

Les migrations des oiseaux : voyages dans l'espace et le temps

Autor(en): **Heeb, Philipp**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **81 (1992)**

Heft 1

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-279864>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.



Les migrations des oiseaux: voyages dans l'espace et le temps

par

Philipp HEEB¹

Summary.—HEEB P., 1992. Birds Migrations: Travels in Time and Space. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 81: 153-180.

Since Dr Depierre wrote his notes in the first volume of the «Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles» on the bird migrations in the canton de Vaud, our knowledge of bird movements has greatly increased. This paper reviews some of the most significant advances that have taken place in the different fields from which bird migration has been studied. It describes the methods used, the types of migration, the function and evolution of migration, the physiological and flight performances and finally the genetic basis of migration. The subjects of bird orientation and navigation are briefly discussed.

Key-words: Bird migrations

Résumé.—HEEB P., 1992. Les migrations des oiseaux: voyages dans l'espace et le temps. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 81: 153-180.

Les connaissances sur les migrations chez les oiseaux ont énormément progressé depuis la parution du premier volume du «Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles» en 1846. Dans cet article, je présente de façon non exhaustive les connaissances actuelles et les progrès récents qui ont été réalisés dans l'étude des migrations des oiseaux. L'article décrit successivement les méthodes utilisées, les types de migrations observées, les fonctions et l'évolution des migrations, les bases physiologiques et les performances de vol et finalement, les bases génétiques de la migration. L'orientation et la navigation des oiseaux ont aussi fait l'objet de nombreuses études, et ne seront abordées ici que de façon très succincte.

¹*Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale, Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne.*

Adresse actuelle: Zoologisches Institut, Universität Bern, Ethologisches Station Hasli, CH-3032 Hinterkappelen.

1. INTRODUCTION

En 1846, paraissait le premier volume du «Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles». Le Dr Depierre y a fait publier une note concernant «*le passage périodique et accidentel des oiseaux d'Europe*» (DEPIERRE 1842); il y présentait des généralités sur les migrations des oiseaux et les facteurs qui peuvent les influencer. Dans trois notes ultérieures (DEPIERRE 1843a, 1843b, 1845), il présenta respectivement les différentes espèces de rapaces observées dans le canton de Vaud ainsi que les dates d'arrivée et de départ des oiseaux migrants.

Certains passages écrits par DEPIERRE nous éclairent sur la façon dont on étudiait les oiseaux à cette époque. L'observation directe s'accompagnait le plus souvent de collections de spécimens. Par exemple, lorsqu'il parle du Faucon kobez, *Falco vespertinus*, DEPIERRE (1842) écrit: «*Il y a une dizaine (sic) d'années, à la fin de Mai, une troupe de ces jolis oiseaux séjourna quelques temps dans les environs d'Echallens; ils étaient sans défiance et tellement familiers qu'on aurait pu les tuer jusqu'au dernier; on en prit des vivants*».

Aujourd'hui on sait que le Faucon kobez est une espèce qui niche en Russie et en Europe orientale et qui migre vers le sud de l'Afrique en passant par la Roumanie et la Méditerranée orientale. Lors de la migration de printemps les oiseaux remontent en suivant un tracé situé plus à l'ouest de l'Afrique, et de grands passages ont été observés au Nigeria. Ensuite, les oiseaux traversent la Méditerranée puis survolent l'Europe et les premiers oiseaux arrivent en Ukraine vers la mi-avril. Le Faucon kobez complète ainsi une grande migration en boucle, et ceux qui sont observés en Suisse ne font que passer vers de plus hautes latitudes (GENSBØL 1988).

En lisant les notes de DEPIERRE, on constate qu'un certain nombre d'espèces sont devenues rares ou même, dans certains cas, ont complètement disparu du canton de Vaud. En 1842, il n'était pas rare de voir des Aigles royaux, *Aquila chrysaetos*, dans les environs d'Aigle et de Bex. DEPIERRE mentionne que le Gypaète barbu, *Gypaetus barbatus*, devenait de plus en plus rare à cause de la collecte de spécimens. Au début de ce siècle, le gypaète a effectivement disparu de plusieurs régions des Alpes, à la suite d'une élimination sans discernement due à la chasse et aux empoisonnements. Pour remédier à cette situation, une campagne de réintroduction du gypaète a été mise sur pied, cette dernière décennie, dans les Pyrénées et les Alpes.

Depuis les âges les plus reculés, l'homme a été conscient que les oiseaux migraient. Les anciens voyaient dans les cycles des oiseaux une indication des saisons; les invasions de certaines espèces étaient vues comme annonciatrices de futures catastrophes. C'est dans l'antiquité déjà que les premières observations écrites sur la migration ont été faites. Le premier à aborder le problème fut Aristote qui observa que certains grands oiseaux comme la Grue cendrée, *Grus grus*, migraient en automne depuis les plaines d'Asie mineure et allaient passer l'hiver dans la vallée du Nil. Aristote pensait aussi que certains petits oiseaux comme les hirondelles et les alouettes hibernaient au fond de la vase des étangs et se réveillaient à la belle saison (DORST 1962). Les idées d'Aristote sur la migration eurent une profonde influence qui se prolongea jusqu'au début du XVII^e siècle, et durant longtemps, les débats se centrèrent sur la question de l'hibernation des oiseaux.

Le mythe de l'hibernation des oiseaux a été maintenu à travers les siècles par des anecdotes rapportant que des oiseaux trouvés inanimés par le froid revenaient à la vie lorsqu'ils étaient réchauffés. Il s'agissait alors certainement d'exemples d'hypothermie due au froid et non pas d'hibernation à proprement parler. A ce jour, un seul cas d'hibernation a été confirmé chez les oiseaux: il s'agit d'un Engoulevent nord-américain, *Phalaenoptilus nuttali*, qui passe l'hiver dans des crevasses de rochers (GILL 1990). Il aura fallu que des voyageurs observent directement le phénomène de la migration et rencontrent les espèces qui disparaissent d'Europe en automne sous de plus basses latitudes pour que l'idée de l'hibernation perde de sa crédibilité (DORST 1962).

La situation confuse existant sur les migrations avant le XVIII^e siècle est pour beaucoup due à un manque de rigueur méthodologique. Ceci empêcha l'obtention des observations nécessaires et le développement de tests valables. C'est surtout au cours de ce siècle que l'étude des migrations a pris beaucoup d'ampleur et que les progrès les plus tangibles ont été faits. Le phénomène des migrations a été placé dans le contexte de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle proposée par Darwin (LACK 1968, BAKER 1982). Actuellement, les caractéristiques des migrations sont considérées du point de vue adaptatif, au niveau de l'individu, sur lequel agit la sélection naturelle (ALERSTAM 1981). Le développement de nouvelles techniques d'observation ainsi que l'utilisation de l'approche expérimentale en laboratoire ont permis de mieux comprendre les mécanismes et les facteurs déterminant le comportement migratoire.

Les premières définitions données pour les migrations parlent de mouvements de populations ayant lieu à des moments prévisibles, chaque année, entre la zone de reproduction et une ou plusieurs zones d'hivernage. Les autres mouvements, qui n'incluent pas un retour obligatoire ou des directions préférentielles, ont été définies comme «dispersion», «nomadisme», «émigrations» et «invasions» (DORST 1962). Cependant, les fonctions de tous ces mouvements peuvent être similaires: ils permettent l'exploitation de zones géographiques différentes, à divers moments du cycle annuel, en réponse aux changements saisonniers dans l'environnement. Les migrations pourraient donc être définies au sens large comme l'ensemble des mouvements conduisant à un changement du domaine vital d'un individu (BAKER 1982).

Depuis longtemps, il a été observé qu'une même espèce peut avoir un comportement migratoire différent selon l'endroit où elle se trouve. Ainsi, il peut y avoir des populations résidentes dont les individus passent toute l'année au même endroit; des populations totalement migratrices et des populations avec une migration partielle où seulement certains individus migrent (fig. 1).

La migration ne représente qu'une des phases essentielles du cycle annuel des oiseaux; elle est en relation avec la reproduction et la mue. Les études sur les migrations ont eu comme but de comprendre tous les facteurs influençant le déterminisme et le contrôle des déplacements migratoires. Pour essayer de déterminer les mécanismes internes impliqués dans ces migrations, l'étude des changements physiologiques et comportementaux intervenant dans la préparation de la migration a reçu une attention particulière. Les biologistes ont réussi à mettre en évidence des rythmes internes qui contrôlent le comportement migratoire et qui mettent en marche les mécanismes physiologiques avant et pendant la migration (GWINNER 1977, 1990). Les bases génétiques de la migration ont été étudiées au cours des dernières vingt

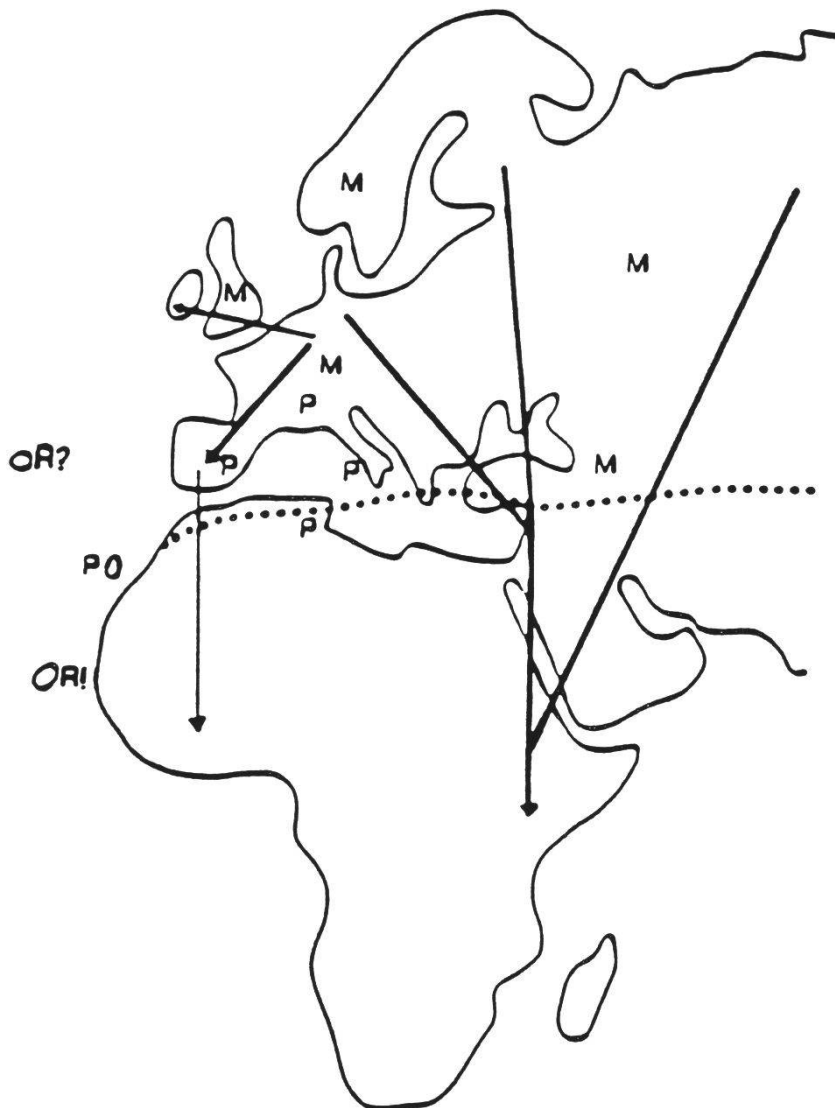


Figure 1.—La Fauvette à tête noire, *Sylvia atricapilla*, niche en Europe jusqu'au 69° de latitude et en Afrique de l'Ouest jusqu'au 15° de latitude (sur les îles du Cap Vert). Certaines populations sont exclusivement migratrices (M), partiellement migratrices (P) ou (probablement) résidentes (R?, R). Les lignes épaisses fléchées indiquent les routes de migrations principales (vers les quartiers d'hiver Africains et Méditerranéens), les lignes fines montrent les routes secondaires (vers les quartiers d'hiver en Afrique de l'Ouest, l'Angleterre et l'Irlande), la ligne pointillée indique la limite sud de la zone continentale de reproduction (d'après BERTHOLD 1988).

années (BERTHOLD 1988, 1991, BIEBACH 1983). A partir des connaissances acquises sur l'aérodynamisme du vol, et sur l'énergie dont disposent les oiseaux lors de leur migrations, il a été possible de construire des modèles théoriques permettant de faire des prédictions sur la façon optimale de migrer (ALERSTAM et LINDSTRÖM 1990, ALERSTAM 1981, 1991). D'autres études se sont intéressées aux facteurs écologiques et climatiques qui affectent la façon dont les oiseaux poursuivent leur migration (ALERSTAM 1981, BRUDERER et JENNI 1990, RICHARDSON 1990).

2. MÉTHODES D'ÉTUDE DES MIGRATIONS

C'est au cours de la dernière moitié de ce siècle que les méthodes d'étude des migrations se sont développées. Selon la question à laquelle le chercheur essaie de répondre, il aura recours à l'une ou l'autre des différentes méthodes à disposition (CAMPBELL et LACK 1985).

2.1. Observations directes

a.—Les premières données sur les migrations des oiseaux ont été obtenues grâce à des observations directes, d'abord à l'œil nu, puis au moyen de jumelles et de télescopes. Cette méthode est encore utilisée, particulièrement aux endroits où il y a une forte concentration de migrateurs diurnes. Elle permet d'établir le temps et le mode de passage des oiseaux, de recenser le nombre d'individus et d'espèces. Cependant, l'observation directe peut être biaisée par le fait que les directions des vols à basse altitude peuvent être influencées par la topographie et le vent, et peuvent donc changer fréquemment. En outre, par temps clément ou vent favorable, les oiseaux peuvent voler trop haut pour être observables. Au moyen de simples observations il est possible de déterminer certaines caractéristiques importantes sur les migrations; ainsi DORKA (1966) a pu comparer les passages des oiseaux migrateurs sur les cols de Cou et de Bretolet au Valais. Il a pu mettre en évidence des différences dans les modes de passage entre les migrateurs qui vont jusqu'en Afrique et ceux qui migrent jusqu'au sud de l'Europe. Dorka a aussi pu observer que l'heure de passage des oiseaux dépend en partie de leur régime alimentaire.

b.—Sur le continent Nord-Américain, le nombre de nuits où le disque lunaire est visible est plus élevé qu'en Europe. Il est possible, en observant la lune durant de longues heures, de compter le nombre d'oiseaux qui passent devant elle; ceci permet d'étudier les migrations nocturnes. Des observateurs expérimentés arrivent à déterminer la direction du vol et l'espèce dont il s'agit. Une limite de cette méthode est de n'être utilisable que durant les nuits où le disque est assez grand pour permettre de voir les oiseaux en contre-jour. Lors des migrations nocturnes, certaines espèces émettent des cris spécifiques; ces cris permettent aux observateurs d'avoir une idée des espèces qui les survolent durant les nuits sans lune.

c.—Les saisons de la migration peuvent être établies en notant les dates d'arrivée et de départ aux sites de reproduction et d'hivernage. Cette méthode a été utilisée par DEPIERRE lors du passage de migrateurs dans le canton de Vaud en 1842. C'est ainsi qu'il a observé que l'Hirondelle de cheminée, *Hirundo rustica*, est arrivée le 26 mars puis est repartie le 3 novembre. Cette méthode permet de déterminer la longueur du séjour ou du passage d'une espèce à un endroit particulier, mais elle ne permet pas d'estimer les effectifs d'une espèce de passage.

2.2. Marquage d'oiseaux

a.—Une méthode qui c'est révélée très importante pour la connaissance des mœurs migratoires est le marquage des oiseaux. En marquant de grandes quantités d'oiseaux au moyen de peinture, de bagues de couleurs ou de bagues en métal numérotées il a été possible d'obtenir une information considérable sur les routes de migration, l'origine et la destination des oiseaux, leur mortalité et leur fidélité au lieu de nidification, repos et hivernage. D'une façon moins précise, le baguage peut fournir une information sur le déroulement dans le temps de ces mouvements. Vu le manque de régularité et d'exactitude de certains rapports concernant des bagues retrouvées, les résultats doivent être interprétés avec prudence (DORST 1962). Le baguage permet surtout d'individualiser chaque oiseau. Grâce aux différents paramètres biométriques mesurés sur chaque oiseau lors du baguage (p. ex. poids, état de la mue, dépôt adipeux, longueur de l'aile, âge, sexe etc.) il sera possible d'élucider certains facteurs morphologiques qui interviennent lors de la migration. C'est grâce à de telles mesures que WINKLER et LEISLER (1992) ont pu suggérer que plusieurs caractères du système locomoteur liés à la performance du vol influencent et sont influencés par la migration. Par exemple, ces deux auteurs ont montré que les passereaux migrants ont des ailes plus longues et plus fines que les passereaux résidents.

Actuellement, des milliers d'oiseaux sont bagués chaque année au nid lorsqu'ils sont jeunes ou lors de captures au filet. Le baguage permet de savoir combien de temps les passereaux migrants restent sur leurs lieux de repos, comme par exemple lors de la traversée du Sahara (BARLEIN 1988). Dans le cadre d'une étude sur la migration des oiseaux à travers les Alpes, une campagne de baguement a été entreprise au col de Jaman sur Montreux (VD, 1580 m) durant l'automne 1991 (Tableau 1). Le nombre d'espèces et la proportion de passereaux bagués à Jaman sont bien représentatifs pour les cols alpins. Un Gobemouche noir, *Ficedula hypoleuca*, capturé le 25 septembre 1991 à Jaman, avait été bagué sur une île danoise de la mer Baltique le 17 septembre 1991; ce déplacement de 1140 km représente une performance journalière moyenne de 140 km (Maumary comm. pers.).

b.—La miniaturisation des éléments électroniques a permis d'attacher des émetteurs radio aux oiseaux et d'obtenir une information détaillée sur les mouvements d'un individu. Il est maintenant possible de construire des émetteurs assez légers pour des petits passereaux, cependant le signal délivré par ceux-ci est faible et ne permet de les repérer qu'à une faible distance. En général, le poids de l'appareil ne doit pas dépasser quelques pour cent du poids total de l'oiseau. Grâce à l'utilisation d'émetteurs captés par les satellites (système ARGOS) on a récemment pu étudier le mouvement de grands oiseaux sur d'énormes distances. Cette technique a permis à deux chercheurs français de suivre les déplacements de plusieurs Albatros hurleurs, *Diomedea exulans*, dans le sud-ouest de l'Océan Indien durant leur période de reproduction (JOUVENTIN et WEIMERSKIRCH 1990). Ils ont observé que ces grands oiseaux parcouraient entre 3600 et 15'000 kilomètres en un seul voyage d'une durée de 14 à 33 jours, et qu'ils venaient ensuite relayer leur partenaire qui incubait les œufs sur le nid. Bien que l'exemple des Albatros ne concerne pas la migration directement, cette technique a déjà été utilisée pour étudier la migration des Cigognes et des Cygnes (Jenni comm. pers.).

Tableau 1.—Liste et effectifs des espèces baguées au col de Jaman sur Montreux (VD, 1580 m), du début août à fin octobre 1991. Nombre total d'oiseaux bagués = 2978. N = migrateur nocturne, D = migrateur diurne, D+N = migrateur diurne et nocturne, D+n = migrateur principalement diurne, d+N = migrateur principalement nocturne, * = espèces qui ne font pas d'invasions en Suisse, leurs déplacements concernent la dispersion des jeunes ou des mouvements sur de courtes distances (ceci est aussi valable pour les oiseaux résidents). Le regroupement des espèces dans les différentes catégories n'est utile qu'à titre indicatif car le statut d'une espèce peut changer pour différentes populations.

Migrateurs au long cours.

<u>Espèce</u>	<u>Effectif</u>	
Coucou gris	1	d + N
Hirondelle de cheminée	1	D
Hirondelle de fenêtre	1	D
Hirondelle de rivage	1	D
Rossignol philomèle	4	N
Rossignol progré	1	N
Gorgebleue	1	N
Rougequeue à front blanc	48	N
Traquet tarier	17	N
Traquet motteux	27	N
Locustelle tachetée	6	N
Rousserolle effarvate	1	N
Hypolais icterine	4	N
Fauvette des jardins	41	N
Fauvette grisette	4	N
Fauvette babillarde	1	N
Pouillot fitis	37	N
Pouillot siffleur	1	N
Gobemouche noir	65	N
Gobemouche gris	5	N
Pipit des arbres	30	D + n
Bergeronnette printanière	7	D + n
Bruant ortolan	2	D + N
Total:	306	

Migrateurs partiels et de courtes distances.

<u>Espèce</u>	<u>Effectif</u>	
Faucon crécerelle	1	D
Epervier	3	D
Pigeon ramier	1	D
Alouette des champs	1	D + N
Troglodyte	3	D + N
Rougegorge	363	N
Rougequeue noir	33	d + N
Merle noir	33	D + N
Merle à plastron	24	D + N
Grive litorne	8	D
Grive mauvis	1	N
Grive musicienne	82	N
Grive draine	9	D
Fauvette à tête noire	41	N
Pouillot véloce	37	N
Roitelet huppé	15	d + N
Roitelet triple-bandeau	19	N
Accenteur mouchet	59	D
Pipit farlouse	23	D
Pipit spioncelle	116	D
Bergeronnette grise	2	D
Bergeronnette des ruisseaux	3	D
Etourneau	3	D + N
Verdier	2	D
Chardonneret	159	D
Tarin des aulnes	153	D
Linotte mélodieuse	11	D
Sizerin flammé	2	D
Venturon montagnard	42	D
Serin cini	68	D
Bouvreuil pivoine	181	D
Pinson des arbres	913	D
Pinson du nord	67	D
Bruant jaune	1	D
Bruant fou	1	D
Total:	2480	

Oiseaux sédentaires

<u>Espèce</u>	<u>Effectif</u>
Chouette hulotte	1
Pic épeiche	3
Mésange huppée	3
Mésange boréale	19
Mésange charbonnière	8
Sittelle	3
Grimpereau des bois	4
Total:	41

Mouvements erratiques

<u>Espèce</u>	<u>Effectif</u>
Hibou moyen-duc	5 N *
Chouette de Tengmalm	6 N *
Pic noir	2 D *
Cassenoix	10 D *
Geai	3 D
Beccroisé des sapins	72 D
Mésange bleue	5 D
Mésange à longue queue	12 D
Mésange noire	33 D
Total:	148

2.3. Utilisation du radar

L'apparition du radar a rendu possible l'étude du comportement des oiseaux migrateurs en vol, de jour comme de nuit. Cet instrument a surtout été utilisé pour déterminer les directions de vol, l'influence du temps sur le départ des migrations et le comportement de vol selon l'altitude et le vent (BRUDERER 1971). L'utilisation du radar a notamment permis d'étudier le comportement des migrateurs à l'approche de la barrière que représentent les Alpes (BRUDERER et JENNI 1990, BRUDERER et LIECHTI 1990).

2.4. Etudes en laboratoire

Plusieurs techniques de laboratoire ont été mises au point afin d'étudier le comportement des oiseaux durant la migration. Ces méthodes sont importantes pour l'étude des facteurs utilisés par les oiseaux pour leur navigation et leur orientation (EMLEN 1970, 1975, KEETON 1981). En gardant des oiseaux captifs dans des conditions contrôlées, les ornithologues ont pu réaliser des expériences mettant en évidence les mécanismes de préparation à la migration (GWINNER 1977, 1990), d'orientation et de navigation (EMLEN 1970, 1975, WILTSCHKO et WILTSCHKO 1988). Par ailleurs, le développement de méthodes d'élevage en captivité d'espèces migratrices a permis de déterminer les bases génétiques des différents mécanismes de la migration (BERTHOLD 1988, 1991, BIEBACH 1983).

3. TYPES DE MIGRATION

Il y a une très grande variation dans les types de migrations des différentes espèces d'oiseaux. Ces types vont changer selon les besoins écologiques de l'espèce, sa constitution morphologique et le type de vol qu'elle utilise pour ses déplacements. Différentes espèces ne migrent pas à la même heure du jour, ne fréquentent pas les mêmes routes ou ne migrent pas à la même période de l'année. Certaines espèces se déplacent invariablement chaque année, tandis que d'autres ne migrent que certaines années (DORST 1962, GILL 1990).

3.1. Migrations selon l'heure du jour

Grâce à des observations faites au radar, on a pu déterminer que la plupart des passereaux migrateurs au long cours, se déplaçant des régions tempérées ou arctiques vers des régions tropicales pour y passer l'hiver, partent une à deux heures après le coucher du soleil. Bien qu'ils volent la nuit et se posent le jour, sous certaines conditions (p.ex. traversée de la mer ou d'un désert), ils peuvent voler sans arrêt durant plusieurs jours. Beaucoup de ces passereaux migrateurs nocturnes sont insectivores durant la période de reproduction, mais peuvent changer de régime alimentaire et se nourrir de fruits durant leur migration et sur leur lieu d'hivernage (FRY 1992).

Quant aux migrateurs partiels et de courtes distances, ils migrent, pour la plupart, durant la journée: les départs ont souvent lieu peu avant le lever du soleil (Tableau 1). Contrairement aux migrateurs nocturnes, les migrateurs diurnes ne volent que quelques heures avant de se poser pour se nourrir. Ils se

nourrissent principalement de graines et de fruits. Les espèces qui s'alimentent d'insectes au vol, telles que les hirondelles ou les martinets, peuvent continuer leur migration tout en se nourrissant. Ceux qui utilisent le vol plané durant la majeure partie de leur migration, comme par exemple la Cigogne blanche, *Ciconia ciconia*, et le Milan noir, *Milvus migrans*, migrent en général au milieu de la journée quand les ascendances thermiques qui assistent leur vol sont les plus importants (ALERSTAM 1981). Les limicoles peuvent migrer à n'importe quelle heure de la journée car leurs activités dépendent souvent du rythme des marées: ils se nourrissent à marée basse sur les vasières.

La migration de nuit semble apporter certains avantages. Un de ceux-ci est lié à la possibilité d'utiliser les étoiles comme repères durant la navigation (EMLEN 1975). En volant la nuit, les oiseaux peuvent réduire les risques de prédation, en particulier à la fin du vol quand la vitesse des migrants est plus faible. De plus, en volant la nuit, les oiseaux ont à leur disposition les heures du jour pour se nourrir. Ceci peut avoir son importance pour les oiseaux insectivores (ALERSTAM et LINDSTÖM 1990). Finalement, les basses températures de la nuit peuvent permettre aux oiseaux de perdre plus facilement de la chaleur qui résulte de l'effort que représente le vol (DORKA 1966).

3.2. Populations ou individus qui migrent chaque année

Les mouvements migratoires les plus importants qui ont lieu chaque année dans l'hémisphère nord se font selon un axe plus ou moins nord-sud. La plupart des passereaux qui se reproduisent à de hautes latitudes dans le Paléarctique se déplacent vers les régions équatoriales d'Afrique durant l'automne, tandis que ceux qui nichent à l'est de la Sibérie migrent principalement vers l'Asie du Sud-Est (DORST 1962). MOREAU (1972) a estimé que cinq milliards d'oiseaux migrent en automne au-dessus de la Méditerranée vers l'Afrique. Certains limicoles du Groenland volent en direction du Sud-Est vers l'Europe, puis ensuite vers l'Afrique de l'Ouest et du Sud. Ceux de Sibérie se déplacent vers l'ouest de l'Europe en automne, puis certains migrent vers le sud en direction du Nord-Est de l'Afrique, tandis que d'autres vont voler au-dessus de la mer Caspienne puis aller jusqu'en Afrique du Sud (DORST 1962).

La plupart des oiseaux terrestres qui nichent à des latitudes moyennes ne migrent pas aussi loin au sud que ceux qui nichent à de plus hautes latitudes. En Europe de l'Ouest, la plupart des passereaux vont vers le sud et le sud-ouest en direction des lieux d'hivernage qui se trouvent sur les îles britanniques, la péninsule ibérique, les côtes et les îles méditerranéennes. Dans l'hémisphère sud, la plupart des espèces migratrices se déplacent vers le nord après la reproduction, mais peu d'espèces passent au-delà de l'Equateur et aucune espèce n'atteint la zone tempérée du nord. Sous les tropiques, il est difficile de faire des généralisations sur les directions de migration car beaucoup de mouvements sont associés à l'alternance entre saisons sèches et saisons des pluies. Ces saisons tropicales sont liées aux mouvements de masses d'air et aux pluies qui leur sont associées. Ces mouvements peuvent aller dans des directions opposées dans différentes parties des tropiques (DORST 1962).

Les espèces qui nichent dans les montagnes peuvent changer d'altitude durant l'hiver. La direction de ces mouvements va dépendre de l'alignement des montagnes. Dans les Alpes, des oiseaux comme l'Accenteur alpin, *Prunella collaris*, ou le Chocard à bec jaune, *Pyrrhocorax graculus*, descendent dans les vallées durant l'hiver et remontent au printemps.

L'organisation temporelle de la migration chez les espèces qui migrent chaque année dépend de leurs besoins alimentaires sur leur lieu de reproduction, des zones climatiques traversées et du déroulement d'autres événements comme la mue et la reproduction. Par exemple, les Faucons d'éléonore, *Falco elaeonora*, commencent à se reproduire seulement vers la mi-juillet, car ils vont nourrir leurs jeunes avec des oiseaux migrateurs capturés en automne au-dessus de la Méditerranée. Une fois leur reproduction terminée, ces faucons vont migrer vers les hauts plateaux de l'Afrique orientale, Madagascar, les îles Maurice, et celle de la Réunion (GENSBØL 1988).

Les ornithologues s'intéressent beaucoup aux différences apparaissant dans le déroulement des mouvements migratoires au sein d'une même espèce. Différentes populations d'une même espèce peuvent arriver au même endroit à des moments différents. Par exemple, les Bécasseaux variables, *Calidris alpina*, qui viennent de l'Islande et du Groenland pour aller vers le nord-ouest de l'Afrique, passent à travers les îles britanniques en août et septembre. Ceux qui viennent du nord de la Russie pour passer l'hiver sur les côtes le long des îles britanniques arrivent à partir de la mi-septembre. La séparation dans le temps ou dans l'espace de plusieurs populations d'une même espèce en hiver est généralement considérée comme étant un mécanisme permettant d'éviter ou de réduire la compétition (DRENT et PIERSMA 1990).

D'autres raisons ont été avancées pour expliquer ces variations. Les jeunes oiseaux peuvent partir plusieurs semaines après leurs parents, ceci, particulièrement chez les espèces où les parents abandonnent leurs jeunes peu après l'éclosion (par ex. le Pluvier argenté, *Pluvialis squatarola*). Les jeunes Coucous, *Cuculus canorus*, migrent plus tard que leurs parents. Les mâles et les femelles d'une même espèce peuvent migrer à des moments différents, comme c'est le cas chez beaucoup de limicoles et certains Anatidés. Le mâle de l'Eider à duvet, *Somateria mollissima*, ne participe pas à l'élevage des jeunes et une fois que la femelle a commencé à incuber les œufs, il migre vers l'endroit où il va muer. Les jeunes des nichées tardives dans l'année peuvent migrer après les jeunes des premières nichées. C'est le cas des jeunes de la deuxième nichée de l'Hirondelle de fenêtre, *Delichon urbica*, qui ne sortent du nid que vers septembre. Les oiseaux qui n'ont qu'une seule ponte par saison et qui ont raté leur essai de reproduction peuvent migrer avant les autres. On a observé ceci chez les Tadornes de belon, *Tadorna tadorna*, qui migrent vers leur lieu de mue au nord-ouest de l'Europe.

La durée de passage d'une espèce à un certain endroit peut aussi être influencée par la durée de la ponte au sein d'une population, les oiseaux qui se reproduisent pour la première fois commençant souvent à pondre plus tard que les autres. Chez la Barge rousse, *Limosa lapponica*, les oiseaux immatures vont non seulement migrer plus tard que les oiseaux plus âgés, mais vont aussi, dans certains cas, ne pas faire la migration de retour. Une équipe de biologistes hollandais a en effet observé que de nombreux jeunes limicoles d'une quinzaine d'espèces passent leur premier été sur le banc d'Arguin en

Mauritanie. Ce banc est un endroit d'hivernage très important pour les limicoles migrateurs (VAN DIJK *et al.* 1990). Ce phénomène est régulièrement observé chez certains migrateurs qui ne commencent à se reproduire que lors de leur 2^e ou 3^e année (par ex. la Cigogne blanche, le Balbuzard).

Chez les espèces où les mâles défendent un territoire ou un site de ponte durant la période de reproduction, ceux-ci retournent sur le lieu de reproduction avant les femelles. C'est le cas des Pouillots, Fauvettes, Gobemouches et de bien d'autres espèces.

Parmi les petits passereaux insectivores, on a observé qu'au sein d'une population certains individus migrent tandis que d'autres sont résidents. Il s'agit de migrateurs partiels obligatoires (BERTHOLD 1988). On trouve ces populations de migrateurs partiels à des latitudes intermédiaires (en Europe entre 40-65° N). La compétition intra-spécifique pour la nourriture, hors de la période de reproduction, semble être une des conditions nécessaires pour l'existence de la migration partielle et la proportion de migrateurs au sein d'une population semble augmenter avec la latitude ou avec une plus grande variabilité du climat en hiver (LUNDBERG 1988). Selon l'endroit où se trouve une espèce, certaines populations seront formées exclusivement d'individus migrateurs, de résidents ou d'une combinaison des deux (fig. 1). Les migrateurs partiels obligatoires tendent à migrer vers le sud plus tard en automne et retournent vers le nord plus tôt au printemps que les migrateurs au long cours qui nichent au même endroit.

3.3. Populations ou individus qui migrent seulement certaines années

Les mouvements des migrateurs partiels facultatifs varient selon la quantité de nourriture disponible, les conditions climatiques présentes en automne et la densité de la population (BERTHOLD 1988). Les Sizerins flammés, *Carduelis flamma*, de Grande Bretagne vont faire des déplacements plus ou moins importants selon la production des graines de bouleau dans leur zone de reproduction.

Certaines espèces sont caractérisées par des mouvements erratiques et des invasions: la proportion d'oiseaux abandonnant la zone de reproduction et la distance parcourue varient beaucoup d'année en année. Les invasions sont observées plutôt dans les régions du nord et elles se produisent en réponse à des variations annuelles et saisonnières de la nourriture. Elles sont associées à des ressources alimentaires sporadiques qui sont plus abondantes certaines années ou dans certaines régions. Typiquement, ces espèces ont des régimes alimentaires basés sur un ou deux types de nourriture qui fluctuent d'année en année. Parmi ces espèces on compte certains Fringillidés (comme le Bec-croisé des sapins, *Loxia curvirostra*), des oiseaux boréaux qui mangent des fruits (comme le Jaseur boréal, *Bombus garrulus*), certains rapaces qui dépendent de proies dont la densité fluctue cycliquement (par ex. la Chouette de tengmalm, *Aegolius funereus*). Au cours de l'hiver 1988-1989, un grand nombre de Jaseurs boréaux ont été observés un peu partout en Suisse. D'après SCHMID (1990), il s'agissait de la plus grande invasion de ces oiseaux au courant de ce siècle.

Les oiseaux envahisseurs ont des tendances directionnelles moins rigides que les autres oiseaux migrateurs. On peut se demander à quoi servent ces mouvements qui peuvent mener les oiseaux vers des destinations très variées

où ils n'ont aucune assurance de trouver les ressources dont ils auront besoin. Il semblerait que la valeur adaptative de l'émigration en masse réside dans la possibilité d'éviter le manque de nourriture. On a observé que les jeunes oiseaux prédominent dans les groupes envahissants et qu'il y a aussi souvent plus de femelles que de mâles. Ceci a permis de conclure que les invasions ont surtout lieu après de bonnes saisons de reproduction où le nombre d'individus présents augmente le niveau de la compétition intra-spécifique. Cependant on ne dispose que d'évidences partielles à ce sujet et pour le moment, on ne sait pas de façon certaine si c'est le manque de nourriture associé à une augmentation de la compétition intra-spécifique qui provoque ces invasions.

Les espèces qui se nourrissent au sol en enfonçant leur bec dans la vase, la terre humide ou en prenant des petites proies sur de l'herbe courte, peuvent se déplacer lors de l'apparition du gel. Ces migrateurs du mauvais temps, tel le Vanneau huppé, *Vanellus vanellus*, l'Alouette des champs, *Alauda arvensis*, et la Buse variable, *Buteo buteo*, se déplacent hors de zones où le sol est gelé. Lors d'hivers doux, ces mouvements n'ont pas lieu, ou alors sont déterminés par l'apparition du mauvais temps et des basses températures.

4. FONCTIONS DE LA MIGRATION

L'accumulation d'observations sur les différents types de migrations ne permet pas d'expliquer pourquoi elles existent. On sait qu'il doit y avoir de fortes pressions sélectives maintenant l'existence de ces longs déplacements qui peuvent être coûteux et dangereux (DORST 1962, LACK 1968, GILL 1990). Pour que la sélection naturelle maintienne les migrations, celles-ci doivent permettre aux oiseaux qui les effectuent d'obtenir un succès reproducteur total égal, ou plus élevé que les oiseaux résidents. D'une part, les migrations peuvent augmenter leurs chances de survie; d'autre part, elles peuvent permettre aux migrateurs de se reproduire à un endroit où il sera possible d'élever plus de jeunes que s'ils étaient restés, comme résidents, à un autre endroit. Chez certaines espèces, la migration permet la colonisation d'habitats où les individus ne pourraient survivre toute l'année. Des études ont montré qu'au sein d'une même population, les oiseaux migrateurs doivent balancer plusieurs facteurs importants qui sont: la mortalité durant la migration, la survie au cours de l'hiver et le succès reproducteur qui dépend, entre autres, de la date d'arrivée sur les lieux de reproduction. L'importance relative de ces facteurs sera différente selon le sexe et l'âge des individus (KETTERSON et NOLAN 1983).

Les oiseaux qui migrent à de hautes latitudes (i.e. en Arctique, Sibérie) ont à leur disposition plus d'heures de lumière pour obtenir la nourriture nécessaire à l'élevage de leur jeunes; ceci peut être important pour les espèces qui se nourrissent à vue comme les passereaux. Sous ces latitudes, il y a moins de mammifères prédateurs, ce qui peut être avantageux pour les espèces qui nichent sur le sol, les limicoles par exemple.

Plusieurs familles d'oiseaux dans lesquelles un des deux sexes n'aide pas à élever les jeunes présentent des «migrations de mue» (JEHL 1990). Ceci est le cas par exemple chez l'Eider à duvet et de nombreuses espèces de canards. Les Canards muent la plupart de leurs rémiges en même temps et sont

incapables de voler avant que les nouvelles plumes aient repoussé. Lors de la mue, ils se concentrent dans des endroits où la nourriture est abondante (par ex. dans des estuaires) et où ils sont à l'abri de prédateurs, en particulier des mammifères.

Chez les espèces qui vivent longtemps, les jeunes ont avantage à investir plus d'énergie dans leur survie au cours des premières années de leur vie et à n'investir que plus tard dans la reproduction. On a observé que chez la Mouette rieuse, *Larus ridibundus*, du centre et du nord de l'Europe, les jeunes migrent plus loin et recherchent des conditions plus clémentes que les adultes. De même, de nombreux jeunes limicoles passent l'été sur leur lieu d'hivernage en Afrique, sans devoir refaire le trajet jusqu'en Sibérie (VAN DIJK *et al.* 1990). Ces migrations différentielles liées à l'âge ont aussi été observées chez la Cigogne et le Balbuzard pêcheur, *Pandion haliaetus*.

Il semblerait que les oiseaux migrateurs ne peuvent pas entrer en compétition avec les oiseaux résidents sur les lieux d'hivernage et sont déplacés dans des habitats marginaux où les ressources sont moins prévisibles que dans les habitats utilisés par les résidents (TERBORGH 1989). Dans ces habitats marginaux, les ressources sont moins stables dans le temps et l'espace et pour remédier à cette instabilité, les oiseaux migrateurs doivent se déplacer souvent. On rencontre donc les oiseaux migrateurs dans des habitats où la nourriture est surabondante mais distribuée de façon erratique dans l'espace et dans le temps. Ces habitats sont probablement impropres à la reproduction.

5. EVOLUTION DES MIGRATIONS

DEPIERRE, dans sa note de 1842, n'est pas d'accord avec la plupart des naturalistes de l'époque qui voyaient l'origine des migrations dans les rigueurs du froid et le manque de nourriture obligeant les oiseaux à rechercher des climats plus tempérés. Pour lui «[...] *ce flux et reflux d'êtres vivants continuerait, parce qu'il a pour effet et peut-être pour cause de répandre les espèces sur toute la surface du globe*»; selon lui, les migrations serviraient à éviter l'extinction des espèces dont les effectifs auraient diminué à cause de la chasse par l'homme. Cette interprétation est malheureuse car elle fait intervenir une finalité dans les migrations et considère la chasse par l'homme comme un élément important dans l'évolution des migrations.

Les migrations des oiseaux ont dû évoluer de façon indépendante de nombreuses fois car elles sont présentes chez énormément d'espèces différentes. Les migrations telles que nous les connaissons actuellement ont certainement beaucoup changé depuis la fin de la dernière glaciation (il y a environ 10'000 ans). Contrairement à ce qui est généralement dit, les glaciations ne sont pas à l'origine des migrations. Elles ont surtout influencé les distances parcourues par les migrateurs. Par exemple, la zone de reproduction du Traquet motteux, *Ænanthe ænanthe*, s'est élargie du Paléarctique vers l'ouest jusqu'au Groenland et vers l'est jusqu'à l'Alaska en passant par la Sibérie; cependant, la zone d'hivernage est située en Afrique et les oiseaux des zones les plus éloignées rejoignent les oiseaux du Paléarctique lors de leur migration en automne. On peut considérer les voies empruntées par les traquets lors de leurs migrations comme un voyage dans le temps car

elles retracent les extensions de leurs zones de reproduction qui ont pris place lors du réchauffement post-glaciaire. Durant les glaciations de nombreuses espèces auraient été séparées en deux groupes distincts, l'un à l'est et l'autre dans l'ouest de la région méditerranéenne. Si cette séparation a duré assez longtemps, les deux groupes peuvent avoir évolué indépendamment pour former, après le retrait des glaciers, deux espèces distinctes avec des voies de migrations séparées. Ce scénario a été proposé pour l'évolution de la Fauvette grisette, *Sylvia communis*, et la Fauvette babillarde, *S. curruca*, (BRUDERER et JENNI 1988).

Chez les passereaux, les migrations vers des zones où ils ne se reproduisent pas ont eu lieu par la colonisation ou par le déplacement d'individus dans des habitats qui pourvoient assez de nourriture pour la survie d'individus nomades mais trop imprévisibles pour assurer leur reproduction. Cette migration est suivie de mouvements vers des latitudes moyennes et hautes où la quantité de nourriture à disposition durant certaines saisons est suffisamment grande et prévisible pour permettre la reproduction. On pourrait considérer les oiseaux migrants au long cours comme des oiseaux tropicaux qui se déplacent vers les hautes latitudes afin d'exploiter les ressources disponibles pour leur reproduction; une fois que celle-ci a eu lieu, ils retournent vers leurs quartiers d'hiver (STILES 1980).

MYERS (1980) propose que les bécasseaux d'Amérique du nord qui migrent vers les zones côtières d'Argentine n'arrivent pas à s'y reproduire car les très hautes densités de limicoles sur les lieux d'hivernage induiraient des interactions comportementales et compétitives ne permettant pas aux oiseaux d'y obtenir les ressources nécessaires. Les espèces de limicoles résidentes en Argentine sont taxonomiquement et écologiquement distinctes des migratrices; de ce fait elles n'entrent pas en compétition avec les migrants.

6. PHYSIOLOGIE DE LA MIGRATION

Les oiseaux migrants au long cours doivent se préparer pour les vols importants qui vont les conduire vers leur lieu d'hivernage, en subissant de profonds changements physiologiques, qui vont modifier leur morphologie et leur comportement (GWINNER 1977, 1990). Les chercheurs allemands, qui ont été parmi les premiers à étudier en détail les mécanismes de la migration, identifiaient deux phases distinctes. Il y a tout d'abord une préparation physiologique (*Zugdisposition*) qui va permettre l'accumulation d'énergie pour le vol migratoire. Lors de la deuxième phase, il y a des changements de comportement (*Zugstimmung*), nécessaires à l'initiation et au maintien du vol prolongé durant la migration. Ces deux phases peuvent se chevaucher chez les espèces qui commencent à migrer avec peu de réserves et parcourent de courtes étapes au début de leur migration. Ces changements comportementaux, qui dépendent d'une action hormonale, vont agir sur les rythmes journaliers et sur l'orientation des activités des oiseaux.

Lorsque l'on garde en captivité des oiseaux migrants la *Zugstimmung* sera perçue par les observateurs comme la *Zugunruhe* (ou agitation migratoire, fig. 2). Ce comportement est caractérisé par une intense activité lors de laquelle l'oiseau s'oriente dans sa direction de migration; puis, si l'oiseau est

dans une cage, il va essayer de s'envoler dans cette direction durant de nombreuses heures. Cette activité spécifique a beaucoup été utilisée lors d'études concernant l'orientation et la navigation chez les migrateurs (EMLEN 1970, 1975).

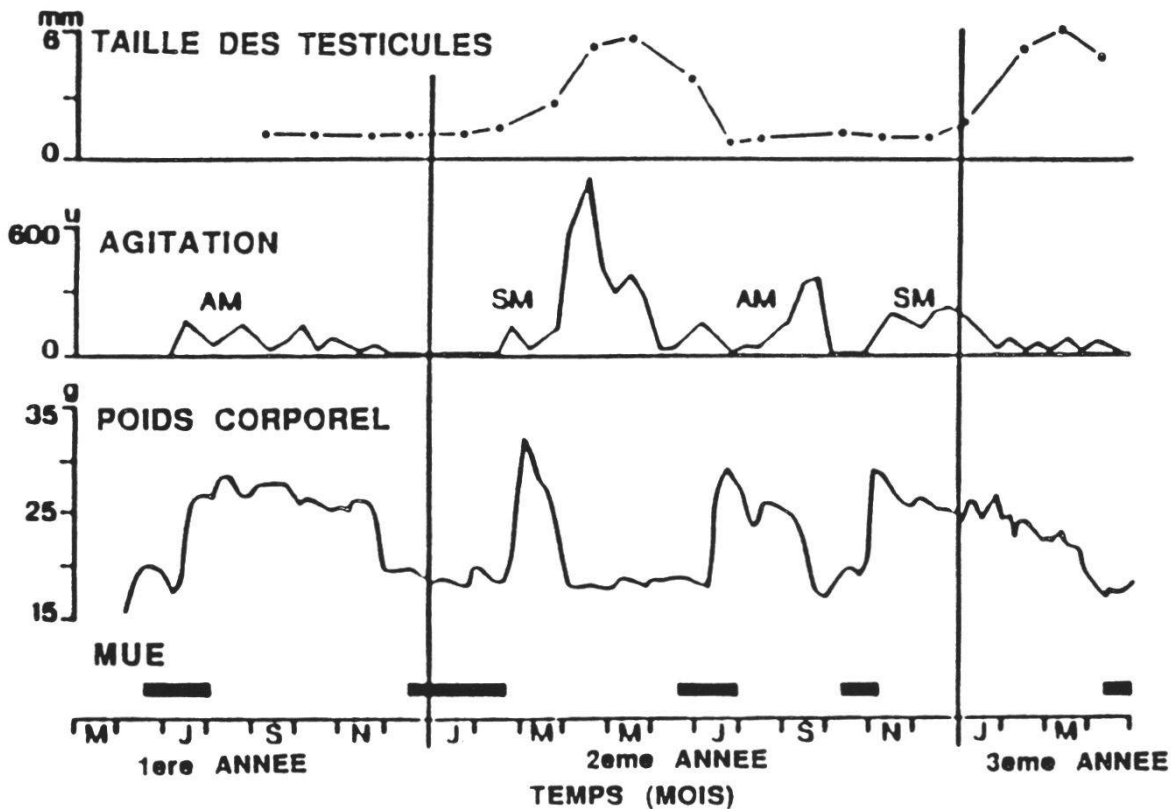


Figure 2.—Rythmes endogènes annuels (circannuels) de quatre événements annuels (croissance et régression des testicules, apparition de l'agitation nocturne, changements du poids corporel, et apparition des périodes de mue) chez une Fauvette des jardins, *Sylvia borin*, provenant d'Allemagne, élevée à la main et maintenue sous conditions expérimentales constantes durant deux ans (ratio lumière-obscurité 10:14 heures, température ambiante $20 \pm 1,5^\circ\text{C}$ et nourriture constante). AM = période de migration d'automne, SM = période de migration de printemps (D'après BERTHOLD 1988).

6.1. Changements physiologiques

Avant le départ pour leur migration, les oiseaux subissent donc des modifications importantes de leur comportement et de leur physiologie. Lors d'une période d'hyperphagie (durant laquelle les oiseaux augmentent leur consommation de nourriture), ils prennent du poids principalement sous forme de graisse. En même temps, des changements surviennent aussi dans leurs systèmes enzymatiques, de manière à permettre une rapide utilisation de cette énergie durant la migration. L'hématocrite (nombre de globules rouges dans le sang) augmente, permettant un meilleur transport de l'oxygène durant les longs vols. Les muscles du vol s'hypertrophient, pour faire face aux longs vols à venir (WINGFIELD *et al.* 1990). Quant au glycogène dans les muscles, il ne représente pas une source d'énergie importante pour les longs vols; la quantité de réserve maximum observée ne représentait qu'environ 1% de la masse totale de l'oiseau. Après un long vol entre l'Europe et la Mauritanie, des

oiseaux ont été capturés qui présentaient une réduction de la masse des muscles du vol. Cette réduction de la masse musculaire peut se produire si les oiseaux volent à des vitesses optimales: celles-ci devraient être rapides au départ, quand les oiseaux sont lourds, puis de plus en plus lentes à mesure que le poids total de l'oiseau diminue (ALERSTAM 1991).

Durant leurs vols migratoires, les oiseaux utilisent la graisse comme principale source d'énergie. La graisse est une excellente source d'énergie pour les organismes qui volent activement car elle contient plus d'énergie par unité de poids que d'autres sources d'énergie; de plus, l'utilisation de la graisse provoque la formation d'eau qui peut être mise à profit par l'organisme (RAMENOFKY 1990). De façon générale, la masse de graisse ainsi accumulée est, par rapport au poids corporel, corrélée avec la distance de vol de l'oiseau. Ceci est particulièrement vrai chez les oiseaux terrestres qui vont traverser un désert ou une étendue maritime où ils n'auront pas la possibilité de refaire des réserves. La plupart des passereaux qui vont survoler le désert du Sahara ou la Méditerranée ont des dépôts de graisse (masse de graisse relative au poids du corps sans graisse) qui vont de 40 à 70%; par contre, les passereaux qui ne font pas de si longs vols sans arrêts ont des dépôts qui vont de 20 à 30% (ALERSTAM et LINDSTRÖM 1990). Les dépôts de graisse les plus faibles sont observés chez les migrateurs partiels. Les limicoles sont caractérisés par de très grands dépôts de graisse qui vont jusqu'au maximum de 100% avant de longs vols sans arrêts, par exemple au-dessus de l'océan Atlantique nord entre le Groenland et l'Europe (fig. 3).

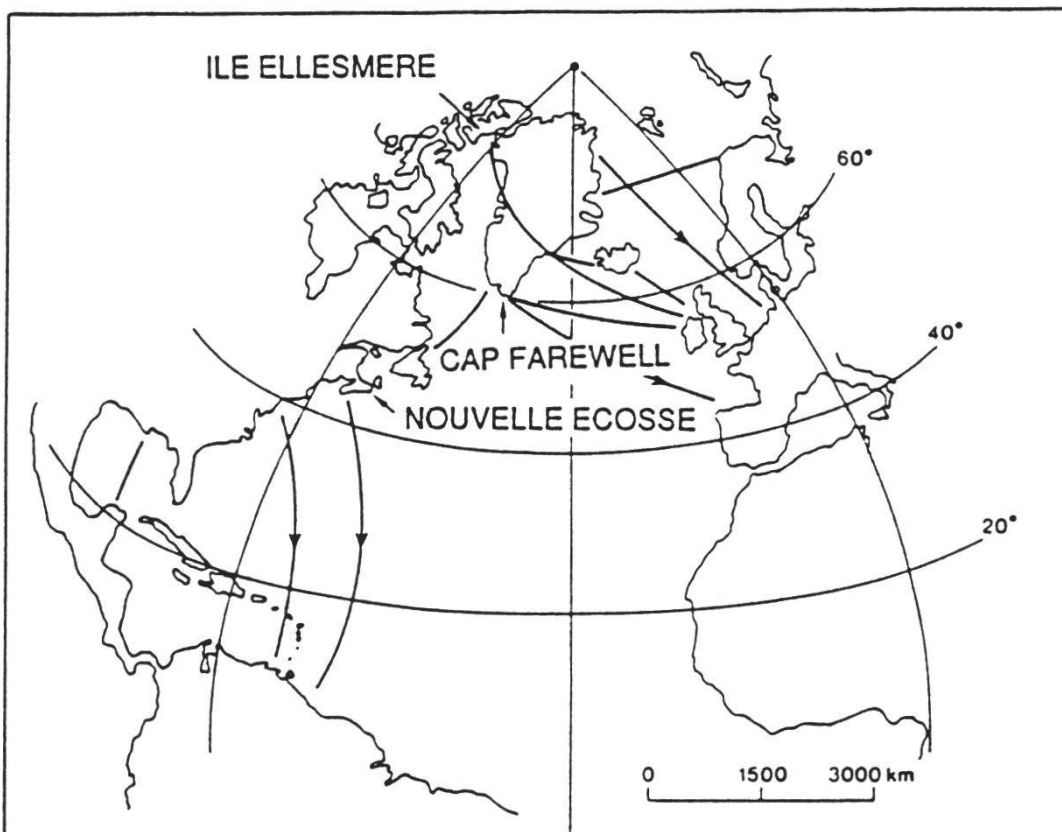


Figure 3.—Exemples de voies de migration dans l'Atlantique nord régulièrement utilisées par des oiseaux lors de vols sans arrêt (d'après ALERSTAM 1981).

Pour le moment, on ne sait pas si les oiseaux accumulent un surplus de graisse qu'ils pourraient utiliser en cas de mauvais temps lors du vol. On a observé que beaucoup d'oiseaux ne commencent pas leur migration avec la quantité maximale de graisse qu'ils peuvent accumuler. En automne, les migrateurs au long cours commencent à se déplacer vers le sud avec des faibles réserves de graisse et constituent celles-ci peu à peu afin d'affronter des barrières géographiques importantes. BRUDERER et JENNI (1990) ont montré que les espèces qui arrivent en Suisse avec une direction de vol vers le sud ont de plus grandes réserves de graisse et vont traverser les Alpes en plus grand nombre que les espèces qui les contournent. Ils ont aussi trouvé que par nuits claires les Fauvettes des jardins, *Sylvia borin*, les plus lourdes passent le col de Bretolet à une plus haute altitude que les Fauvettes de moindre poids; ils ont observé ces mêmes tendances pour d'autres espèces. Ils semblerait que les oiseaux accumulent des réserves pour passer la barrière que représentent les Alpes (BRUDERER et JENNI 1988, 1990).

L'accumulation de graisse implique certains coûts pour les oiseaux, ce qui peut conduire à une sélection pour une réduction de la quantité de graisse accumulée. Des oiseaux lourds peuvent perdre certaines de leurs capacités de vol et voient ainsi augmenter le risque de prédation. Si ce risque est élevé, les oiseaux auront tendance à réduire la quantité de graisse accumulée. Lors de la déposition de la graisse, les oiseaux doivent trouver un compromis entre les différents facteurs qui peuvent affecter le succès de leur migration (ALERSTAM et LINDSTRÖM 1990).

6.2. Contrôle de la déposition de la graisse

Chez les oiseaux, comme chez les mammifères, la graisse est synthétisée dans le foie et transportée par le sang sous forme de lipoprotéines de basse densité vers les endroits de stockage. La graisse est mise en réserve dans des dépôts sous-cutanés et viscéraux (RAMENOFKY 1990). L'augmentation de la synthèse de graisse avant la migration est due à une augmentation dans la quantité de nourriture consommée par jour (hyperphagie), liée à une meilleure utilisation de la nourriture par le tractus digestif. Des recherches ont montré que l'augmentation de l'appétit et de synthèse de gras dans le foie est due à l'action de l'hormone prolactine. Chez certaines Rousserolles et Phragmites (du genre *Acrocephalus*) une augmentation de 5% de leur poids par jour a été observée. A moins qu'ils aient accumulé assez de réserves de graisse pour parcourir une distance donnée, les oiseaux seront obligés de faire des pauses pour les renouveler. BARLEIN (1988) a observé que lors de la traversée du Sahara, certains oiseaux migrateurs (Gobemouches, Bergeronnettes printanières, Hirondelles et plusieurs Sylviidés) s'arrêtent dans des oasis afin de refaire le plein d'énergie, surtout ceux qui ont des petites réserves de graisse. Les oiseaux arrivant à l'oasis avec de bonnes réserves de graisse ne font qu'un arrêt bref, sans forcément se nourrir, avant de repartir la nuit suivante.

7. CONTROLE DU DÉROULEMENT DE LA MIGRATION

La migration doit avoir lieu à un moment bien précis de l'année pour que les individus arrivent sur les lieux de reproduction au moment où ils ont à leur disposition le plus de nourriture pour élever leurs jeunes. De même, les migrations hors de la zone de reproduction doivent correspondre à d'autres contraintes: comme par exemple, arriver à un certain endroit pour muer ou obtenir un territoire pour se nourrir. Le déroulement des mouvements migratoires est contrôlé de façon ultime par les fluctuations dans la quantité de nourriture disponible, leur influence sur le succès reproducteur et la survie des individus (GILL 1990).

Etant donné que les migrations de long cours ne peuvent pas avoir lieu sans une préparation physiologique et comportementale préalable, certains facteurs doivent opérer et initier ces processus de préparation, avant les dates auxquelles la migration est sensée avoir lieu. Cette préparation peut aussi avoir lieu durant les premières étapes de la migration; particulièrement chez les espèces qui commencent à migrer par petits déplacements.

Chez les migrateurs qui se déplacent au-delà de l'équateur, la déposition de graisse ainsi que l'impulsion migratoire à la fin de la période d'hibernation et après la reproduction sont contrôlées principalement par des cycles internes circannuels. Ces cycles existent même lorsque les oiseaux sont maintenus sous des conditions constantes (fig. 2). Dans la nature, les cycles internes sont synchronisés avec les changements de la longueur du jour rencontrés sur la zone de reproduction (GWINNER 1977,1990).

Chez les migrateurs qui passent l'hiver dans la région méditerranéenne, la préparation pour la migration de printemps est due principalement à une augmentation de la longueur du jour au-dessus d'un certain seuil; en automne, ils peuvent aussi dépendre des rythmes circannuels pour l'accumulation de graisse et le changement de comportement. Une fois qu'elle commence, la préparation pour la migration peut être modifiée, dans son intensité, par des facteurs secondaires, tels que la température ambiante (particulièrement au printemps).

Une fois que les réserves de graisse ont atteint les niveaux requis, les conditions météorologiques vont déterminer le moment exact du début de la migration ou le départ de la prochaine étape migratoire (RICHARDSON 1990). Le nombre d'oiseaux prenant part aux migrations à un endroit donné peut varier énormément d'un jour à l'autre, cette variation étant due principalement aux modifications des conditions météorologiques (ALERSTAM 1981). Il existe une interdépendance entre le degré de préparation physiologique, les conditions météorologiques et le moment que va choisir un migrateur pour partir. Chez beaucoup d'espèces d'oiseaux, on observe un grand nombre de migrateurs lorsque la direction du vent coïncide avec la direction de vol préférée par les oiseaux (RICHARDSON 1990). Ceci est compréhensible car le vent peut modifier énormément les coûts énergétiques de la migration. Certains migrateurs adaptent leur altitude de vol pour profiter des vents les plus favorables à leur direction de vol (BRUDERER 1971, ALERSTAM 1981). Quand les oiseaux peuvent utiliser les vents arrière pour leurs déplacements, ils volent à une haute altitude, alors qu'ils ont tendance à voler bas lorsqu'ils doivent faire face à un vent contraire (BRUDERER 1971). L'influence du vent est particulièrement importante sur les voies de migration de la Grive mauvis,

Turdus iliacus. Chez cette espèce, la direction du vent semble affecter non seulement la route de migration mais aussi sa destination finale. Lors de leurs migrations depuis la Scandinavie et la mer Baltique, des vents en direction de l'Est vont faire migrer les grives vers la région de la mer Caspienne, de la mer Noire et l'est de la Méditerranée. Des vents vers l'Ouest vont guider les grives vers des lieux d'hivernation en Grande Bretagne et l'Ouest de l'Europe (fig. 4).

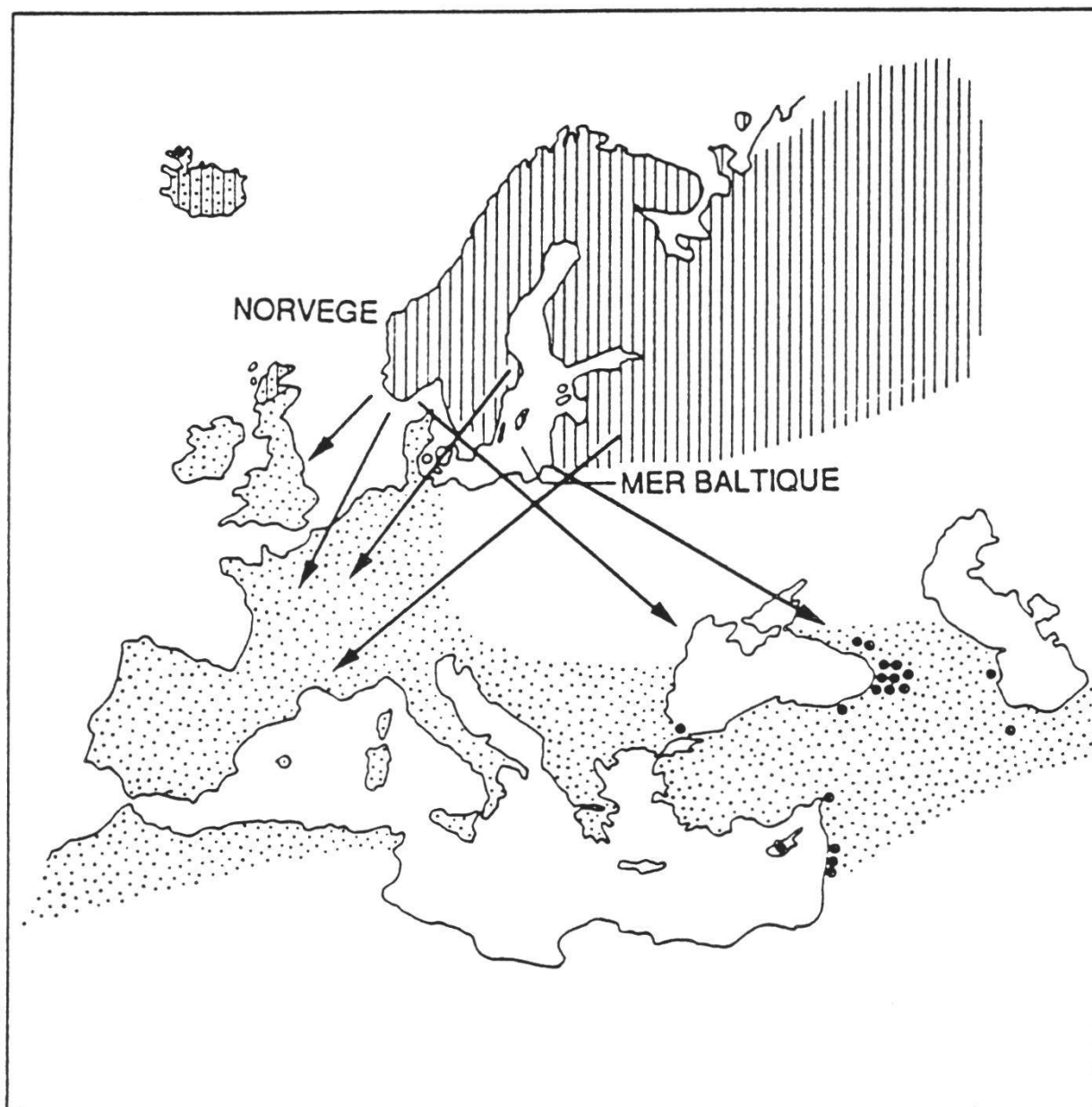


Figure 4.—Migration d'automne de la Grive mauvis, *Turdus iliacus*, en Europe. Lors de vents venant du nord et de l'est les oiseaux se déplacent de la Scandinavie et la région Baltique en direction du sud-ouest vers leurs quartiers d'hiver en Grande-Bretagne et l'ouest-sud-ouest de l'Europe. Lors de vents forts venant de l'ouest et du nord-ouest ils s'envolent dans la direction du sud-est vers la région autour des mers Caspiennes, Noire et l'est de la Méditerranée. Les recaptures dans cette région d'oiseaux bagués lors d'un hiver préalable en Grane-Bretagne sont indiqués par les points noirs sur la carte. Les lignes verticales indiquent la zone de reproduction, la zone pointillée représente la zone d'hivernage. Les deux zones se chevauchent en Islande et au nord de l'Ecosse (D'après ALERSTAM 1981).

Les passages les plus importants de migrateurs peuvent être liés à d'autres facteurs que le vent. Une baisse de température et une augmentation de la pression atmosphérique en automne peuvent favoriser le départ de migrateurs; au printemps, ce sera une augmentation de la température et une baisse de pression (fig. 5). Un ciel découvert et l'absence de pluie ou de neige peuvent aussi favoriser les départs. Tous ces facteurs météorologiques sont interdépendants et il est difficile de tirer des conclusions sur l'effet de chacun d'eux sur le départ des migrateurs (RICHARDSON 1990). Au printemps, le retour vers le nord des oiseaux qui se nourrissent d'insectes dépend de la température. Ainsi le degré d'avance de l'Hirondelle de cheminée, *Hirundo rustica*, est en général étroitement lié au mouvement vers le nord de l'isotherme de 9°C (DORST 1962).

8. PERFORMANCE DE VOL

Si l'on considère l'énergie dépensée par unité de temps, voler en battant des ailes, comme le font beaucoup d'oiseaux, est un moyen de locomotion très onéreux, comparé à un déplacement sur le sol ou dans l'eau. Les avantages du vol sont l'aptitude à se déplacer à grande vitesse et le coût énergétique faible pour parcourir une distance donnée (ALERSTAM 1991). Lors de leurs migrations, les oiseaux doivent faire certains choix concernant la vitesse à laquelle ils vont se déplacer et leurs réserves énergétiques. Dans certains cas, il peut être important pour les oiseaux d'économiser l'énergie dépensée lors du vol, en réduisant leur vitesse. Dans d'autres cas, les oiseaux doivent voyager le plus vite possible afin d'arriver à temps en un certain endroit, même si cela est énergétiquement plus coûteux. Les oiseaux peuvent aussi essayer de minimiser les risques de prédation en modifiant leur vitesse (ALERSTAM et LINDSTRÖM 1990).

Les voies empruntées par les oiseaux ainsi que leurs lieux de reproduction et d'hivernage sont relativement bien connus. Par contre, les possibilités d'évolution, les facteurs limitants de la migration et la signification adaptative des habitudes migratoires sont encore le sujet de bien des spéculations (ALERSTAM 1981). Afin de déterminer quel devrait être le comportement des oiseaux au cours de leurs migrations, une théorie aérodynamique du vol a été développée au cours des vingt dernières années (ALERSTAM 1991). Cette théorie permet de faire, pour chaque espèce, des prédictions sur les performances de vol, les coûts énergétiques de la migration, les capacités de stockage d'énergie, la vitesse du vol et la distance parcourue. Le point de départ de cette théorie est l'hypothèse que les oiseaux doivent essayer de maximiser la distance qu'ils peuvent parcourir pour chaque gramme de graisse oxydée (ALERSTAM 1991). Cependant, comme on l'a vu ci-dessus, dans certains cas, les oiseaux doivent tenir compte d'autres facteurs qui peuvent être plus importants pour mener à bien la migration.

Un des problèmes majeur auquel doivent faire face les oiseaux en vol est de maintenir une bonne température corporelle. Les oiseaux peuvent perdre de la chaleur par convection à partir des surfaces des muscles du vol et par évaporation via le système respiratoire. Les oiseaux migrateurs peuvent modifier l'importance de ces deux systèmes de refroidissement en modifiant l'altitude à laquelle ils volent: la perte de chaleur par convection augmente avec les basses températures rencontrées à haute altitude (DORKA 1966).

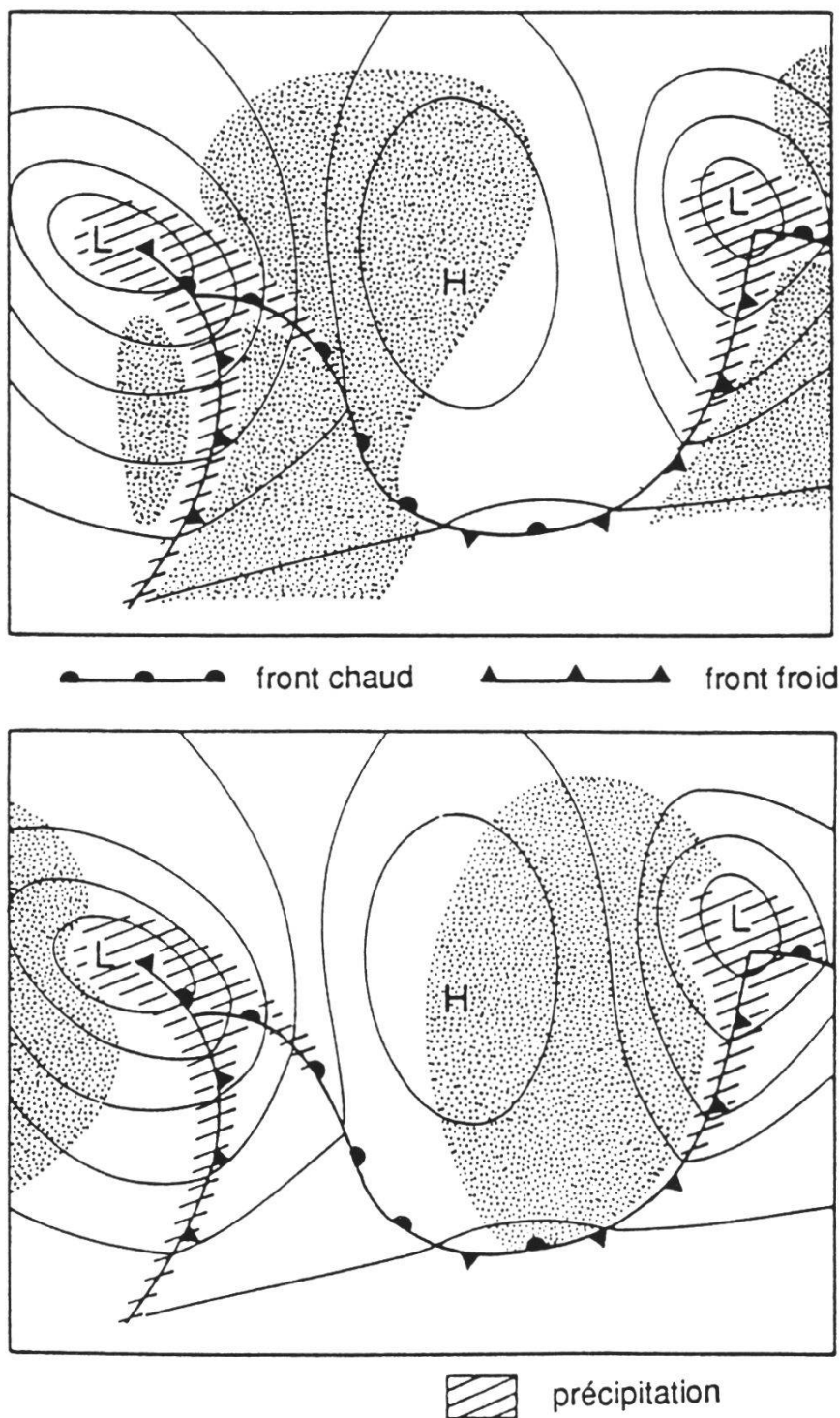


Figure 5.—Illustration schématique des situations météorologiques synoptiques associées avec la migration de printemps (en-haut) et d'automne (en-bas) dans l'Hémisphère nord. La zone pointillée indique des situations dans lesquelles de denses migrations d'oiseaux ont lieu en relation avec la pression atmosphérique, et les fronts chauds et froids. Les lignes fines indiquent les isobares. Les vents soufflent approximativement parallèlement aux isobares, dans le sens des aiguilles d'une montre dans un centre à haute pression et dans le sens inverse autour d'un système à basse pression. La vitesse du vent est inversement proportionnelle à la distance entre les isobares. H= zone de haute pression, L= zone de basse pression. (D'après RICHARDSON cité dans ALERSTAM (1981)).

Des facteurs autres que la thermorégulation peuvent intervenir dans le choix de l'altitude de vol des oiseaux. La plupart des passereaux volent à une altitude de moins de 1500 mètres, mais à la fin d'un long vol au-dessus de la mer, ils peuvent atteindre 6800 mètres d'altitude (ALERSTAM 1981). Les altitudes choisies par les passereaux peuvent être affectées par la direction du vent, les oiseaux choisissant l'altitude où la direction du vent correspond le mieux à la direction de leur migration (BRUDERER 1971, ALERSTAM 1981). Les oiseaux peuvent aussi corriger la dérive que provoque un vent latéral en modifiant leur direction de vol.

La plupart des migrations des passereaux a lieu sur un front assez large, particulièrement de nuit. De jour, il n'est pas rare d'observer une forte concentration de migrateurs le long de certaines «lignes» qui marquent la limite entre deux types d'habitats: par exemple des oiseaux amenés à traverser une étendue de mer auront tendance à se concentrer le long des côtes. Ces concentrations ont lieu particulièrement lors d'un vent fort soufflant vers la terre et qui va faire voler les oiseaux à des altitudes basses (ALERSTAM 1981). De fortes concentrations d'oiseaux migrateurs sur les cols alpins suisses ont été observées lors de vents soufflant en direction ouest/nord-ouest. Certaines espèces d'oiseaux vont effectuer de très nombreux passages à certains endroits favorables: par exemple, les oiseaux qui volent en planant, comme la Cigogne, *Ciconia ciconia*, utilisent des courants thermiques afin de faciliter leur vol. Lors de leurs migrations entre l'Europe et l'Afrique, les oiseaux se concentrent aux détroits de Gibraltar et du Bosphore où l'étendue de mer à survoler est la plus restreinte. BRUDERER et JENNI (1990) ont également montré que, de façon générale, les espèces qui utilisent le vol plané ont tendance à contourner les Alpes.

Les limicoles tendent à se concentrer dans les estuaires et autres zones humides leur permettant de se nourrir et de reconstituer leurs réserves avant de continuer leur migration. Ces zones sont souvent séparées géographiquement et les oiseaux se déplacent de l'une vers l'autre lors de leurs longues migrations (DRENT et PIERSMA 1990). Les rassemblements de migrateurs en grandes bandes ont surtout lieu durant la journée et peuvent servir de protection contre les attaques des prédateurs.

CONTRÔLE GÉNÉTIQUE DE LA MIGRATION

En 1842, DEPIERRE parle d'un «instinct irrésistible» qui conduit les oiseaux à migrer: sans doute parle-t-il du comportement de *Zugunruhe*. A cette époque, on est encore loin de comprendre les lois de l'hérédité. Il faudra attendre le début du XX^e siècle pour voir apparaître le développement de la génétique quantitative.

C'est seulement durant les vingt dernières années que les mécanismes internes qui contrôlent certains traits comportementaux, telles l'activité migratoire et les préférences directionnelles, commencent à être élucidés (GWINNER 1977, 1990, BERTHOLD 1988, 1991). Avant que l'on découvre les mécanismes génétiques qui contrôlent la migration, on parlait de facteurs endogènes qu'on appelait des «rythmes circannuels» ou des «calendriers internes» (GWINNER 1977). Ces calendriers ont été mis en évidence en maintenant des oiseaux durant de longues périodes, sous des conditions

environnementales constantes, afin de permettre d'éliminer l'influence de facteurs externes (par exemple: le changement annuel de la température et des heures de lumière par jour). Chez la Fauvette des jardins, *Sylvia borin*, on a observé des changements physiologiques et comportementaux apparaissant à certaines périodes, chaque année, et qui correspondent au moment où les migrations ont lieu (fig. 2).

Depuis à peu près dix ans, on a pu retracer la provenance de ces facteurs internes jusqu'à leurs bases génétiques. A cet effet, il a fallu développer une méthode d'élevage en captivité d'un grand nombre d'oiseaux migrants. Berthold et ses collaborateurs ont commencé, il y a un peu plus de vingt ans, un programme de reproduction en captivité avec des fauvettes du genre *Sylvia* et plus particulièrement avec la Fauvette à tête noire, *Sylvia atricapilla*, qui présente une énorme variété de comportements migratoires. Ceci la rend particulièrement intéressante pour étudier les interactions entre l'environnement et le génotype qui vont modifier le comportement migratoire (fig. 1). A l'aide de croisements entre des individus provenant de populations résidentes et migratrices on a pu déterminer si les comportements observés avaient une base génétique ou non.

Une espèce migratrice doit savoir quand partir du lieu de reproduction, quelle direction prendre, comment organiser la migration et quand finir le voyage. L'équipe de chercheurs allemands a montré, chez la Fauvette à tête noire, qu'il y avait un contrôle génétique pour toutes ces différentes étapes (BERTHOLD 1988, 1991). D'après Berthold, il est probable que les autres mécanismes qui contrôlent certains aspects de la migration, comme l'accumulation de graisse, les arrêts effectués en vue de reconstituer les réserves de graisse et la sélection de l'habitat, ont aussi une base génétique.

BIEBACH (1983) a étudié le comportement de Rougegorges, *Erithacus rubecula*, provenant d'une population de migrants partiels. Deux individus de la même population, maintenus sous les mêmes conditions expérimentales, vont réagir de façon très différente selon qu'ils sont de type migrant ou résident (fig. 6). Grâce à des croisements entre des individus des deux types, Biebach a pu démontrer qu'il existait un dimorphisme physiologique et comportemental. SCHWABL (1983) a montré qu'au sein d'une population de Merles, *Turdus merula*, partiellement migrants, les individus avaient une plus forte tendance à passer de migrants à résidents que l'inverse; il a conclu que l'âge (ou un autre facteur corrélé avec celui-ci) est une condition importante pour devenir résident.

Un dimorphisme génétique et un changement de comportement avec l'âge semblent être les deux mécanismes conduisant au maintien de la migration partielle au sein d'une population (LUNDBERG 1988). Actuellement, les chercheurs essaient de déterminer l'importance des interactions entre ces deux facteurs sur les migrants partiels (BERTHOLD 1991). Pour le moment il n'est pas encore clair si une population partiellement migratrice est stable ou si elle représente une étape intermédiaire entre une population de migrants et une population formée uniquement par des résidents. Les études de Berthold et ses collaborateurs ont montré que, si la pression sélective est assez forte, il peut y avoir un changement de comportement migratoire après quelques générations, offrant ainsi la possibilité d'une rapide adaptation à de nouvelles conditions environnementales (BERTHOLD 1991).

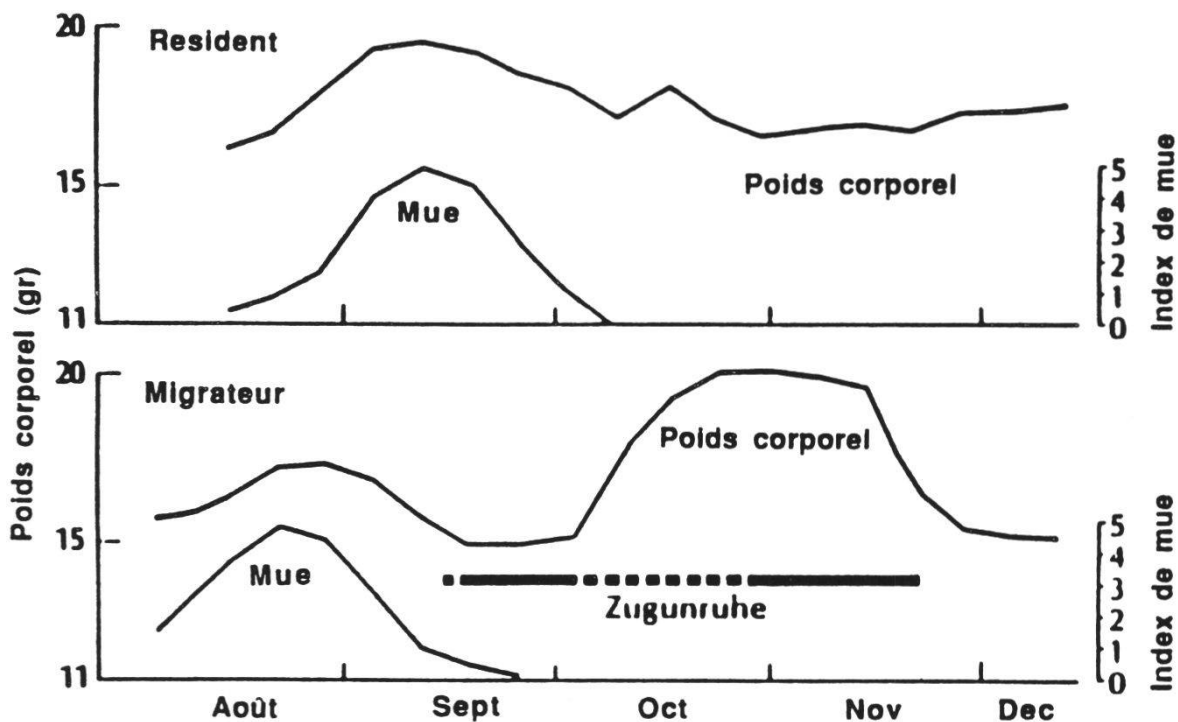


Figure 6.—Développement du poids, de la mue et du comportement de *Zugunruhe* (agitation migratoire) chez deux jeunes Rougegorges, *Erithacus rubecula*, provenant de la même population et qui ont été élevés et maintenus dans des conditions expérimentales identiques. L'oiseau de type «migrateur» mue plus rapidement, montre une augmentation du poids corporel et une période d'agitation migratoire qui est absente chez l'oiseau de type «résident». Un index de mue de 1 indique le début ou la fin de la mue; un index de mue de 5 indique la mue des plumes du corps (D'après BIEBACH 1983).

LE PROBLÈME DE LA NAVIGATION ET DE L'ORIENTATION

On ne peut pas parler de migration sans s'arrêter, même brièvement, sur les questions concernant la navigation et l'orientation des oiseaux. En dehors de l'exploit physique que représente un voyage de milliers de kilomètres en quelques mois, les oiseaux sont capables de se repérer de façon remarquable et de suivre une trajectoire bien définie sur des centaines de kilomètres. L'évolution de ces extraordinaires facultés de navigation sont un corollaire du vol des oiseaux et de leur migration (GILL 1990). Par exemple, on sait depuis longtemps que les hirondelles reviennent année après année utiliser les mêmes nids.

Comment font les oiseaux pour réaliser de tels exploits de navigation ? Pour répondre à cette question, les ornithologues ont fait des études sur le terrain et au laboratoire. Au cours des trois dernières décennies, des expériences précises en laboratoire et sur le terrain ont permis de déterminer l'importance des différents facteurs qui permettent aux oiseaux d'atteindre leurs lieux d'hivernage et ensuite de retourner sur leur lieu de reproduction (KEETON 1981).

Lors des premières expériences sur le terrain, les biologistes ont déplacé certains oiseaux de leur zone de nidification à des centaines, voire des milliers de kilomètres, pour ensuite les relâcher et remarquer que les oiseaux étaient

capables de revenir de façon très rapide à leur lieu d'origine. Par exemple, un Puffin des anglais, *Puffinus puffinus*, a mis douze jours pour traverser l'Atlantique nord entre Boston et le pays de Galles où se trouvait son nid (MAZZEO 1953). Une autre expérience consista à capturer un grand nombre d'Étourneaux, *Sturnus vulgaris*, durant leur migration d'automne en Hollande, puis à les relâcher près de Bâle (PERDECK 1958). L'effet du déplacement fut dépendant de l'âge des oiseaux: les jeunes continuèrent leur migration dans la direction du sud-ouest, pour aller au sud de la France et en Espagne, alors que les adultes se déplacèrent vers leurs lieux d'hivernage habituels, au sud de l'Angleterre, en Belgique et au nord de la France. Les différences entre les jeunes et les adultes semblent être dues à l'expérience acquise par les adultes lors de migrations antérieures; ils furent capables de corriger le déplacement provoqué par Perdeck. Ces résultats ont permis de montrer que la distance à parcourir est déterminée par un programme endogène qui contrôle la durée et la direction de la migration (BERTHOLD 1991). Les effets de ce programme endogène sont renforcés ou modifiés par l'expérience acquise. Des résultats complémentaires, obtenus chez des individus de plusieurs espèces du genre *Sylvia* maintenus en captivité, ont montré que la durée de l'activité migratoire est positivement corrélée avec la distance que chaque espèce parcourt durant la migration (GWINNER 1977). La situation est plus complexe en ce qui concerne la détermination de la direction du vol, car les oiseaux ont besoin d'un système de référence externe (un compas) afin de choisir la bonne direction à prendre. Comme l'expérience avec les étourneaux le montre, il semble que les capacités de navigation sont, en partie, innées et dépendent, en partie également, de l'expérience (GILL 1990).

Grâce à de nombreuses expériences, les ornithologues ont réussi à identifier différents facteurs utilisés par les oiseaux lors de la navigation. Les principales sources d'information pour la navigation chez les oiseaux sont: les repères visuels (éléments géographiques), la position du soleil (en particulier lors du coucher), les constellations d'étoiles, le champ magnétique terrestre, des indications olfactives et peut-être les infrasons (KEETON 1981, CAMPBELL et LACK 1985). De récentes études ont montré qu'il existe des interactions entre les différents facteurs utilisés par les oiseaux lors de leurs migrations: l'importance relative de ces facteurs va dépendre des voies empruntées et la stratégie utilisée par chaque espèce lors de la migration (WILTSCHKO et WILTSCHKO 1988).

CONCLUSIONS

Bien que nos connaissances sur les modes de migration aient énormément augmenté ces dernières années, il reste encore beaucoup de questions sans réponse. Les mécanismes qui maintiennent des individus migrateurs et résidents au sein d'une population n'ont pas encore été clairement élucidés (LUNDBERG 1988). Actuellement, les chercheurs essaient de mieux comprendre les interactions qui existent entre les bases génétiques de la migration et l'environnement (BERTHOLD 1991).

D'après certains modèles théoriques, le succès de reproduction des oiseaux migrateurs est dépendant du nombre d'oiseaux résidents au même endroit. Après un hiver doux un grand nombre de résidents va survivre et entrer en compétition avec les oiseaux migrateurs. Ceux-ci auront plus de difficultés à

obtenir les ressources nécessaires. A partir de ces hypothèses, BERTHOLD (1991) propose un scénario dans lequel il décrit les effets probables provoqués sur les oiseaux migrateurs par un réchauffement dû à l'effet de serre. BERTHOLD (1991) remarque que de nombreuses populations d'oiseaux du nord de l'Europe qui étaient migratrices sont devenues partiellement résidentes, ceci étant probablement dû aux modifications de l'environnement causées par l'homme. Une augmentation de la compétition sur leur lieu de reproduction, liée à une détérioration des habitats où ils hivernent pourrait sérieusement réduire le nombre d'oiseaux migrateurs, conduisant dans certains cas à la disparition du comportement migratoire. Une recherche fondamentale et appliquée sur les migrations des oiseaux peut permettre de mettre en évidence de tels changements de comportement migratoire.

Par ailleurs, les études des oiseaux migrateurs sur leurs lieux d'hivernage, particulièrement en Afrique, sont pour le moment très peu nombreuses (KELSEY 1992). Kelsey a cerné les sujets pour lesquels le manque de données de base se fait le plus sentir. Par exemple, on ne connaît pas encore quels sont les facteurs de mortalité des oiseaux migrateurs, et on ne sait pas où et comment ils agissent. On ne connaît pas non plus de quels habitats spécifiques ont besoin les migrateurs lors de l'hivernage. De façon plus générale, on ne sait pas quelles sont les relations qui existent entre les distributions des espèces migratrices et la couverture végétale; cette information est essentielle afin de pouvoir déterminer l'impact provoqué sur les populations d'oiseaux migrateurs par des changements dans l'environnement. De plus, il n'existe pratiquement pas d'information sur les effets du climat sur les migrations dans l'hémisphère sud (RICHARDSON 1990). L'expédition hollandaise sur le Banc d'Arguin en Mauritanie (VAN DIJK *et al.* 1990) a montré l'importance de ce type d'études qui permet de combler en partie le vide existant sur l'écologie et le comportement des oiseaux migrateurs sur leurs lieux d'hivernage. La compréhension des facteurs qui déterminent les migrations, ainsi que les besoins écologiques des espèces migratrices lors de leurs déplacements, permettra de mieux situer les priorités pour leur conservation à moyen terme.

Par leurs mouvements trans-continentaux les oiseaux migrateurs représentent une ressource naturelle qui est «partagée» entre l'hémisphère sud et le nord. Ils pourraient donc agir comme catalyseurs pour la convergence entre le développement et la conservation des ressources naturelles dans l'Afrique au sud du Sahara (KELSEY 1992).

REMERCIEMENTS

Je remercie Michel Genoud qui m'a offert la possibilité d'écrire cet article. Thomas Alerstam, Peter Berthold et Herbert Biebach m'ont aimablement donné la permission d'utiliser les figures parues dans leurs articles. Lionel Maumary et Jean Lehmann m'ont généreusement fourni leurs données sur les captures d'oiseaux au col de Jaman. Philippe Christe, Lionel Maumary, Michel Genoud et Isabelle Werner ont eu la patience de lire et commenter la première version de cet article. Je remercie également Lukas Jenni qui a pris le temps de lire et de corriger certaines imprécisions du texte.

RÉFÉRENCES

- ALERSTAM T., 1981. The course and timing of bird migration. *In* D.J. AIDLEY (ed.), *Animal migration*. Cambridge University Press. p. 9-54.
- ALERSTAM T., 1991. Bird flight and optimal migration. *TREE* 6: 210-215.
- ALERSTAM T. et LINDSTRÖM A., 1990. Optimal bird migration: The relative importance of Time, Energy and Safety. *In* E.GWINNER (ed.) *Bird migration: the physiology and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin. p 331-351.
- BAKER R., 1982. *Migration: paths through time and space*. Hodder and Stoughton, London.
- BAIRLEIN F., 1988. How do migratory songbirds cross the sahara ? *TREE* 3:191-194.
- BIEBACH H., 1983. Genetic determination of partial migration in the European Robin (*Erithacus rubecula*). *Auk* 100: 601-606.
- BERTHOLD P., 1988. Evolutionary aspects of migratory behaviour in European warblers. *J. Evol. Biol.* 1:195-209.
- BERTHOLD P., 1991. Genetic control of migratory behaviour in birds. *TREE* 6:254-257.
- BERTHOLD P. et TERRILL S.B., 1988. Migratory behaviour and population growth of Blackcaps wintering in Britain and Ireland: some hypotheses. *Ringing et Migration* 9: 153-159.
- BRUDERER B., 1971. Radarbeobachtungen über den frühlingzug im Schweizerischen Mittelland. *Orn. Beob.* 68: 89-158.
- BRUDERER B. et JENNI L., 1988. *Les migrations des oiseaux*. Station ornithologique suisse.
- BRUDERER B. et JENNI L., 1990. Migration across the alps. *In* E.GWINNER (ed.) *Bird migration: the physiology and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin. p. 60-77.
- BRUDERER B. et LIECHTI F., 1990. Richtungsverhalten nachziehender Vögel in Süddeutschland und der Schweiz unter besonderer Berücksichtigung des Windeinflusses. *Orn. Beob.* 87: 271-294.
- CAMPBELL B. et LACK E., 1985. (Ed) *A dictionary of birds*. Poyser, Calton.
- DEPIERRE 1842. Sur le passage périodique et accidentel des oiseaux d'Europe. *Bull. Séances Soc. vaud. Sc. nat.* 1.4: 73-78.
- DEPIERRE 1843a. Passage des oiseaux émigrants en 1842, dans le canton de Vaud. *Bull. Séances Soc. vaud. Sc. nat.* 1.5: 143-146.
- DEPIERRE 1843b. Statistique du passage des oiseaux pendant l'année 1843. *Bull. Séances Soc. vaud. Sc. nat.* 1.6: 239-240.
- DEPIERRE 1845. Noe sur l'époque du passage de quelques oiseaux dans le canton de Vaud en 1844. *Bull. Séances Soc. vaud. Sc. nat.* 1.9: 367-368.
- DIJK A.J. VAN, DE RODER F.E., MARTEIJN E.C.L. et SPIEKMAN H., 1990. Summering waders on the Banc d'Arguin, Mauritania: a census in June 1988. *Ardea* 78: 145-156.
- DORKA V., 1966. Das jahres und tageszeitliche Zugmuster von Kurz- und Langstreckenziehern nach Beobachtungen auf den alpenpässen Cou/Bretolet (Wallis). *Orn. Beob.* 63: 165-223.
- DORST J., 1962. *La migration des oiseaux*. Petite bibliothèque Payot. Paris.
- DRENT R et PIERSMA T., 1990. An exploration of the energetics of leap-frog migration in arctic breeding waders. *In* E.Gwinner (ed.) *Bird migration: the physiology and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- EMLÉN S.T., 1970. Celestial Rotation: Its importance in the Development of migratory orientation. *Science* 170:1198-1201.
- EMLÉN S.T., 1975. Migration: Orientation and navigation. *Avian Biology* 5:129-219
- FRY C.H., 1992. The Moreau ecological overview. *Ibis* 134 *Suppl.* 1:3-6.
- GENSBØL B., 1988. *Guide des rapaces diurnes*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, Paris.
- GILL F., 1990. *Ornithology*. Freeman et Co. New York.

- GWINNER E., 1977. Circannual rhythms in bird migration. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:381-405.
- GWINNER E., 1990. (Ed) Bird migration: the physiology and ecophysiology. Springer-Verlag, Berlin.
- JEHL J.R., 1990. Aspects of the molt migration. In E. Gwinner (ed.) Bird migration: the physiology and ecophysiology. Springer-Verlag, Berlin. p. 102-116.
- JOUVENTIN P. et WEIMERSKIRCH H., 1990. Satellite tracking of wandering albatrosses. *Nature* 343: 746-748.
- KEETON W.T., 1981. The orientation and navigation of birds. In D.J. AIDLEY (ed.) Animal migration. Cambridge University Press. p 81-104.
- KELSEY M.G., 1992. Conservation of migrants on their wintering grounds: an overview. *Ibis* 134 Suppl. 1:109-112.
- KETTERSON E.D. et NOLAN V. Jr., 1983. The evolution of differential bird migration. In R.F. Johnston (ed.) *Current Ornithology*, Vol 1. New York, Plenum Press. p. 357-402.
- LACK D., 1962. Radar evidence on migratory orientation. *Brit. Birds* 55:139-158.
- LACK D., 1968. Bird migration and natural selection. *Oikos* 19:1-9.
- LUNDBERG P., 1988. The evolution of partial migration. *TREE* 3:172-175.
- MAZZEO R., 1953. Homing of the Manx Shearwater. *Auk*. 70:200-201.
- MOREAU R.E., 1972. The Palaearctic-African Bird Migration Systems. London: Academic Press.
- MYERS J.P., 1980. The pampas shorebird community: Interactions between breeding and nonbreeding members. In A. KEAST et E.S. MORTON Migrant birds in the Neotropics. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. p 37-49.
- PERDECK A.C., 1958. Two types of orientation in migrating starlings *Sturnus vulgaris* L. and chaffinches *Fringilla caelebs* as revealed by displacement experiments. *Ardea* 46:1-37.
- RAMENOFSKY M., 1990. Fat storage and fat metabolism in relation to migration. In E. GWINNER (ed.) Bird migration: the physiology and ecophysiology. Springer-Verlag, Berlin.
- RICHARDSON W.J., 1990. Timing of bird migration in relation to weather: Updated Review. In E. GWINNER (ed.) Bird migration: the physiology and ecophysiology. Springer-Verlag, Berlin.
- SCHMID H., 1990. Invasion des Seidenschwanzes *Bombycilla garrulus* in der Schweiz im Winter 1988/89. *Orn. Beob.* 87:99-106.
- SCHWABL H., 1983. Ausprägung und Bedeutung des Teilzuges einer südwestdeutschen Population der Amsel *Turdus merula*. *J. Orn.* 124:101-116.
- STILES F.G., 1980. Evolutionary implications of habitat relations between permanent and winter residents landbirds in Costa Rica. In A. KEAST et E.S. MORTON (ed.) Migrant birds in the Neotropics. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. p 421-435.
- Terborgh J., 1989. Where have all the birds gone ? Princeton University Press.
- WILTSCHKO W. et WILTSCHKO R., 1988. Magnetic versus celestial orientation in migrating birds. *TREE* 3:13-15.
- WINGFIELD J.C., SCHWABL H. et MATTOCKS Jr. P.W., 1990. Endocrine mechanisms of migration. In E. GWINNER (ed.) Bird migration: the physiology and ecophysiology. Springer-Verlag, Berlin. p. 232-256.
- WINKLER H. et LEISLER B., 1992. On the ecomorphology of migrants. *Ibis* 134 Suppl. 1:21-28.