs électriques mais ne modifie pas le champ magnétique. Les oiseaux s'orientèrent convenablement, ce qui prouve que c'est bien du champ magnétique dont ils se servaient pour s'orienter. Il prouva aussi qu'il existe un seuil minimal et un seuil maximal au-delà desquels les oiseaux ne peuvent plus s'orienter. En effet, la répartition géographique des oiseaux qu'il teste s'étale sur des régions d'intensités magnétiques très variables [53].
On peut ainsi mettre en évidence le rôle du champ magnétique pour l'orientation des migrateurs.
Le tout étant de comprendre comment les migrateurs utilisent ce champ c'est-à-dire en fait quelle composante de celui-ci (G, γ ou δ). Problème pour le moins épineux car de nombreux migrateurs dont ceux dont nous parlons ici, traversent l'équateur et progressent ainsi dans des zones où l'intensité du champ est très faible et où même les inclinaisons s'inversent (entre l'hémisphère nord et l'hémisphère sud). Ces oiseaux doivent bien entendu s'adapter mais il est encore bien difficile de prouver comment. De même, le processus biologique utilisé par les migrateurs pour percevoir ce champ est encore méconnu. Diverses hypothèses ont été émises comme celle que l'absorption d'un photon lumineux dans l'œil par la molécule de rhodopsine peut conduire celle-ci au troisième état d'excitation, qui a un moment magnétique et dont la variation d'énergie est différente suivant le champ alentour [54].

On a également trouvé, chez certains oiseaux migrateurs, des cristaux de magnétite dans la boite crânienne. Ces cristaux agiraient comme une boussole indiquant à l'oiseau la position où il se trouve, grâce aux composantes magnétiques qui l'entourent [36].

III. Epidémiologie et migration : exemples de deux maladies

A. Introduction

Durant leur migration, les oiseaux parcourent des milliers de kilomètres. Ils traversent ainsi de nombreux pays pour rejoindre leur aire d'hivernage (l'aller du voyage) ou retrouver leur aire de nidification (retour). Ainsi, ils sont les vecteurs ou plus exactement les véhicules de toutes sortes d'agents pathogènes tels que des bactéries des parasites ou des virus.
Les oiseaux migrateurs et surtout les migrateurs longue distance sont ainsi potentiellement responsables de la propagation de maladies à travers le monde [44]. Ainsi nous prendrons comme exemple, dans la suite de l'exposé, l'étude de deux virus que sont le virus de West Nile et le virus de l'Influenza aviaire.

B. Caractéristiques générales des virus véhiculés

1. Le virus de l'encéphalite West Nile

a) Etiologie

Le virus de la fièvre West Nile est un ribovirus enveloppé, classé dans la famille des Flaviviridae (genre Flavivirus) au sein du complexe antigénique de l'encéphalite japonaise. On note l'existence de plusieurs souches avec un pouvoir pathogène variable. Tous les virus de ce complexe sont transmis par des moustiques (à ce titre, ils sont qualifiés d'arbovirus) et sont capables de provoquer chez l'homme un syndrome fébrile parfois mortel [38]. Le virus de l'encéphalite West Nile affecte un grand nombre d'espèces des reptiles aux mammifères, notamment les équidés, l'homme et les oiseaux. Il s'agit d'une zoonose qui peut être responsable de symptômes nerveux et peut conduire à la mort [38].

b) Importance

C'est une maladie considérée comme émergente étant donné l'augmentation de l'activité virale et de l'extension géographique observée principalement depuis la fin des années 1990. En effet, observée pour la première fois en 1937 en Ouganda, elle est largement répandue sur

la planète. En ce qui concerne la France, le virus a été identifié pour la première fois en Camargue en 1962 et dans toute la région méditerranéenne au début du 21ème siècle [57]. L'encéphalite West Nile est, pour cette raison, et pour son caractère zoonosique, répertoriée en temps que MRC et inscrite dans les maladies notifiables de l'OIE [59].

c) Etude clinique (chez les équidés)

Après une période d'incubation variant de 3 à 15 jours, la maladie peut présenter deux formes : une forme nerveuse et une forme fébrile pure.

- La forme nerveuse est d'évolution aigue ou subaigüe, marquée par une évolution éventuellement biphasique.
  On observe tout d'abord une phase fébrile initiale (contemporaine de la virémie) avec une atteinte plus ou moins marquée de l'état général, suivie d'une phase d'état marquée par des signes nerveux encéphalitiques (dépression, hyperexcitabilité, tremblements musculaires) et/ou myélitiques (démarche chancelante, ataxie, parésie). La guérison survient habituellement en 20 à 30 jours mais des séquelles sont souvent décrites. La gravité de la maladie semble liée en partie à la souche virale.

- La forme fébrile pure est plus classique que la forme nerveuse mais passe souvent inaperçue [57].

2. *Le virus Influenza*

a) Etiologie

Le virus Influenza aviaire est un virus de la famille des Orthomyxoviridae dans le genre Influenza (type A). C'est un ribovirus à symétrie hélicoïdale, dont l'enveloppe est hérissée de spicules. Le génome est constitué de huit fragments indépendants codant respectivement pour les différentes protéines virales structurales et non structurales ce qui confère au virus sa variabilité antigénique [49].
En effet, il possède un antigène interne de nucléocapside spécifique de type (et qui détermine le type A, B ou C) commun à tous les virus de type A mais aussi et surtout des antigènes externes H (hémagglutinine) et N (neuraminidase) spécifiques de sous-type ; il existe ainsi 16 antigènes H et 9 antigènes N distincts [49].
La variabilité génétique du virus Influenza s'explique par des mutations responsables de faibles modifications des antigènes H ou N (variants antigéniques au sein d'un sous-type) ou des réassortiments génétiques entre virus possédant des antigènes H et N distincts (création de nouveaux sous-types) [49].
Le pouvoir pathogène des virus Influenza est variable sur la plan quantitatif (souche lentogène, mésogène ou vélogène) et qualitatif (pouvoir pathogène différent d'une espèce à l'autre avec tropisme tissulaire différent) [49].

L'hémagglutinine virale est un déterminant majeur de la virulence des souches. Cette protéine a néanmoins besoin d'une protéase présente chez l'hôte pour s'attacher au site de reconnaissance cellulaire. Ainsi, il a été démontré que la présence d'une séquence multibasique au niveau de ce site de clivage de l'hémagglutinine confère la possibilité au virus de se multiplier dans tous les tissus et donc un caractère hautement pathogène (HP) [1]. C'est ainsi que l'on distingue les virus Influenza aviaire hautement pathogènes (IAHP) des virus Influenza aviaire faiblement pathogènes (IAFP). Par la même, le pouvoir pathogène peut être apprécié par inoculation intraveineuse chez le poulet. L'indice de pathogénicité intraveineuse qui en découle, lorsqu'il est supérieur à 1,2, est caractéristique des souches HP [1].
Ces propriétés se rencontrent fréquemment dans les souches de sous-type H5 ou H7 [1].
Les espèces affectées sont les oiseaux domestiques ou sauvages mais aussi les mammifères (surtout le cheval, le porc...) et l'homme. Le virus H5N1 HP (lignée asiatique) dont nous reparlerons dans la suite de l'exposé, s'est révélé particulièrement pathogène pour l'homme et pour les félins [49].

b) Importance

Les IAHP sont responsables d'épizooties meurtrières dans les élevages de volailles, ils ont donc une importance économique majeure, en raison des pertes liées à la maladie elle-même, mais aussi des mesures mises en œuvre pour lutter contre la maladie (abattage d'élevages en prévention...), les restrictions de mouvements d'oiseaux, d'œufs et de viande de volaille dans les régions concernées voire des mesures d'embargo sur un pays entier. Ces virus ont également une importance hygiénique majeure, la circulation de souches d'IAHP constituant un enjeu extrêmement important de santé publique vétérinaire [3]. Ils peuvent en effet se transmettre à l'homme, et même si classiquement le virus est mal adapté à cet hôte (il s'y multiplie généralement mal), des cas sporadiques d'infection humaine sont apparus en Hollande en 2003 (cas bénins de conjonctivite) mais surtout lors du début de l'épizootie à virus H5N1 HP (lignée asiatique) qui fut responsables de victimes humaines (formes respiratoires graves) et qui provoqua une psychose médiatique d'importance. En effet, l'OMS rapportait, au 31 Août 2009, quatre cent quarante cas humains pour deux cent soixante deux décès (*www.who.int/fr/*). L'absence de transmission interhumaine de cette maladie limite cependant l'impact de ces contaminations. Cependant, il est à craindre que la variabilité génétique de ce virus ne conduise à l'émergence d'une souche capable de se propager dans la population humaine [3].
Ces enjeux, économique et hygiénique, justifie l'inscription des IAHP sur la liste des MRC et sur celle des maladies notifiables de l'OIE. De plus, en tant que zoonose majeure, elle justifie au plan européen l'élaboration de plans d'urgence [59].

c) Etude clinique

Quelle que soit la souche d'IA présente, la période d'incubation est toujours la même c'est-à-dire de 24 à 48 heures. Cependant, la clinique différera en fonction de l'espèce d'oiseau touché, et de l'individu (âge, sexe...) suivant la souche qui infecte l'animal. On distingue quatre formes distinctes :

- Formes suraigües et aigües : elles sont généralement décrites lors d'infection par des IAHP et provoquent une atteinte septicémique avec mort rapide en un à deux jours. On observe de plus des signes cliniques généraux (anorexie, prostration...), cutanés (œdème, congestion de la crête et des barbillons), respiratoires (dyspnée, râles, toux...), digestifs (diarrhée parfois hémorragique), nerveux (incoordination motrice, paralysie des ailes). Ces signes peuvent être isolés ou associés.

- Formes subaigües : atteinte de l'état général avec signes cliniques respiratoires et chutes de ponte

- Formes frustres : signes cliniques respiratoires légers avec chute de ponte

- Formes asymptomatiques : elles sont relativement fréquentes [49]

Nous avons donc pu remarquer que pour les deux maladies, une forme asymptomatique existe et c'est donc cette forme qui va revêtir une importance dans la propagation de la maladie.

C. Données épidémiologiques générales

1. *Epidémiologie descriptive*

a) Le virus West Nile

(1) Espèces hôtes

Dans le cadre d'une infection par le virus du West Nile ou fièvre du Nil occidental, on rencontre deux types d'hôtes : d'une part des hôtes qualifiés d'amplificateurs, et d'autre part des hôtes dits accidentels.

- Les hôtes amplificateurs

Un grand nombre d'espèces d'oiseaux sont les hôtes amplificateurs de cette maladie. En effet, suite à la piqûre par un moustique infecté, ils développent une virémie intense et d'une durée de huit jours environ. Lors de cette phase de virémie, tout moustique prenant son repas sanguin est susceptible de s'infecter et d'aller ensuite contaminer d'autres oiseaux sains à l'occasion d'un repas ultérieur. Ainsi, ces oiseaux, capables de répliquer le virus, sont considérés comme des hôtes amplificateurs [8].

➢ Les hôtes accidentels

Beaucoup de mammifères sont considérés comme des hôtes accidentels de la maladie. On les appelle alors des culs de sac épidémiologiques puisque la virémie qu'ils développent suite à la piqûre d'un moustique infecté est trop faible pour permettre la contamination d'autres moustiques. Par exemple, l'homme et le cheval font partie de ces hôtes, ils sont de plus sensibles à l'infection, puisqu'ils sont susceptibles de développer un syndrome grippal voire une encéphalomyélite pouvant être mortelle [8].

(2) Répartition géographique et évolution

Cette arbovirose est endémique dans de nombreux pays d'Afrique subsaharienne, en Asie et en Europe de l'Est. Sa limite orientale est l'Inde où il est isolé en 1952. A partir de 1994, on assiste à la multiplication d'endémies importantes d'encéphalites à virus West Nile en Europe (Roumanie, République tchèque, Italie, France, Espagne, Portugal...) est dans les pays du pourtour méditerranéen (Maroc, Algérie, Tunisie) de même qu'en Russie ou en Israël. Elle apparaît aux Etats-Unis (dans la ville de New-York) pour la première fois en Août 1999 où, depuis lors, vingt-neuf mille cas humains ont été rapportés (dont mille cent décès) [10,43]. Il gagne par la suite le Nord du continent américain atteignant le Canada en 2002 [10]. Au printemps 2002, le virus est isolé chez des chevaux en Jamaïque et il est également isolé au Mexique, en Guadeloupe et en République dominicaine (entre la fin de l'année 2002 et le début de l'année 2003) [43]. En 2003, il gagne ensuite le Salvador, le Guatemala, les Bahamas et Cuba puis, à partir de 2004, Porto Rico et la Colombie. En 2006, le virus West Nile est isolé en Argentine [58].

b) <u>Le virus Influenza aviaire de type A</u>

(1) Espèces hôtes

➢ Oiseaux

Toutes les espèces d'oiseaux peuvent être infectées par le virus de l'Influenza aviaire, en particulier celui de type A. Les Oiseaux appartenant aux ordres des Ansériformes et des Charadriiformes sont toutefois considérés comme les hôtes naturels et le principal réservoir des virus Influenza de type A (VIA) faiblement pathogènes. Les volailles appartenant à l'ordre des Galliformes ou à celui des Struthioniformes sont considérés comme des hôtes secondaires de la maladie. Les souches responsables d'épizooties chez ces espèces sont appartiennent toutes aux sous-types H5 ou H7 [49].

➢ Mammifères

La plupart des Mammifères peuvent être touchés par le virus Influenza aviaire de type A. Ils sont cependant peu réceptifs aux infections naturelles par des VIA aviaires. Des sous-types de VIA ont été isolées plus particulièrement chez les Suidés (porc), les Canidés, les Mustélidés et les Cétacés. Chaque famille de Mammifère est par ailleurs, dans la plupart des cas, touchée par des sous-types qui lui sont propres. Par exemple, les sous-types inféodés au porc sont des H1 et H3 tandis que chez le cheval, on retrouve les sous-types H3 et H7 [49].

➢ Homme

La grippe humaine a fait l'objet de descriptions cliniques très anciennes. Les premiers virus Influenza de type A humains ont en effet été isolés en 1933. Chez l'homme, les virus grippaux appartiennent, d'une manière générale, aux sous-types H1 et H3 [49].

(2) Répartition géographique et évolution : exemple du sous-type H5 N1 (lignée asiatique)

Le virus de l'Influenza aviaire FP est présent partout avec différentes souches plus présentes dans certaines parties du monde. Nous allons prendre l'exemple du sous-type H5 N1 (lignée asiatique) pour illustrer l'évolution spatiale et temporelle de ces virus.
En Décembre 2003, le tout premier foyer d'H5 N1 est déclaré en République de Corée chez des volailles d'élevage. Entre Janvier et Décembre 2004, il colonise tout le Sud-est asiatique (Laos, Cambodge, Vietnam, Thaïlande, Hong Kong) et le Japon. La Chine déclare les premiers foyers chez des oiseaux sauvages puis chez des volailles d'élevage en Avril 2005. En Juillet 2005, la Russie déclare le premier foyer d'H5 N1. Il gagne ensuite toute l'Europe (de la Turquie à la France) de cette date à Février 2006. En Mars 2006, le premier foyer d'un pays africain est noté au Nigeria puis en Egypte. De nombreux foyers sont signalés dans d'autres pays d'Afrique dans les deux mois suivant ces premiers cas. Ainsi, entre 2003 et 2006, le virus H5 N1 (lignée asiatique) a colonisé, à partir du Sud-est asiatique, tout l'Eurasie de même que l'Afrique avec pas moins de 56 pays [59].
En fonction des mesures de prophylaxie mises en œuvre par les pays concernés, le sous-type connaît alors une évolution différente. Le sous-type d'H5 N1 (lignée asiatique) est en effet en déclin à l'heure actuelle mais persiste à l'état endémique dans certains pays tels que le Bangladesh par exemple [59].

2. *Epidémiologie analytique*

a) <u>Le virus West Nile</u>

(1) Sources virales

Les sources de virus sont les oiseaux infectés, chez lesquels la virémie est intense et persistante. La virémie chez les équidés ou chez l'homme permet rarement la circulation du virus (cul-de-sac épidémiologique) [57]. Cependant, bien qu'il soit difficile de le prouver,

l'émergence de l'encéphalite à virus West Nile au Etats-Unis ne peut s'expliquer que par la persistance du virus dans l'organisme des moustiques en dormance.

(2) Mode de transmission

La résistance du virus de l'encéphalite West Nile est faible dans le milieu extérieur. La transmission est donc possible uniquement par l'intermédiaire de moustiques ornithophiles et synanthropes du genre Culex ou Aedes, intervenant alors comme des vecteurs biologiques (multiplication virale et possibilité de transmission ovarienne chez quelques espèces) [57].

b) Le virus Influenza

(1) Sources virales

Tous les sous-types viraux de virus Influenza de type A ont été trouvés chez les oiseaux qui sont considérés comme la source du virus, qu'ils soient malades, morts ou porteurs sains [49]. Les virus Influenza ayant principalement un tropisme digestif et respiratoire, ils sont excrétés par les fèces et dans une moindre mesure par les sécrétions respiratoires, notamment le virus H5 N1. La voie d'excrétion dépend du virus et de l'espèce touchée. Dans le cadre d'une infection par un virus de type HP, tout l'organisme est une source potentielle de virus [49].

(2) Mode de transmission

La transmission de virus IA chez les oiseaux sauvages se fait par un «cycle » oro-fécal [49]. Chez les Canards par exemple, la réplication du virus a lieu essentiellement dans le tractus intestinal, impliquant une forte concentration de particules virales dans les fécès [49]. Dans ce cas, on parle de contamination directe, d'oiseau à oiseau. Quant à la contamination indirecte, elle se fait par l'intermédiaire des eaux de surface, de l'eau de boisson ou par des matières contaminées [49].

IV. Epidémiologie et migration : quel est le véritable rôle des oiseaux migrateurs ?

Le rôle des oiseaux migrateurs a été évoqué pour expliquer la propagation des maladies que nous venons de citer. Nous allons voir que leur rôle est différent en fonction du virus et les enjeux, notamment dans le cas de l'infection par le virus de l'Influenza aviaire, sont très importants.

A. Représentation schématique des cycles de transmission des virus

La schématisation des cycles de transmission des virus cités comme exemple va nous permettre de répondre à des questions essentielles concernant la propagation de ces maladies, c'est-à-dire le rôle véritable des oiseaux migrateurs et les conséquences de cette transmission.

1. Le virus West Nile

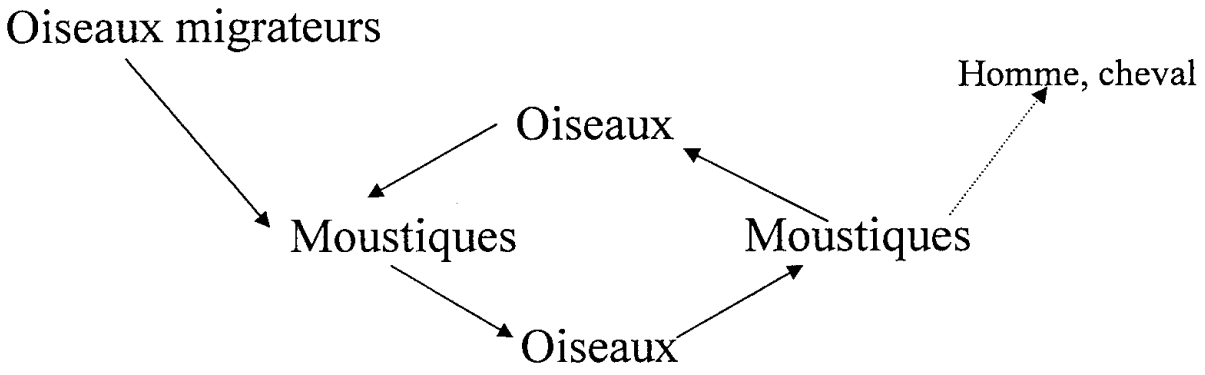

Figure 16 : Représentation schématique du cycle de transmission du virus West Nile [57]

On distingue quatre phases dans le cycle épidémiologique du virus West Nile :

- Phase d'immigration : Introduction du virus par les oiseaux migrateurs et transmission aux moustiques ornithophiles.

- Phase vectorielle : le vecteur (moustique du genre Culex) permet d'établir un cycle de transmission du virus entre oiseaux sains et infectés et permet également d'amplifier et de disperser localement le virus.

- Phase d'amplification : oiseaux restant groupés au même endroit, le virus se multiplie au sein de la population, et de dispersion : oiseaux se déplaçant localement (zones humides vers zones sèches).

- Infection d'hôtes secondaires : les moustiques appelés « vecteurs ponts », capable de s'infecter sur des oiseaux porteurs et de piquer un mammifère, peuvent entraîner une transmission du virus aux hôtes accidentels tels que l'Homme et le Cheval [38].

Le virus se transmet entre les oiseaux réservoirs et les moustiques vecteurs selon un cycle dit primaire. Quand il se transmet aux hôtes accidentels, il est qualifié de secondaire [8].
Chez le moustique, le virus se multiplie dans les glandes salivaires et c'est à la faveur d'un autre repas sanguin qu'il sera transmis à un autre oiseau. Si l'oiseau est réceptif, le virus se multiplie à nouveau. Le cycle peut alors se poursuivre (phase d'amplification et de dispersion). Dans le cycle secondaire, le vecteur à préférence trophique mixte (ornithophile et mammophile) s'infecte d'abord sur un oiseau virémique puis, à la faveur d'un deuxième repas sanguin sur un hôte accidentel, transmet le virus à celui-ci. Ce vecteur est appelé « vecteur pont ». Cependant, le niveau de virémie chez ces hôtes accidentels n'est pas suffisant pour qu'il y ait perpétuation du cycle, faisant de ces hôtes accidentels des culs-de-sacs épidémiologiques [8].

2. Le virus Influenza

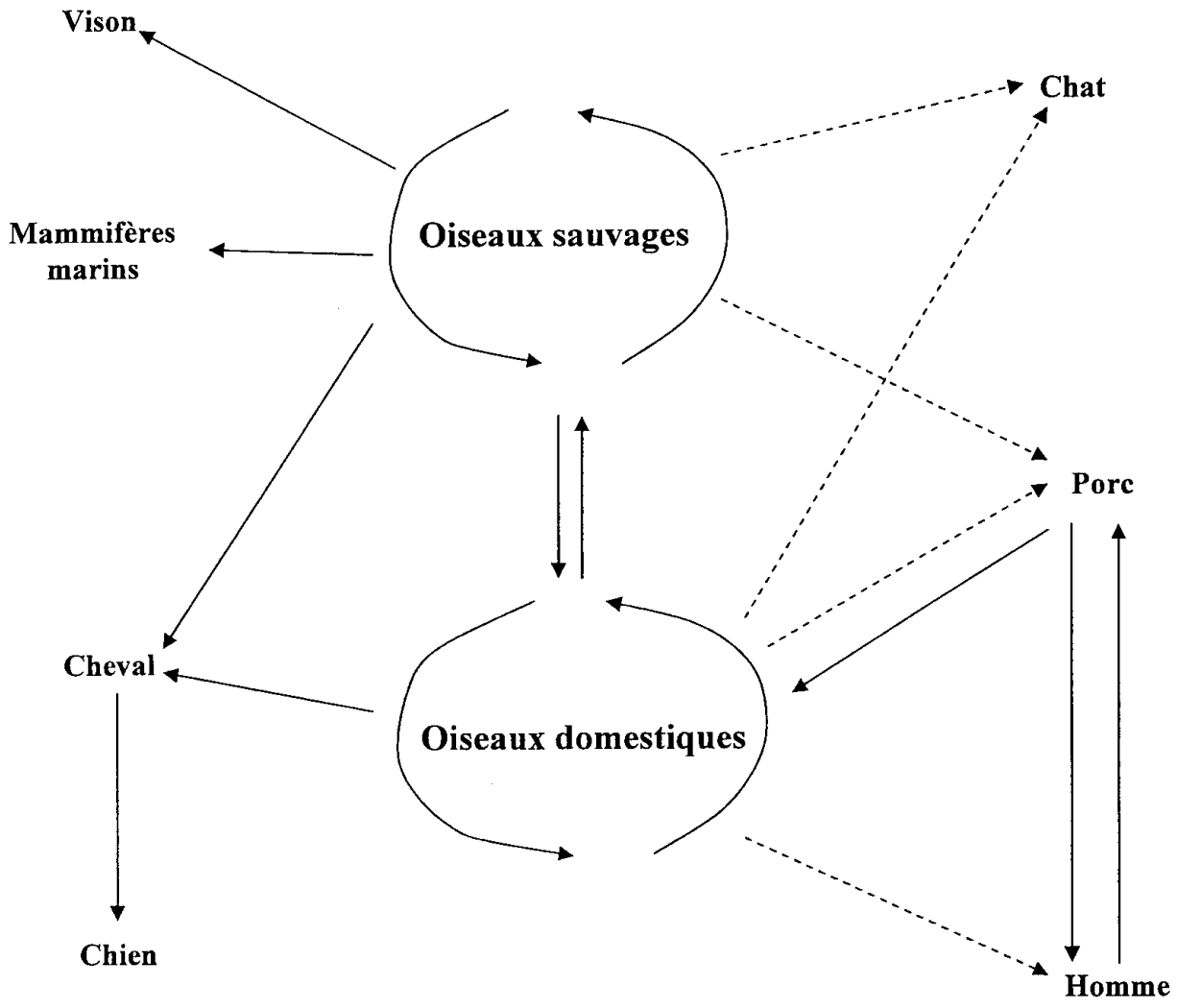

Figure 17 : Représentation schématique du cycle de transmission du virus Influenza de type A [49]

Bien que les virus IAFP aient été isolés chez plus de cent espèces d'oiseaux sauvages appartenant à douze Ordres différents, il semble qu'il soit bien plus présent chez les oiseaux aquatiques, tels que ceux appartenant aux Ansériformes et aux Charadriiformes. A ce titre, ces oiseaux sont considérés comme le principal réservoir du virus [49].
La transmission du virus entre oiseaux sauvages et oiseaux aquatiques se fait par contact direct ou indirect. L'entretien et la transmission du virus chez les oiseaux domestiques se fait de la même manière, étant donnée la promiscuité des animaux dans les élevages. Les oiseaux domestiques peuvent également transmettre le virus à d'autres espèces animales comme le Cheval, mais également à l'homme. Quant aux oiseaux sauvages, ils transmettent le virus également à d'autres animaux, tels que les Mammifères marins par exemple [49].
A la faveur d'une intense circulation dans les élevages de volailles, un virus FP peut acquérir des propriétés de virulence par mutation ou réassortiment génétique. Les modifications

génétiques ponctuelles de l'ARN viral conduisant à une modification dans le site de clivage de l'hémagglutinine. La souche obtenue par réassortiment génétique peut acquérir un nouveau spectre d'hôte, toutes les espèces de volailles ne présentent donc pas la même sensibilité au virus. Par ailleurs, quand une souche FP s'adapte à un nouvel hôte, la transmission du virus de ce nouvel hôte vers l'hôte primaire est très rare. Ainsi, lorsqu'une souche FP est transmise d'une espèce d'oiseau aquatique vers une espèce de volaille, et que cette souche s'adapte à son nouvel hôte, la souche peut très rarement être transmise de ce nouvel hôte vers l'hôte primaire [49].

Pour que le rôle des oiseaux migrateurs soit mis en évidence de façon claire et précise, différents paramètres sont à prouver. Dans un premier temps, prouver que ces oiseaux sont à l'origine de l'introduction du virus dans une zone au préalable non infectée. D'autre part, il faut mettre en évidence l'existence d'une phase d'amplification, c'est-à-dire que le niveau de circulation virale augmente dans la zone. Enfin, il faut prouver que la ou les souches virales isolée(s) sur les oiseaux migrateurs soient bien celle(s) à l'origine de l'émergence de la maladie dans la région donnée [8]. Nous allons voir que ces trois paramètres sont extrêmement difficiles à démontrer.

B. Modalités d'introduction de propagation et d'émergence d'un virus

En ce qui concerne les oiseaux migrateurs, il faut que ces zones géographiques concernent les lieux d'arrivée mais surtout les lieux de pause habituels relatifs à leur parcours migratoire.

1. Cas du virus West Nile

En Europe, le cycle de du virus West Nile se manifeste par des périodes d'intense circulation (épizooties) entrecoupées de phases d'extinction apparentes, faisant probablement intervenir des réintroductions périodiques par des oiseaux migrateurs. L'émergence peut survenir à partir du moment où sont réunies les conditions favorables : vecteurs compétents (moustiques du genre Culex transportant le virus) et hôtes amplificateurs (oiseaux) [8].
Pour cela, il faut l'introduction du virus dans la zone, puis une phase d'amplification et enfin la phase d'émergence, c'est-à-dire l'apparition de cas cliniques chez des hôtes considérés comme sensibles à la maladie (le Cheval et l'Homme dans le cas du virus WN) [8].
En Camargue, à la fin de l'été 1962 mais également, plus récemment, à la fin de l'été 2000, des dizaines de cas d'encéphalites à WN ont été diagnostiqués chez des chevaux et également quelques cas chez l'homme dans cette région où ce virus n'existait pas au préalable. De nombreuses hypothèses ont été avancées pour expliquer l'émergence du virus dans cette zone géographique. En ce qui concerne le rôle dans l'introduction du virus, la principale hypothèse est le transport du virus par les oiseaux sauvages au cours de leurs déplacements migratoires. Ces oiseaux migrateurs ont pu ; d'une part, s'infecter sur leurs lieux d'hivernage et avant leur départ à partir d'une région où le virus circule de façon endémique, d'autre part, ces oiseaux sont infectés de façon chronique, mais encore, il est possible qu'ils transportent des ectoparasites infectés. Les souches de virus circulant dans le bassin méditerranéen étant par ailleurs très proches de celles circulant en Afrique, il est fort probable que l'introduction du

virus WN en Camargue ait pour origine le contient africain, où le virus circule de façon endémique [26]. L'Europe de l'Est pourrait également à l'origine de l'introduction du virus, puisqu'il circule également de façon endémique dans cette zone géographique [30].
Les migrations entrainent des modifications physiologiques importantes chez les oiseaux. L'effort déployé par le migrateur pourrait induire un état d'immunodépression susceptible de favoriser une réplication du virus plus importante, avec comme conséquence une virémie à titre élevé et de durée allongée facilitant l'infection des vecteurs culicidiens. L'infection de l'oiseau devrait avoir lieu juste avant la migration, avec la phase d'incubation pendant le voyage et la phase infectieuse lors d'une étape ou à l'arrivée. Une autre hypothèse serait que le virus induit une infection latente persistante qui resurgirait en fonction du statut physiologique diminué de l'hôte après la migration [38,57].
L'introduction du virus, à elle seule, ne suffit cependant pas à entraîner la circulation locale du virus en Camargue. Cette phase d'invasion doit être suivie d'une phase d'amplification, c'est-à-dire une augmentation du niveau de circulation virale, par l'augmentation du nombre de vecteurs et d'hôtes infectés. De nombreuses conditions relatives aux hôtes, aux vecteurs et à l'environnement sont nécessaires à cette amplification. Les oiseaux impliqués dans celle-ci doivent être présents en quantité abondante, être accessibles aux vecteurs dans le temps (saisonnalité) et dans l'espace (partage des même habitats), être attractifs vis-à-vis du vecteur (préférence trophique de celui-ci), répondre à l'infection par une virémie intense et de durée suffisante pour pouvoir infecter une grande quantité de nouveaux vecteurs et enfin présenter une faible mortalité associée à l'infection [26].
Les oiseaux vivant en Camargue peuvent donc être à l'origine de l'introduction du virus et de son amplification, qu'ils soient migrateurs ou sédentaires, bien que les espèces sédentaires semblent avoir un rôle plus important dans l'amplification. Par exemple, des études épidémiologiques réalisées en 2004 ont montré que le virus WN circulait de façon importante chez le Moineau domestique (*Passer domesticus*) et la Pie bavarde (*Pica pica*), oiseaux sédentaires probablement impliqués dans l'amplification du virus. Ces deux espèces sont par ailleurs suspectées d'intervenir dans l'apparition de cas chez l'Homme et le Cheval, puisque, vivant à proximité de ceux-ci, permettraient aux vecteurs (à condition que ceux-ci soient ornithophiles et mammophiles) d'infecter ces hôtes tangentiels [26].

Pour conclure, il est difficile d'expliquer l'émergence du virus West Nile en Camargue sans l'intervention des oiseaux migrateurs, notamment dans l'introduction du virus. Les oiseaux qui hivernent dans les zones géographiques où le virus est endémique (comme l'Afrique ou dans une moindre mesure en Europe de l'Est) et effectuent leur retour migratoire au printemps en Camargue, semblent être des candidats à l'apparition ou à la réapparition du virus West Nile en Europe.

2. Cas du virus Influenza

Le rôle des oiseaux migrateurs dans l'introduction et l'amplification du virus Influenza est beaucoup plus difficile à documenter. Rappelons notre définition de la migration : la migration désigne un ensemble de déplacements périodiques intervenant au cours du cycle d'un animal entre une aire de reproduction -qualifiée de patrie- où l'animal séjourne un temps plus ou moins long en dehors de la période de reproduction et qu'il quitte ensuite pour retourner se reproduire dans la première"[7].
Le comportement migratoire des oiseaux effectuant des parcours de longue distance les conduit à effectuer de nombreuses pauses mais également à côtoyer de nombreuses autres

espèces d'oiseaux. Les oiseaux soumis à des conditions climatiques difficiles sont également parfois conduits à effectuer des déplacements de plusieurs milliers de kilomètres. Tout ceci augmente la probabilité d'infection par des virus de l'IA [3]. Cependant, la principale question à se poser est de savoir si les oiseaux migrateurs sont capables de mener à bien leur parcours malgré l'infection par des souches de l'IA.
Comme nous en parlions dans notre partie précédente sur la physiologie migratoire, la préparation au voyage nécessite l'accumulation de réserves énergétiques et conduit l'oiseau à un état de stress très important. Un oiseau infecté est-il donc capable de réaliser un parcours migratoire normal voire même est-il capable d'atteindre son but ?
Des études réalisées sur des cygnes de Bewick (*Cygnus columbianus bewickii Yarrell*), ont cherché à répondre à cette question. Ces cygnes furent capturés puis des prélèvements pharyngés et cloacaux furent réalisés pour révéler la présence d'une infection au virus de l'Influenza. Trois d'entre eux furent trouvés infectés par les virus H6N2(FP) et H6N8(FP). Tous les oiseaux capturés (infectés et non infectés) furent ensuite équipés de balises et suivis [51].
Il apparut alors que non seulement les oiseaux infectés accusaient un déficit en masse corporelle significativement différent des oiseaux non infectés mais aussi que ces oiseaux avaient un retard dans leur voyage migratoire par rapport aux autres. Ils s'arrêtèrent quelques centaines de kilomètres avant leur point d'arrivée habituel. Le suivi par balisage de ces oiseaux montra également que ceux-ci durent effectuer plus de pauses dans leur voyage, certainement pour le renouvellement des réserves énergétiques [51].
On pourrait ainsi conclure de cette étude qu'il est extrêmement difficile pour un oiseau migrateur infecté de véhiculer le virus IAFP au gré de son parcours migratoire.
Il est cependant difficile de généraliser ce phénomène car en fonction de la souche de virus et de l'espèce d'oiseau infectée, ce phénomène de « retard migratoire » peut ne pas être observé. En effet, les oiseaux soumis à de fortes pressions d'infection se sont révélés être partiellement immunisés et donc, on l'imagine, parfaitement capables de parcourir plusieurs milliers de kilomètres [3, 12, 29]. Par ailleurs, il a été démontré, dans certaines conditions expérimentales, qu'en fonction de l'espèce d'oiseau infecté et de la souche de virus, certains individus n'ont peu ou pas présenté de signes cliniques et ont par ailleurs excrété le virus IAHP H5 N1 en grande quantité [3].
Certaines espèces d'oiseaux migrateurs représenteraient alors un risque non négligeable de propagation du virus sur de grandes distances.
Cependant, on ne peut pas imputer aux oiseaux migrateurs seuls, l'expansion aussi rapide du virus IAHP H5 N1 dans toute l'Eurasie notamment. En effet, là où en Europe occidentale, seuls quelques élevages de volailles furent affectés par la maladie, plusieurs millions d'élevages ont été décimés en Asie du Sud-est. Comme nous le présentions dans notre précédente partie, il faut un contact relativement étroit entre oiseaux sauvages et oiseaux domestiques pour permettre la transmission du virus et une intense circulation de ce virus dans ces élevages permet alors le réassortiment de la souche virale IAFP en souche IAHP. Cette nouvelle souche IAHP peut également réinfecter les oiseaux sauvages, à condition, une nouvelle fois, que ces espèces aient un contact prolongé avec les volailles. Par exemple, les Canards sauvages (*Anas* spp.) vivent souvent à proximité des élevages de volaille et peuvent par ailleurs avoir accès à la nourriture ou à l'eau de boisson de ces élevages [3]. Les conditions d'hygiène de l'élevage tiennent alors une importance capitale dans le contrôle de l'expansion de la maladie. Le non-respect de ces mesures de biosécurité, comme le confinement des volailles ou le blocage des exportations par exemple, expliquent alors la rapide évolution du virus dans les pays d'Asie du Sud-est, où il est souvent difficile d'appliquer ces mesures [3].

Le risque de dissémination du virus IAHP H5 N1 par les oiseaux sauvages est toutefois bien réel puisque, pour certains d'entre eux, ils sont en contact direct avec les exploitations avicoles. Le respect des règles de biosécurité requiert alors toute son importance, pour éviter de reproduire les erreurs commises au début du vingt-et-unième siècle.

Conclusion

La migration est un phénomène qui caractérise la biologie de nombreuses espèces animales et particulièrement des oiseaux. Elle est absolument indispensable à la survie et à la pérennité des espèces concernées car elle permet, par exemple, de trouver les ressources alimentaires. Les adaptations anatomiques et physiologiques des oiseaux réalisant des parcours de plusieurs milliers de kilomètres sont surprenantes. En particulier, les systèmes d'orientation sont si complexes et variés qu'ils restent encore relativement mal compris. Les oiseaux migrateurs traversent de nombreux pays, ils peuvent être à l'origine de l'introduction et de l'émergence de plusieurs maladies infectieuses, telles que la fièvre West Nile et l'Influenza (les échanges commerciaux de volailles jouent bien évidemment un rôle non négligeable dans cette introduction).
Les changements dans la physiologie de ces oiseaux avant et pendant la migration conduisent à un état de précarité sanitaire qui pourrait favoriser l'infection par certains de ces agents pathogènes et leur expression clinique.
Les enjeux économiques considérables liés à l'épizootie de la peste aviaire, notamment, ont fait des oiseaux migrateurs les « boucs émissaires » de la transmission de la maladie. Cependant, le respect des conditions d'hygiène dans la conduite de l'élevage (isolement, confinement, biosécurité), que ce soit pour éviter la propagation des maladies mais plus que jamais, pour le respect de l'environnement, revêt une importance capitale.

Le Professeur responsable
de l'Ecole Natinale Vetérinaire de Lyon

Professeur Médecine Vétérinaire
M. Artois

M. ARTOIS

Le Président de la thèse

Professeur M. BERLAND

Vu : Le Directeur
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de,Lyon

Pour le Directeur et par délégation,
LA DIRECTRICE DE L'ENSEIGNEMENT

Professeur Françoise GRAIN

Vu et permis d'imprimer

Lyon, le 24 NOV. 2005

Pour le Président de l'Université
Le président du Comité de Coordination des Etudes Médicales
Professeur F.N GILLY

UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD LYON I

Liste des figures

Figure 1 : le parcours migratoire du Monarque.....p16
Figure 2 : Les couloirs de migration parcourus par la Grue cendrée (*Grus grus*).....p24
Figure 3 : Les couloirs de migration suivis par la cigogne blanche (*Ciconia ciconia*).....p25
Figure 4 : Parcours migratoire de la sterne arctique.....p26
Figure 5 : Anatomie d'une plume.....p30
Figure 6 : Nomenclature d'un profil d'aile.....p34
Figure 7 : Différence de trajet des flux d'air.....p34
Figure 8 : Profil d'une aile d'oiseau, schématisation des flux d'air à l'intrados, à l'extrados, et direction de la force aérodynamique.....p35
Figure 9 : Profil d'une aile d'oiseau et déflexion d'air.....p35
Figure 10 : Décollement des filets d'air sur l'extrados.....p36
Figure 11 : Effet d'un bec de bord d'attaque.....p36
Figure 12 : Soulèvement des grandes couvertures pour tirer profit du tourbillon (en violet).p36
Figure 13 : Le tourbillon dans la concavité de l'aile pousse les couvertures sous-alaires et donc l'aile vers l'avant.....p37
Figure 14 : Angle d'incidence idéal de chaque type d'aile par rapport au flux.....p38
Figure 15 : Schéma simplifié du rythme circadien chez les oiseaux migrateurs.....p39
Figure 16 : Représentation schématique du cycle de transmission du virus West Nile.....p57
Figure 17 : Représentation schématique du cycle de transmission du virus Influenza de type A.....p59

Bibliographie

1. Rapport sur l'Influenza aviaire hautement pathogène à virus H5N1 d'origine asiatique
Paris : **Agence Française de Sécurité Sanitaire des Aliments**, Février 2008, 190 p.

2. Akesson, S., Walinder, G., Karlsson, L., Ehnlom, S., (2001)
Reed warbler orientation : initiation of nocturnal migratory flights in relation to visibility of celestial cues at dusk
Animal behaviour, **61** : 181-189.

3. Artois, M., Bicout, D., Doctrinal, D., Fouchier, R., Globig, A., Hagemeijer, W., Mundkunr., T., Munster, V., Olsen, B., (2009)
Outbreaks of highly pathogenic avian influenza in Europe : the risks associated with wild birds
Revue scientifique et technique de l'Office International des Epizooties, **28** : 69-92.

4. Backman, J., Alerstam, T., (2000)
Orientation scatter of free-flying nocturnal passerine migrants : components and causes
Animal behaviour, **65** : 987-996.

5. Chernetsov, N., Berthold, P., Querner, U., (2003)
Migratory orientation of first-year white storks (*Ciconia ciconia*) inherited information and social interactions
The journal of experimental biology, **207** : 937-943.

6. Couzens, D., (2005)
Bird migration
Londres : **New Holland Publishers**, 136 p.

7. Cristol, D., Reynolds, E., Leclerc, J., Donner, A., Fanabaugh, C., Ziegenfus, C., (2003)
Migratory dark-eye juncos, *Junco hyemalis*, have better spatial memory and denser hippocampal neurons than migratory nonmigrants conspecifies
Animal behaviour, **66** : 317-328.

8. Doctrinal, D., 29 Juin 2004,
Rôle des oiseaux réservoirs dans la propagation du virus West Nile en Camargue : exemple du Héron gardeboeufs (*Bubulcus ibis*)
Master Ingénierie pour la Santé et le Médicament, Spécialité Méthodes de Recherche en Environnement et Santé.
Grenoble : **Université Jacques Fourier**, 56 p.

9. Dorst, J., (1955)
Les migrations des oiseaux
Paris : **Petite bibliothèque Payot**, 109 p.

10. Dupuis, A., Marra, P., Kramer, L., (2003)
Serologic evidence of West Nile virus transmission, Jamaïca, West Indies
Emerging infectious diseases, **9** : 888-895.

11. Felix, J., (1985)
Les oiseaux d'Europe
Paris : **Gründ**, 320 p.

12. Gaidet, N., Cattoli, G., Hammoumi, S., Newman, S., H., Hagemeijer, W., Takekawa, J., Y., Cappelle, J., Dodman, T., Joannis, T., Gil, P., Monne, I., Fusaro, A., Capua, I., Manu, S., Micheloni, P., Ottosson, U., Mshelbwala, J., H., Lubroth, J., Domenech, J., Monicat, F., (2003)
Evidence of Infection by H5N2 Highly Pathogenic Avian Influenza Viruses in Healthy Wild Waterfowl
Plos one : revue en ligne consultée le 19 Mai 2009

13. Goss-Custard, J.D., Stillman, R.A., West, A.D., Caldow, R.WG., McGraty, T.S., (2002)
Carrying capacity in overwinting migratory birds
Biological conservation, **105** : 27-41.

14. Gudmunsson, G., Sandberg, R., (2000)
Sanderlings (*Calidris alba*) have a magnetic compass : orientation experiments during spring migration in Iceland
The journal of experimental biology, **203** : 3137-3144.

15. Gugliemo, C., Haunerland, N., Hochachka, P., Williams, T., (2002)
Seasonal dynamics of flight muscle fatty acid binding protein and catabolic enzymes in a migratory shorebird
American journal of physiology, **282** : 1405-1413.

16. Gugliemo, C., Piersma, T., Williams, T., (2001)
A sport-physiological perspective on bird migration evidence for flight-induced muscle damage
The journal of experimental biology, **204** : 2683-2690.

17. Gwinner, E., (2003)
Circannual rythms in birds
Current opinion in neurobiology, **13** : 770-778.

18. Gwinner, E., Brandstätter, R., (2001)
Complex bird clocks
Proceedings of the Royal society, **356** : 1801-1810.

19. Les animaux sauvages. Les migrations (1992)
Paris : **Société des périodiques Larousse**, n.p.

20. Healy, S.D., Gwinner, E., Krebs, J.R., (1996)
Hippocampal volume in migratory and non-migratory wablers : effects of age and experience
Behavourial brain research, **81** : 61-68.

21. Hendenström, A., Alerstam, T., (1997)
Optimum fuel loads in migratory birds : distinguishing between time and energy minimization
Journal of theoric biology, **189** : 227-234.

22. Hintz, J., (2000)
The hormonal regulation of premigratory fat deposition and winter fattening in red-winged blackbirds
Comparative biochemestry and physiology, **125** : 239-249.

23. Jenni, L., Kery, M., (2003)
Timing of autumn bird migration under climate change : advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants
The Royal society, **270** : 1467-1471.

24. Jenni-Eiermann, S., Jenni, L., Kirst, A., Lindström, A., Piersma, T., Visser, G., (2001)
Fuel use and metabolic response to endurance exercise : a wind tunnel study of a long – distance migrant shorebird
The journal of experimental biology, **205** : 2453-2460.

25. Jenni-Eiermann, S., Jenni, L., Piersma. T., (2002)
Plasma metabolites reflect seasonnally changing metabolic processes in a long-distance migrant shorebird (*Calidris canutus*)
Zoology, **105** : 239-246.

26. Jourdain, E., (2006)
Oiseaux sauvages et virus West Nile : étude éco-épidémiologique en Camargue
Grenoble : Université Jacques Fourier, 204 p.

27. Kullberg, C., Lind, J., Fransson, T., Jakobsson, S., Vallin, A., (2003)
Magnetic cues and time of season affect fuel deposition in migratory thrush nightingales (*Luscinia luscinia*)
Proceedings of the royal society B : Biological sciences, **270** : 373-378.

28. Leimineau, S., Guyomarc'h, C., (2000)
Circadian rhythm of activity during the annual phases in the european quail, *Coturnix coturnix*
Life science, **323** : 793-799.

29. Lvov, D.K., Yamnikova, S.S., Gambaryan, A.S., Fedyakina, I.T., Matisovich, M.N., (2001)
Isolation of Influenza viruses from wild birds in the Volga river basin and in the North Caspian region
International congress series, **1219** : 251-258.

30. Malkinson, M., Banet, C., Weisman, Y., Pokamunski, S., King, R., Drouet, M-T., Deubel, V., (2002)
Introduction of West Nile virus in the middle East by migratory white storks
Emerging infectious diseases, **8** : n°4.

31. Marshall, A., J., (1960)
Biology and comparative physiology of birds
Academic press of New York and London, 343 p.

32. Martrenchar, A., (1986)
Le sens de l'orientation chez les oiseaux migrateurs
Toulouse : Thèse de doctorat vétérinaire, 224 p.

33. Mcwilliams, S., Karasov, W., (2001)
Phenotypic flexibility in digestive systyem sructure and function in migratory birds and its ecological signifiance
Comparative biochemestry and physiology, **128** : 579-593.

34. Mouritsen, H., (2001)
Navigation in birds and other animals
Image and vision computing, **19** : 713-731.

35. Mouritsen, H., Mouritsen, O., (2000)
A mathematical expectation model for bird navigation based on the clock-and-compass strategy
Journal of theoric biology, **207** : 283-291.

36. Mouritsen, H., Ritz, T., (2005)
Magnetorecption and its use in bird navigation
Current opinion in neurobiology, **15** : 406-414.

37. Pennycuick, C.J., (2001)
Speeds and wing beat frequency of migrating birds compared with calculated benchmarks
The journal of experimental biology, **204** : 3283-3294.

38. Phalen, D., Dahlausen, B., (2004)
West Nile virus
Seminars in Avian and exotic pet medicine, **13** : 67-78.

39. Pierce, B., McWilliams, S., O'Connor, T., Place, A., Gugliemo, C., (2005)
Effect of dietary fatty acid composition on depot fat and exercise performance in a migratory song-bird, the Red-eyed vireo (*Vireo olivacaeous*)
The journal of experimental biology, **208** : 1277-1285.

40. Pierce, B.J., McWilliams, S., Place, A., Huguenin, M., (2004)
Diet preferences for specific fatty acid and their effect on composition of fat reserve in migratory Red-eyed vireos (*Vireo olivacaeous*)
Comparative biochemestry and physiology, **138** : 503-514.

41. Piersma, T., Reneerkens, J., Ramenofsky. M., (2000)
Baseline corticosterone peaks in shorebirds with maximal energy stores for migration : a general premigratory mechanism for rapid behavourial and metabolic transitions ?
General and comparative endocrinology, **120** : 118-126.

42. Ramenofsky, M., Savard, R., Greenwood, M.R.C., (1999)
Seasonal and diet transitions in physiology and behaviour in the migratory dark-eyed junco
Comparative biochemestry and pysiology, **122** : 385-397.

43. Rappole, J., Derrickson, S.R., Hubalek, Z., (2000)
Migratory birds and spread of West Nile virus in the Western Hemisphere
Emerging infectious diseases, **6** : n°4

44. Reed, K., Meece, J., Henkel, J., Shukla, S., (2003)
Birds, migration and emerging zoonoses : West Nile virus, Lyme disease, Influenza A and Enteropathogens
Clinical medicine and research, **1** : 5-12.

45. Romero, L., Ramenofsky, M., Wingfield, J., (1997)
Season and migration alters the corticosterone response to capture and handling in a arctic migrant, the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophorys gambelli*)
Comparative biochemestry and physiology, **11** : 171-177.

46. Sandberg, R., Bäckman, J., Moore, F., Löhmes, M., (2000)
Magnetic information calibrates celestial cues during migration
Animal behaviour, **60** : 456-462.

47. Schwilch, R., Grattarola, A., Spina, F., Jenni, L., (2002)
Protein loss during long-distance migratory flignt in passerine birds : adaptation and constraint
The Journal of experimental biology, **205** : 687-695.

48. Shmueli, M., Ishaki, I., Zinder, G., Arad, Z., (2000)
The physiological state of capture and migrating Great White Pelicans (*Pelecanus onocrolatus*) revealed by their blood chemestry
Comparative biochemestry and physiology, **125** : 25-32.

49. Swayne, D., E., (2008)
Avian influenza
Ames : Blackwell publishing, 605 p.

50. Vialleton, L., (1924)
Membres et ceintures des Vertébrés Tétrapodes

51. Van Gils, J., A., Munster, V., J., Radersma, R., Liefhebber, D., Fouchier, R., A., Klaassen M., (2007)
Hampered Foraging and Migratory Performance in Swans Infected with Low-Pathogenic Avian Influenza A Virus
Plos one : Revue scientifique en ligne (Consulté le 18 Mai 2009)

52. Verner, P., Able, P.K., (2002)
Maps in birds : representationnal mechanisms and neural bases
Current opinion in neurobiology, **12** : 745-750.

53. Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H., Wiltschko, R., (2002)
Magnetic orientation in birds : non-compass responses under monochromatic light or increase intensity
Animal behaviour, **46** : 131-139.

54. Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H., Wiltschko, R., (2001)
Orientation in migratory birds : time associated relearning of celestial cues
Animal behaviour, **62** : 245-250.

55. Wiltschko, R., Wiltschko, W., (2003)
Avian navigation : from historical to modern concepts
Animal behaviour, **65** : 257-272.

56. Wassenaar, L., Hobson, K., (2001)
A stable-isotope approach to delineate geographical catchment areas of avian migration monitoring stations in North America.
Environmental science & technology, **35** :1845-1850.

57. Zeller, H.G., Murgue, B., (2001)
Rôle des oiseaux migrateurs dans l'épidémiologie du virus West Nile
Médecine et Maladies infectieuses, **31** : 168-174.

Références internet

58. Site officiel de l'OMS (Organisation Mondiale de la Santé)
(Consulté le 28 Septembre 2009)

www.who.int/fr/

59. Site officiel de l'OIE (Office International sur les Epizooties)
(Consulté le 28 Septembre 2009)

www.oie.int/

60. Site internet sur le vol des oiseaux (Consulté le 12 Août 2007)

www.lys-nature.dafun.com/modules

61. Site sur le parcours migratoire du monarque (Consulté le 12 Août 2009)

www.monarchwatch.org

62. Site sur le parcours migratoire de la cigogne blanche (*Ciconia ciconia*)
(Consulté le 24 Septembre 2009)

www.storch-schweiz.ch/

63. Site sur le parcours migratoire de la sterne arctique (*Sterna paradisaea*)
(Consulté le 24 Septembre 2009)

http://44.svt.free.fr

NOM PRENOM : BRISBOIS Laurent

TITRE : Les migrations longue distance chez les oiseaux : phénologie et intérêt épidémiologique

Thèse Vétérinaire : Lyon, le 11 Décembre 2009

RESUME : La migration constitue un impératif pour de nombreuses espèces animales, en particulier chez les oiseaux. Cette thèse s'intéresse aux adaptations physiologiques et anatomiques chez les oiseaux parcourant de longues distances. Par ailleurs, nous nous intéressons également à l'épidémiologie du virus de l'encéphalite West Nile et du virus Influenza aviaire, pour comprendre le rôle de ces oiseaux migrateurs dans la propagation de ces maladies.

MOTS CLES :

- **Migration**
- **Oiseaux**
- **Phénologie**
- **Epidémiologie**

JURY :

Président :	Monsieur le Professeur Michel BERLAND
1er Assesseur :	Monsieur le Professeur Marc ARTOIS
2ème Assesseur :	Monsieur le Professeur Philippe BERNY

DATE DE SOUTENANCE :

Le 11 Décembre 2009

ADRESSE DE L'AUTEUR :

15, Avenue de Lyon
01960 PERONNAS