



HAL
open science

Adaptations physiologiques au phénomène migratoire chez les oiseaux

Adélaïde Betgé-Lagarde-Brezetz

► **To cite this version:**

Adélaïde Betgé-Lagarde-Brezetz. Adaptations physiologiques au phénomène migratoire chez les oiseaux. Médecine vétérinaire et santé animale. 2023. dumas-04303601

HAL Id: dumas-04303601

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04303601v1>

Submitted on 23 Nov 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

Année 2023

ADAPTATIONS PHYSIOLOGIQUES AU PHÉNOMÈNE MIGRATOIRE CHEZ LES OISEAUX

THÈSE

pour obtenir le diplôme d'État de

DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

présentée et soutenue publiquement devant

la Faculté de Médecine de Créteil (UPEC)

le 26 octobre 2023

par

Adélaïde Marie Sophie Philippine BETGÉ-LAGARDE-BREZETZ

sous la direction de

Fanny PILOT-STORCK

JURY

Présidente du jury :	Mme Bénédicte GRIMARD-BALLIF	Professeure à l'EnvA
Directrice de thèse :	Mme Fanny PILOT-STORCK	Professeure à VetAgroSup
Examineur :	M. Pascal ARNÉ	Maitre de conférences à l'ENVA

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



Version juillet 2023

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

M	Adjou	Karim	Professeur	DPASP
M	Audigié	Fabrice	Professeur	DEPEC
M	Bellier	Sylvain	Professeur	DSBP
M	Blaga	Radu	Professeur	DSBP
M	Blot	Stéphane	Professeur	DEPEC
M	Boulouis	Henri-Jean	Professeur émérite	DSBP
Mme	Chahory	Sabine	Professeur	DEPEC
M	Chateau	Henry	Professeur	DSBP
Mme	Chetboul	Valerie	Professeur	DEPEC
Mme	Crevier-Denoix	Nathalie	Professeur	DSBP
M	Degueurce	Christophe	Professeur	DSBP
M	Denoix	Jean-Marie	Professeur	DEPEC
M	Desquilbet	Loic	Professeur	DSBP
Mme	Dufour	Barbara	Professeur émérite	DPASP
M	Eloit	Marc	Professeur	DSBP
M	Fayolle	Pascal	Professeur émérite	DEPEC
M	Federighi	Michel	Professeur	DPASP
M	Fontbonne	Alain	Professeur	DEPEC
Mme	Gilbert	Caroline	Professeur	DSBP
M	Grandjean	Dominique	Professeur	DEPEC
Mme	Grimard-Ballif	Bénédicte	Professeur	DPASP
Mme	Haddad-Hoang Xuan	Nadia	Professeur	DPASP
M	Jouvion	Gregory	Professeur	DSBP
M	Kohlhauer	Matthias	Professeur	DSBP
Mme	Le Poder	Sophie	Professeur	DSBP
Mme	Le Roux	Delphine	Maître de conférences HDR	DSBP
M	Manassero	Mathieu	Professeur	DEPEC
Mme	Maurey-Guéneq	Christelle	Professeur	DEPEC
M	Millemann	Yves	Professeur	DPASP
Mme	Pilot-Storck	Fanny	Professeur	DSBP
M	Ponter	Andrew	Professeur	DPASP
Mme	Risco-Castillo	Véronica	Maître de conférences HDR	DSBP
Mme	Rivière	Julie	Maître de conférences HDR	DPASP
Mme	Robert	Céline	Professeur	DSBP
M	Tiret	Laurent	Professeur	DSBP
M	Tissier	Renaud	Professeur	DSBP
M	Verwaerde	Patrick	Professeur	DEPEC
Mme	Viateau	Véronique	Professeur	DEPEC

Liste des Maîtres de conférences et Ingénieurs de recherche DMV

M	Amé	Pascal	Maître de conférences	DPASP
Mme	Barassin	Isabelle	Maître de conférences	DPASP
Mme	Barbarino	Alix	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Benckroun	Ghita	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Bertoni	Lelia	Maître de conférences	DEPEC
M	Bolnot	Francois	Maître de conférences	DPASP
Mme	Canonne-Guilbert	Morgane	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Chevallier	Lucie	Maître de conférences	DSBP
Mme	Cochet-Faivre	Noëlle	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Cordonnier-Lefort	Nathalie	Maître de conférences	DSBP
Mme	Coudry	Virginie	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Crepeaux	Guillemette	Maître de conférences	DSBP
M	Crozet	Guillaume	Maître de conférences	DPASP
Mme	De Paula Reis	Alline	Maître de conférences	DPASP
M	Delsart	Maxime	Maître de conférences	DPASP
Mme	Denis	Marine	Ingénieur de recherche (DMV)	DPASP
M	Deshuillers	Pierre	Maître de conférences	DSBP
M	Gauthier	Michel	Maître de conférences associé	DPASP
Mme	Guérin	Virginie	Maître de conférences	DSBP
Mme	Guétin-Poirier	Valentine	Maître de conférences	DPASP
Mme	Jacquet	Sandrine	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
M	Kurtz	Maxime	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Lagrée	Anne-Claire	Maître de conférences	DSBP
Mme	Le Dudal	Marine	Ingénieur de recherche (DMV)	DSBP
Mme	Legrand	Chantal	Maître de conférences associé	DSBP
M	Mammeri	Mohamed	Maître de conférences	DSBP
Mme	Manguin	Estelle	Maître de conférences	DEPEC
Mme	Marignac	Genevieve	Maître de conférences	DSBP
Mme	Marotto	Stéphanie	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Maurice	Emeline	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Mespoullhes-Rivière	Céline	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Mtimet	Narjès	Maître de conférences	DPASP
M	Mortier	Jérémy	Maître de conférences associé	DEPEC
M	Nudelmann	Nicolas	Maître de conférences	DEPEC
M	Pignon	Charly	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
M	Polack	Bruno	Maître de conférences	DSBP
Mme	Quéré	Émilie	Ingénieur de recherche (DMV)	DEPEC
Mme	Ravary-Plumioën	Bérandère	Ingénieur de recherche (DMV)	DPASP
M	Reyes-Gomez	Edouard	Maître de conférences	DSBP
Mme	Rose	Hélène	Maître de conférences associé	DSBP
M	Tanquerel	Ludovic	Maître de conférences	DEPEC

Remerciements

À la Présidente du Jury de cette thèse, Mme Bénédicte GRIMARD-BALLIF, Professeure à l'EnvA,

Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter de présider le jury de thèse. Mes plus sincères hommages.

À Mme Fanny PILOT-STORCK, Professeure à VetAgroSup,

Merci pour votre implication et grand intérêt pour ce sujet mêlant les passions de la physiologie et de l'ornithologie. Ma plus sincère reconnaissance à votre disponibilité et bienveillance tout au long de la réalisation de cette thèse.

À M. Pascal ARNÉ, Maître de conférences à l'EnvA,

Pour avoir accepté d'être examinateur de cette thèse.

À ma famille,

Pour avoir longtemps supporté mais aussi soutenu cette passion pour les oiseaux depuis des années.

Table des matières

Liste des figures.....	3
Liste des tableaux	5
Liste des abréviations.....	7
Introduction	9
Première partie : Généralités sur la migration	11
1. Phénomène migratoire dans le règne animal	11
A. Définition	11
B. Quelques records.....	11
2. Phénomène migratoire chez les oiseaux.....	12
A. Les différents types de migrants.....	12
a. Migrants occasionnels	12
b. Espèces migratrices.....	12
c. Types de migrations.....	12
B. Objectifs de la migration.....	15
a. Se reproduire	15
b. Migration irruptive.....	15
c. Migration de mue	16
C. Calendrier de la migration.....	16
a. Migration de printemps et d'automne.....	16
b. Migration et rythme biologique	16
3. Etudes de la migration des oiseaux.....	18
A. Méthodes de suivi des populations.....	18
B. Nouvelles technologies et étendue des données disponibles	19
C. Limites et nécessité de modéliser.....	19
Deuxième partie : Déterminisme de la migration	21
1. Déterminisme génétique et évolutif	21
A. Migration et évolution	21
B. Génétique de la migration.....	22
C. Imprégnation parentale	23
2. Endocrinologie de la migration	23
A. Phases endocriniennes.....	23
a. Phase de développement	23
b. Phase mature.....	24
c. Phase d'arrivée	24
B. Hormones impliquées dans la migration.....	24
a. Hormone thyroïdienne.....	24
b. Testostérone	24
c. Glucagon.....	25
d. Glucocorticoïdes	25
e. Leptine	25
f. Ghreline	25
g. Prolactine	26
C. Synthèse	26
3. Métabolisme énergétique lors de la migration	28
A. Besoins et apports énergétiques	28
a. Modifications phénotypiques en réponse aux besoins énergétiques	28
b. Les acides gras : substrats énergétiques idéaux	28
c. Catabolisme protéique	29
B. Les acides gras comme principale source d'énergie	29

a. Types d'acides gras	29
b. Transport des acides gras.....	30
c. Stockage et utilisation	31
C. Lutter contre le stress oxydant.....	32
a. Enjeux du métabolisme lipidique.....	32
b. Capacités anti-oxydantes endogènes	33
c. Alimentation et anti-oxydants	34
Troisième partie : Le vol longue distance	35
1. Mécanique du vol longue distance	35
A. Appareil cardio-vasculaire.....	35
a. Modifications cardiaques.....	35
b. Densité capillaire.....	36
c. Modification de la concentration en hémoglobine	36
B. Appareil respiratoire	36
a. Particularités de l'appareil respiratoire des Oiseaux	36
b. Variation des différents paramètres respiratoires.....	38
C. Le vol.....	38
a. Morphologie et type de vol	38
b. Les muscles du vol.....	39
c. Modifications de l'ultrastructure du muscle	40
2. Navigation et orientation.....	41
A. Modalités d'orientation	41
a. Apprentissage de l'itinéraire : migrateur voyageant en groupe et notion de compas de navigation	41
b. Nécessité d'un modèle d'orientation innée.....	42
c. Le champ magnétique.....	42
B. Sensibilité et intégration des signaux magnétiques.....	43
a. Voie de conduction électrique	43
b. Voie de conduction par particules magnétiques.....	43
c. Voie de conduction par la lumière.....	44
C. Autres modes d'orientation	47
a. Etoiles et soleil	47
b. Lumière polarisée.....	47
c. Olfaction.....	48
3. Réponses aux différentes contraintes	48
A. Contraintes liées à l'environnement	48
a. Manque d'oxygène et altitude	48
b. Climat.....	49
B. Contraintes à l'échelle individuelle	50
a. Température interne.....	50
b. Manque de sommeil.....	50
c. Immunité	50
C. Influence de l'être humain sur la migration	51
a. Changement climatique	51
b. Perturbations de l'orientation	51
c. Obstacles sur le trajet	51
Conclusion.....	53
Liste des références bibliographiques	55

Liste des figures

Figure 1 : Illustration de la Sterne arctique d'après A.Betgé-Brezetz.	11
Figure 2 : Front de migration étroit du Bécasseau maubèche (<i>Calidris canutus</i>) d'après de Fouw, 2016.	13
Figure 3 : Voies de migrations parallèles du Pinson des arbres (<i>Fringilla coelebs</i>) d'après Newton, 2007.	13
Figure 4 : Corridors migratoires de la Bernache nonnette (<i>Branta leucopsis</i>) d'après Scott et Rose, 1996.	14
Figure 5 : Arrivée différentielle des mâles et des femelles sur les sites de reproduction et d'hivernage de passereaux migrants transsahariens d'après Briedis <i>et al.</i> , 2019.	15
Figure 6 : Modèle théorique des effets des conditions environnementales sur les étapes printanières et automnales de la migration, basé sur des études des migrants terrestres de la zone tempérée nord d'après Cornelius <i>et al.</i> , 2013.	17
Figure 7 : Schéma des composantes oscillatoires du pacemaker circadien aviaire et de certaines de leurs interactions, ainsi que des sites des photorécepteurs influençant le système pacemaker d'après Gwinner et Brandstätter, 2001.	18
Figure 8 : Barge rousse (<i>Limosa lapponica</i>) munie d'une balise Argos (« Balises Argos pour le suivi des animaux sauvages »).....	19
Figure 9 : Théorie de la dispersion-migration d'après Salewski et Bruderer, 2007.....	21
Figure 10 : Transduction des différents signaux environnementaux par l'hypothalamus d'après Sharma <i>et al.</i> , 2023.	22
Figure 11 : Modèle suggéré pour les influences endocriniennes sur la prise alimentaire via les neuropeptides dans le noyau arqué de l'hypothalamus d'après Scanes and Dridi, 2022.	23
Figure 12 : Etapes endocriniennes de la migration d'après Scanes and Dridi, 2022.....	27
Figure 13 : Hormones impliquées dans la migration d'après Scanes and Dridi, 2022.....	27
Figure 14 : Influence de la composition en acides gras de l'alimentation sur le vol migratoire d'après Price, 2010.	30
Figure 15 : Transport des acides gras libres dans le sang chez les oiseaux d'après Jenni-Eiermann, 2017.	30
Figure 16 : Aperçu des principaux processus de transport des acides gras des adipocytes vers les mitochondries musculaires d'après Price, 2010.....	31
Figure 17 : Etat oxydatif et facteurs environnementaux et physiologiques chez les oiseaux migrants d'après McWilliams <i>et al.</i> , 2021.	32

Figure 18 : Réactions du système anti-oxydant endogène d'après McWilliams <i>et al.</i> , 2021.....	33
Figure 19 : Réactions chimiques d'anti-oxydants alimentaires d'après McWilliams <i>et al.</i> , 2021.	34
Figure 20 : Représentation schématique du poumon droit et des sacs aériens d'un oiseau, ainsi que de la circulation des gaz dans le système pulmonaire lors de l'inspiration A et de l'expiration B d'après "Inhaled Anesthesia for Birds", 2001.....	37
Figure 21 : Fréquence cardiaque et fréquence de battements d'ailes chez des Pélicans blancs dans différentes conditions de vol d'après Weimerskirch <i>et al.</i> , 2001.....	39
Figure 22 : L'entonnoir d'Emlen d'après Engelmann, 2009.....	41
Figure 23 : Schéma des canaux semi-circulaires et de la localisation des isoformes de canaux ioniques voltage-dépendants (VGIC) d'après Nimpf <i>et al.</i> , 2019.....	43
Figure 24 : Analogie de la magnétoréception par la lumière d'après Hore et Mouritsen, 2016.....	45
Figure 25 : Localisation du cluster N et ses voies afférentes d'après Scanes and Dridi, 2022.	46
Figure 26 : Facteurs environnementaux et orientation lors de la migration d'après Wiltschko et Wiltschko, 1990.....	48
Figure 27 : Illustration de l'Oie à tête barrée d'après A.Betgé-Brezetz.....	49
Figure 28 : Illustration de l'Oie à tête barrée d'après A.Betgé-Brezetz.....	49

Liste des tableaux

Tableau 1 : Propriétés des différents substrats énergétiques chez les oiseaux d'après Jenni et Jenni-Eiermann, 2017.....28

Tableau 2 : Causes de collision et moyennes d'effectifs d'oiseaux atteints par an aux Etats-Unis d'après Erickson et al., 200152

Liste des abréviations

AcylCoA : Acyl-coenzyme A

ADCY8 : Adénylate cyclase 8

ADCYAP1 : *Adenylate cyclase activating polypeptide 1*

AGRP : *agouti-related protein*

ARNm : Acide ribonucléique messenger

ATP : Adénosine triphosphate

BK : Canaux potassiques

CART : *cocain-and-amphetamin regulated transcript*

CAT : catalase

Cav1.3 : Canaux calciques voltage-dépendant

CPT : carnitine palmitoyltransférase

CRYP4 : Cryptochrome 4

CS : Citrate synthase

FABPpm : *plasma-membrane fatty acid binding protein*

FAD : Flavine adenine dinucléotide

FAT/CD36 : *Fatty acid translocase/cluster of differentiation 36*

FFA : *Free fatty acid*

FOG : *Fast oxidative glycolytic*

GnRH : *Gonadotropin releasing hormone*

GPx : Gluthation peroxidase

H-FABP : *Heart fatty acid binding protein*

HOAD : 3-hydroxyacyl-CoA déshydrogénase

HSL : Lipase hormono-sensible

IBM : *Individual-based model*

KEAP1 : *Kelch-like ECH-associated protein 1*

LCACS : Acyl-CoA synthase à longue chaîne

LPO : Ligue de protection des oiseaux

NEFA : Acide gras non estérifié

NPY : Neuropeptide Y

NRF2 : *NF-E2-related factor 2*

POMC : pro-opiomélanocortine

PPAR : récepteur activé par les proliférateurs de peroxyosomes

PrV : Noyau principal

RS : espèces réactives

SOD : Superoxyde dismutase

SpV: Noyau spinal du complexe trijumeau dans le tronc cérébral

T3 : triiodothyronine

T4 : thyroxine

TG : Triglycéride

TSH : *Thyroid Stimulating Hormone*

VGIC : Canaux ioniques voltage-dépendants

VLDL : *Very Low Density Lipoprotein*

Introduction

« L'histoire des oiseaux migrateurs est avant tout une promesse, la promesse du retour », ainsi s'ouvre le reportage réalisé par Jacques Perrin qui aura nécessité 3 années de tournage pour suivre des oiseaux au cours de leur périple annuel (GALATEE FILMS, 2004). La fascination pour la migration des oiseaux est aussi ancienne que les premières civilisations. L'observation du comportement migratoire des oies sauvages par les Egyptiens serait à l'origine de l'exploitation de ces dernières pour le foie gras. L'arrivée des migrateurs rythme l'année, certains annonçant les beaux jours tandis que d'autres précèdent des temps plus rudes. Pour les concernés, la migration est une réelle course à la survie. L'entreprise d'un tel voyage repose sur un équilibre entre dépense énergétique et avantage évolutif. La migration est un processus d'adaptation exceptionnel : les oiseaux migrateurs s'accordent à changer d'environnement plutôt que de s'acclimater à un environnement changeant.

Récemment, les études et découvertes portant sur les oiseaux migrateurs se sont multipliées. Cela fait suite à l'arrivée de technologies efficaces de suivi mais également à la considération de ces mouvements réguliers comme indicateurs des variations environnementales.

Cette thèse se veut une synthèse des connaissances actuelles portant sur la physiologie de la migration. La première partie aborde les généralités sur le phénomène migratoire chez les oiseaux et les différents outils d'étude de suivi des populations. Dans un deuxième temps, elle traitera du déterminisme de la migration ainsi que de l'endocrinologie et du métabolisme associés. Enfin, la troisième partie se penchera sur les mécanismes physiologiques mis en place durant le trajet au niveau des différents appareils cardio-respiratoire et musculaire, puis les moyens d'orientation et enfin les réponses aux différentes contraintes environnementales rencontrées.

Première partie : Généralités sur la migration

1. Phénomène migratoire dans le règne animal

A. Définition

Le terme « migration » est issu du latin *migratio* qui signifie passage d'un endroit à un autre (« MIGRATION: Etymologie de MIGRATION »). Chez les animaux la migration désigne un phénomène saisonnier durant lequel se produisent des mouvements de populations animales. Le phénomène migratoire concerne des animaux de toutes classifications et se produit dans tous les milieux : aquatique, aérien et terrestre. La diversité des espèces migratrices induit une diversité des stratégies et objectifs qui conduisent à ces mouvements de population (Zucca, 2022). Toutes ces espèces ont cependant en commun la nécessité de répondre à un besoin de survie. Contrairement à des espèces dites sédentaires, les espèces migratrices n'ont trouvé comme seule solution pour s'adapter aux variations saisonnières d'un milieu que de le quitter sur une certaine période.

B. Quelques records

Certaines espèces animales sont remarquables de par les conditions ou durées de voyage qu'elles peuvent endurer. La distance la plus longue parcourue revient au Puffin fuligineux (*Ardenna grisea*) réalisant jusqu'à 70 000km au-dessus des océans pendant une dizaine de mois traversant ainsi l'Océan Pacifique du Nord au Sud (« www.migration.net »).

La Sterne arctique (*Sterna paradisaea*) représentée sur la Figure 1 hiverne en Antarctique et revient chaque été nicher en Arctique. Elle peut parcourir environ 22 000 km en 40 jours et ce de deux fois dans l'année. Au cours de leur vie, soit une trentaine d'années, certains individus auront parcouru la distance équivalant à trois allers-retours de la Terre à la Lune (Zucca, 2022).

Figure 1 : Illustration de la Sterne arctique d'après A.Betgé-Brezetz.



La Barge rousse (*Limosa lapponica*) est quant à elle capable d'effectuer un trajet de presque 13 000 km sans escale en une dizaine de jours en partant de l'Alaska pour atterrir en Nouvelle-Zélande. Les migrateurs sont aussi confrontés à la topographie et notamment aux reliefs. L'oie à tête barrée (*Anser indicus*) peut franchir jusqu'à 10 000 m d'altitude (Zucca, 2022).

2. Phénomène migratoire chez les oiseaux

A. Les différents types de migrateurs

a. *Migrateurs occasionnels*

Les oiseaux restant assignés à un territoire ou une région sont dit sédentaires. Les espèces considérées comme sédentaires sont par exemple celles retrouvées en forêt ou encore dans les villes et jardins et en zone équatoriale. Cependant, il n'est pas possible de considérer qu'aucun individu d'une espèce donnée ne présentera de comportement migratoire notamment pour les sédentaires de régions plus arides. Ces individus d'une espèce reconnue sédentaire sont appelés migrateurs occasionnels ou partiels. La migration ne présente pas un intérêt évolutif majeur, pour l'espèce, mais un individu peut être amené à présenter un comportement migratoire pour sa propre survie. C'est le cas par exemple de la Mésange huppée (*Lophophanes cristatus*), petit passereau sédentaire des forêts françaises qui montre, dans des régions plus au nord comme les pays baltes, des comportements migratoires chez certains individus, bien que les distances parcourues restent courtes (Zucca, 2022).

b. *Espèces migratrices*

Les espèces migratrices peuvent être classées en deux catégories. Les espèces de courtes à moyenne distance effectuent des migrations ne dépassant pas le millier de kilomètres. Les espèces migratrices à longue distance sont pour la plupart des migrateurs stricts. En France, la plupart des migrateurs à longue distance sont des migrateurs transsahariens qui partent hiverner en Afrique. Certains migrateurs à longue distance ont été amenés à se sédentariser comme la Cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) en Alsace et entrent alors dans la catégorie de migrateurs partiels. La migration est à considérer à l'échelle de l'espèce mais aussi des populations. Chez le Tarier pâtre (*Saxicola rubicola*), les populations européennes migrent sur des courtes à moyennes distances tandis que la sous-espèce africaine *axillaris* est sédentaire (Zucca, 2022).

c. *Types de migrations*

Les types de trajets et stratégies migratoires peuvent être très différents. Le front de migration correspond à la zone dans laquelle une population ou une espèce migratrice transite. Les oiseaux migrant dans des fronts étroits de migration évoluent dans une aire géographique restreinte appelé corridor de migration. Le Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*) par exemple suit la côte ouest de l'Afrique pour rejoindre le sud du continent (Boere et Dodman, 2019a). Son front de migration est représenté sur la Figure 2. Les espèces migrant sur des fronts larges présentent au contraire une grande disparité de trajets. Chez certaines de ces espèces, les trajets varient d'une année à l'autre mais suivent des voies parallèles (Figure 3) comme pour le Pinson des Arbres (*Fringilla coelebs*).

Chez d'autres, ce sont les différentes populations d'une même espèce qui migrent dans plusieurs corridors comme pour la Bernache nonnette (*Branta leucopsis*), représentés sur la Figure 4.

Figure 2 : Front de migration étroit du Bécasseau maubèche (*Calidris canutus*) d'après de Fouw, 2016.

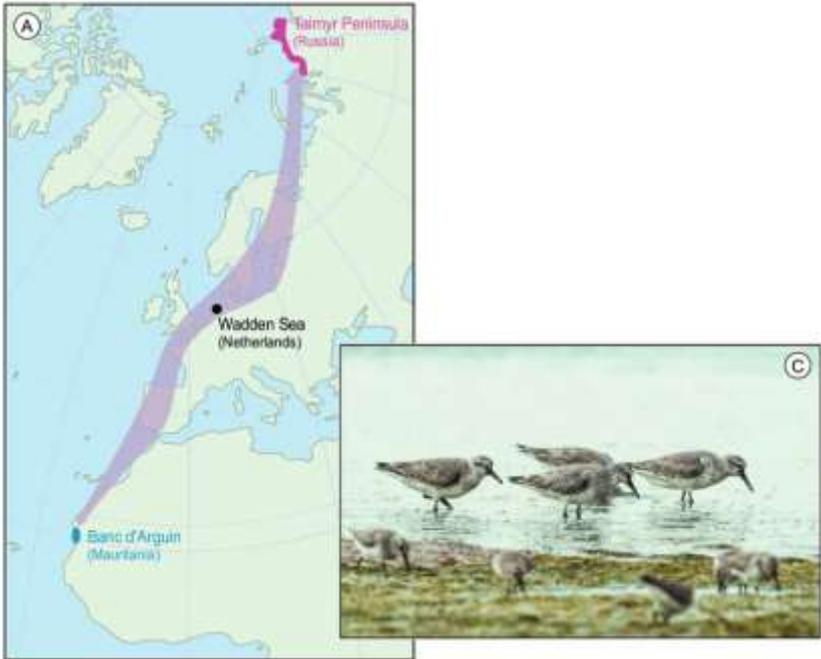


Figure 3 : Voies de migrations parallèles du Pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) d'après Newton, 2007.

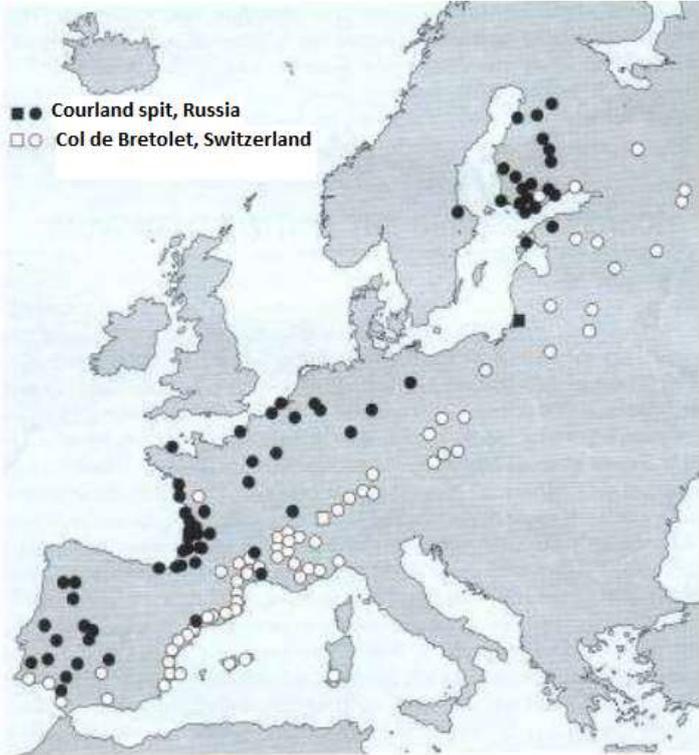


Figure 4 : Corridors migratoires de la Bernache nonnette (*Branta leucopsis*) d'après Scott et Rose, 1996.



Enfin, la migration est dite en boucle lorsque les trajets aller et retour diffèrent et la migration « saute-mouton » est caractérisée par le fait qu'une espèce passe par-dessus le trajet d'une autre population (Boere et Dodman, 2019a).

Plutôt que de suivre un schéma typique de migration d'un pôle vers un autre, certaines espèces montagnardes effectuent une migration altitudinale. Elles fuient les conditions arides des sommets vers les plaines (« Diversité des migrations - www.migration.net »).

B. Objectifs de la migration

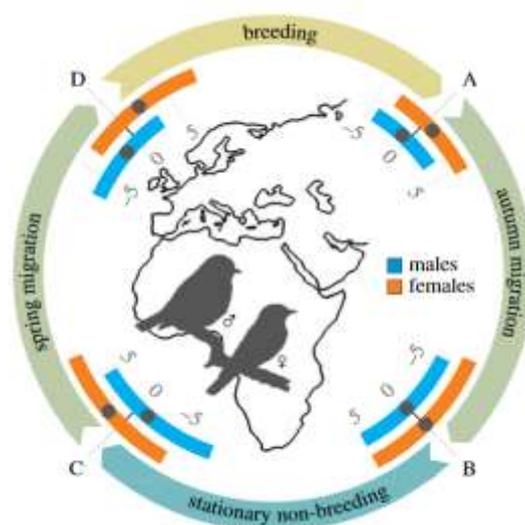
a. Se reproduire

L'objectif de survie de toute espèce animale passe par la reproduction. La reproduction apparaît donc comme l'objectif principal de la migration. Le site de reproduction visé par les oiseaux migrateurs leur permet de disposer des ressources nécessaires pour subvenir aux besoins liés à la période de pré-ponte soit la compétition sur le territoire et pour les femelles et la fabrication du nid, puis à la ponte et du nourrissage des jeunes (Zucca, 2022). Les mâles sont souvent les premiers à arriver sur le site de reproduction comme le montre la Figure 5 chez des passereaux migrateurs transsahariens (Briedis *et al.*, 2019). Cette arrivée précoce peut leur permettre de se préparer à la concurrence notamment en conquérant un territoire rapidement.

Figure 5 : Arrivée différentielle des mâles et des femelles sur les sites de reproduction et d'hivernage de passereaux migrateurs transsahariens d'après Briedis *et al.*, 2019.

Différences dans le calendrier de migration des mâles (bleu) et des femelles (orange) des oiseaux migrateurs afro-paléarctiques sur de longues distances.

(A) Départ du site de reproduction, (B) arrivée au site de non-reproduction, (C) départ du site de non-reproduction, (D) arrivée au site de reproduction.



b. Migration irruptive

Certaines espèces ne se basent pas sur un site de reproduction pour guider leur mouvement. Leurs déplacements sont médiés uniquement par la présence d'une certaine ressource. Ce sont des migrateurs irruptifs. Il s'agit par exemple de rapaces suivant la migration de certaines de leur proies, de passereaux granivores ou frugivores qui suivent les cycles de fructification de certains arbres (Zucca, 2022). Ces oiseaux disposent d'une forte capacité d'adaptation en termes de reproduction mais sont tributaires de la présence de la ressource recherchée.

c. Migration de mue

La migration de mue est une migration entreprise pour accéder à un site sur lequel l'oiseau effectue une mue complète. Elle est particulièrement décrite chez les Anatidés mais existe aussi chez les Alcidés, Poedicepedidés et Gaviidés. Durant cette période, l'oiseau peut être dépourvu de plume de vol et rendu très vulnérable (Boere et Dodman, 2019). Les sites recherchés doivent donc être peu perturbés et présenter une abondance en ressources nécessaires au renouvellement des plumes. Les Tadornes de Belon (*Tadorna tadorna*) se retrouvent à plus de 100 000 individus en Allemagne profitant de la présence d'une espèce particulière de crustacé pour pouvoir effectuer leur mue (Boere et Dodman, 2019; Zucca, 2022).

C. Calendrier de la migration

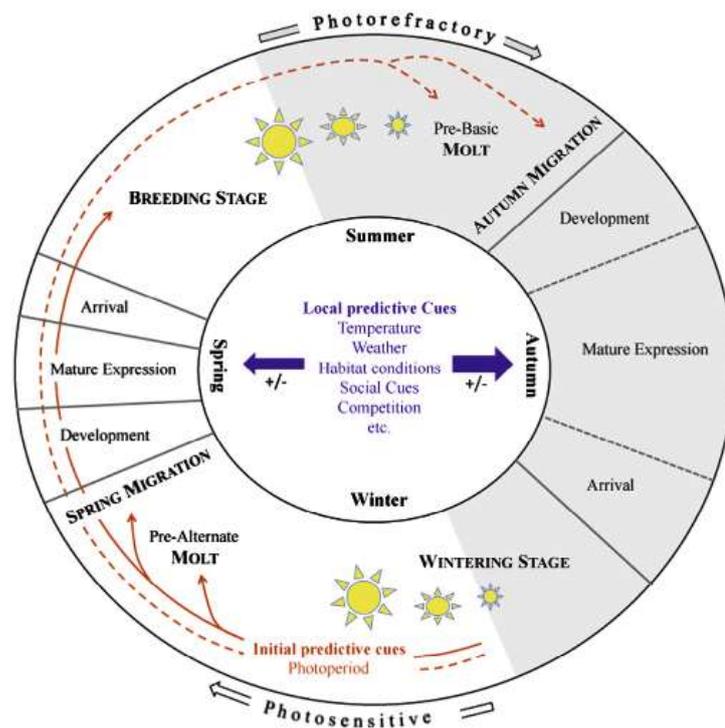
a. Migration de printemps et d'automne

On distingue deux périodes de migration. La migration printanière suit la fin de la période d'hivernage. Les oiseaux migrent depuis le lieu d'hivernage souvent situé dans des basses latitudes pour retrouver leur site de reproduction. Les départs en migration ont lieu à partir de février et peuvent s'étendre jusqu'à mai. A leur arrivée, les oiseaux enchainent parade nuptiale, accouplement, ponte et élevage des jeunes. Lorsque les jeunes sont capables de voler, les espèces migratrices se préparent pour la migration d'automne. Désormais, il s'agit de retourner sur le site d'hivernage. La migration automnale peut être précédée d'une mue (Cornelius *et al.*, 2013).

b. Migration et rythme biologique

Le rythme circannuel est un ensemble de mécanismes physiologiques qui se répète chaque année. Le rythme circadien, aussi appelé horloge interne, correspond aux mécanismes physiologiques quotidiens (Gwinner, 1996). Chez les oiseaux migrateurs, le rythme circannuel met en jeu la photopériode. Celle-ci est perçue par l'axe hypothalamo-hypophysaire (HPG). La migration printanière est initiée par l'augmentation de la photopériode préparant les mécanismes liés notamment à la reproduction. La diminution de la photopériode ou photoraréfaction précède la migration automnale. La lumière n'est pas le seul élément de l'environnement perçu par les oiseaux pour partir en migration. Les contraintes liées aux ressources, au climat, à la compétition ou la présence de prédateurs sont autant d'éléments qui entrent en compte dans la décision de départ (Ramenofsky *et al.*, 2012). Un modèle de rythme circannuel des oiseaux migrateurs est représenté sur la Figure 6 (Cornelius *et al.*, 2013).

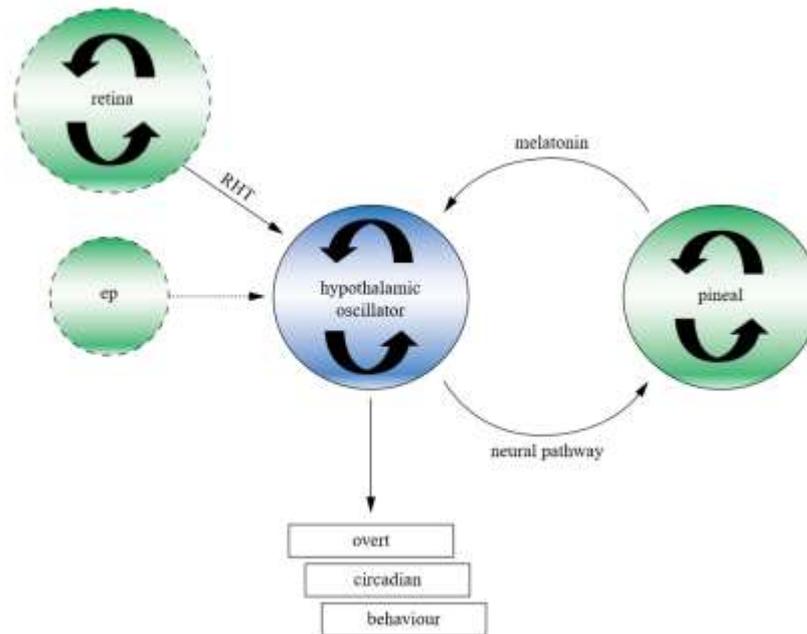
Figure 6 : Modèle théorique des effets des conditions environnementales sur les étapes printanières et automnales de la migration, basé sur des études des migrateurs terrestres de la zone tempérée nord d'après Cornelius *et al.*, 2013.



Le rythme circadien est aussi impliqué dans le départ en migration. Celui-ci est médié par différents structures sensibles à la photopériode. Les informations lumineuses sont perçues par l'épiphyse sécrétant la mélatonine, les photorécepteurs rétiniens ainsi que les photorécepteurs encéphaliques (Surbhi et Kumar, 2015) suivant le schéma représenté sur la Figure 7. La rythmicité de ce processus biologique ou pacemaker peut subir des variations expliquant les départs variables en migration. Chez certains petits passereaux migrateurs, la mélatonine plasmatique baisse de 30% durant la période migratoire lorsque les individus expriment un comportement d'agitation migratoire (Gwinner et Brandstatter, 2001).

Figure 7 : Schéma des composantes oscillatoires du pacemaker circadien aviaire et de certaines de leurs interactions, ainsi que des sites des photorécepteurs influençant le système pacemaker d'après Gwinner et Brandstatter, 2001.

fond vert : Système pacemaker, ep, photorécepteurs encéphaliques ; RHT : tractus rétino-hypothalamique



3. Etudes de la migration des oiseaux

A. Méthodes de suivi des populations

Le baguage est une technique de suivi des mouvements de population d'oiseaux par marquage individuel créée en 1911 (MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE, 2007). Elle consiste à placer autour du tarse ou du tibia de l'oiseau une petite bague métallique sur laquelle est inscrit un numéro propre à chaque individu et qui permet non seulement de suivre ses déplacements mais également de référencer des mesures prises lors de sa capture. Pour limiter le stress lié à la capture, la pose de bagues de couleurs permet d'identifier un oiseau à distance par combinaison. Les oiseaux sont capturés à l'aide de filets et relâchés une fois bagués et référencés. En France, l'ensemble des données collectées par baguage et la formation des acteurs sont assurés par le Centre de Recherches sur la Biologie des Populations d'Oiseaux. Cet organisme dépend du Muséum d'Histoire Naturelle. A l'échelle européenne, c'est l'*European Union for Bird Ringing* qui supervise l'ensemble des acteurs européens participant au suivi des populations d'oiseaux. Bien que non exhaustives, les données permises par le baguage n'en reste pas moins précieuses (MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE, 2007).

B. Nouvelles technologies et étendue des données disponibles

Les nouvelles technologies et leur application au monde du vivant ont permis d'affiner les connaissances sur la migration des oiseaux.

Les radars détectent les oiseaux par ondes électromagnétiques. Ils fournissent des informations sur la direction, l'altitude et la vitesse de vol. Ces données peuvent ainsi être confrontées à des mesures environnementales prises simultanément et permettre de comprendre les mécanismes inhérents au vol et au comportement migratoire. Les radars ne peuvent en revanche pas détecter l'espèce, ni l'effectif des vols (Govaere *et al.*, 2008).

Les données du *Global Positioning System* (GPS) par satellite ont également été exploitées pour suivre la migration. Les scientifiques ont équipé certains oiseaux avec des balises Argos (Figure 8). Ils ont ainsi accès à leurs coordonnées GPS plusieurs fois par jour grâce aux 8 satellites en orbite qui à 850 km détectent les balises par effet Doppler (« Wildlife Monitoring »).

Figure 8 : Barge rousse (*Limosa lapponica*) munie d'une balise Argos (« Balises Argos pour le suivi des animaux sauvages »).



C. Limites et nécessité de modéliser

Malgré les avancées technologiques, l'étude des mouvements de populations d'oiseaux reste encore limitée. Certains scientifiques tentent de modéliser des comportements sociaux ou de trajets migratoires pour comprendre et expliquer la migration. Le modèle individuel ou *Individual-based model* (IBM) est un modèle mathématique prenant en compte la variabilité individuelle des choix de comportements adaptatifs. Ils permettent de modéliser des mouvements de population en prenant en compte les propriétés de chaque individu. Chaque individu étant défini par plusieurs variables relatives, par exemple, à l'état physiologique, l'état comportemental ou encore sa localisation spatiale (DeAngelis et Grimm, 2014). Ce système a permis par exemple l'étude du comportement migratoire des Cigognes blanches (*Ciconia ciconia*) et les décisions de navigation prises en fonction des courants thermiques (van Loon *et al.*, 2011).

Deuxième partie : Déterminisme de la migration

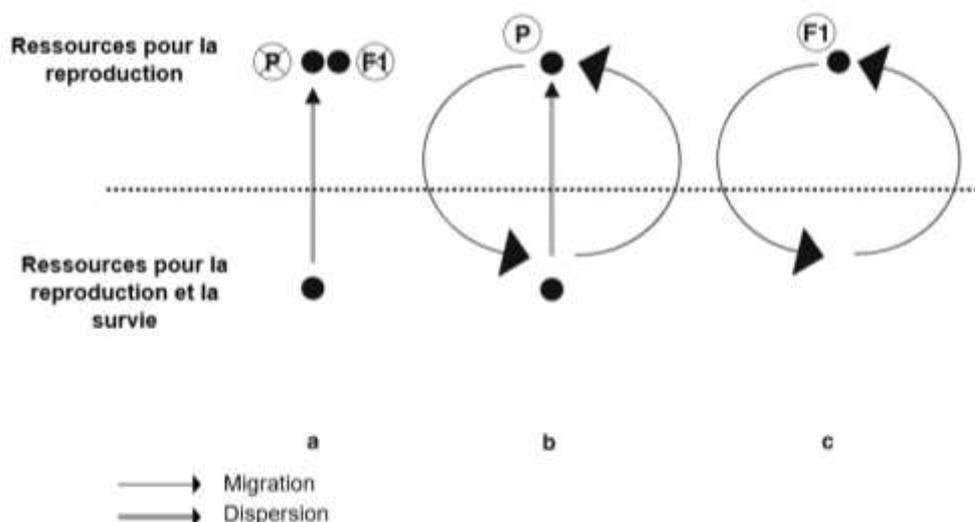
1. Déterminisme génétique et évolutif

A. Migration et évolution

De nombreuses théories ont été établies quant à l'origine évolutive des mouvements migratoires. A l'origine deux modèles s'affrontaient : la théorie du foyer nordique selon laquelle des conditions climatiques ont forcé des populations à migrer vers le Sud hors des périodes de reproduction et la théorie méridionale supposant qu'à l'inverse ce sont des espèces tropicales qui élargissent leur aire de reproduction vers des latitudes plus élevées (Berthold, 2001). Au-delà de la question sur la latitude, les théories sur l'évolution des mouvements d'oiseaux s'interrogent sur le point de départ de la migration d'un point de vue reproductif : les oiseaux migrent-ils d'une aire de reproduction vers une autre ou vers une aire de non-reproduction ? Les auteurs qui se sont penchés sur le sujet s'accordent à considérer que les critères impliqués dans les décisions de mouvements sont la concurrence inter-spécifique et intra-spécifique et la disponibilité des ressources. La théorie la plus récente est celle de la « dispersion-migration » représentée par la Figure 9. De leur aire de naissance, des juvéniles se disperseraient hors de leur aire de répartition. Ils se reproduiront dans des zones dont les conditions sont favorables à la reproduction. Si les ressources ne suffisent pas à la survie, les parents et leur progéniture mourront. Si les individus dispersés reviennent sur leur lieu de naissance suivis de leur descendants, ils pourront survivre et retourneront se reproduire dans leur aire de reproduction (Salewski et Bruderer, 2007).

Figure 9 : Théorie de la dispersion-migration d'après Salewski et Bruderer, 2007.

P : parent dispersé ; F1 : première génération issue de la dispersion ; a : Dispersion initiale puis mort par manque de ressources, b : mouvements de migration des individus dispersés permettant la survie, c : héritage du comportement migratoire à la descendance

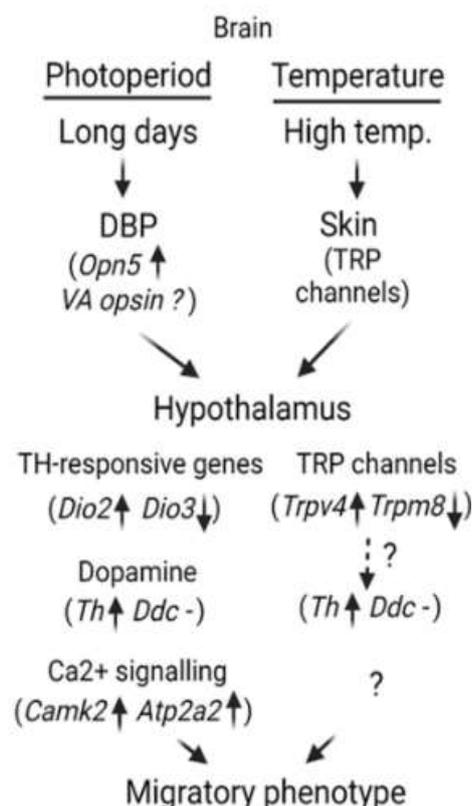


B. Génétique de la migration

En 1990, une expérience de croisement entre des populations migratrices et sédentaires de Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), a montré que 40% de la génération F1 présentait un comportement migratoire. Ces résultats laissent supposer les chercheurs que le caractère migrateur possède une composante génétique (Berthold *et al.*, 1990). Chez la même espèce, le comportement migratoire serait associé entre autres à la longueur de l'allèle du gène *adenylate cyclase activated polypeptide 1* (ADCYAP1). La protéine codée occupe de nombreuses fonctions physiologiques notamment au niveau du rythme circadien en lien avec la migration (Mueller *et al.*, 2011). Le gène *circadian locomotor output kaput* (CLOCK) a également été identifié comme associé au phénotype migratoire chez certaines espèces de migrateurs transsahariens (Bazzi *et al.*, 2016; Saino *et al.*, 2015). La distance de migration chez des Faucons pèlerins (*Falco peregrinus*), a été associée au gène codant l'adénylate cyclase 8 (ADCY8), l'ADCY8 jouant un rôle dans la mémoire à long terme (Gu *et al.*, 2021). De plus, la photopériode est un facteur environnemental influençant l'activité de certains gènes de l'hypothalamus dont certains sont impliqués dans le métabolisme chez une petite espèce de passereau (Majumdar *et al.*, 2015). La Figure 10 synthétise les résultats des différentes études portant sur l'influence de la photopériode et la température sur l'expression de certains gènes dans l'hypothalamus (Sharma *et al.*, 2023).

Figure 10 : Transduction des différents signaux environnementaux par l'hypothalamus d'après Sharma *et al.*, 2023.

DBP : *deep brain photoreceptor*, TRP channel : *transient receptor potential channel*



C. Imprégnation parentale

En plus du caractère inné, pour un bon nombre d'espèces d'oiseaux, la migration est pour la première fois acquise en suivant les adultes plus expérimentés. Le suivi de populations de Sternes caspiennes (*Hydroprogne caspia*) a montré le lien social existant entre les parents et leur progéniture avant et au cours de la migration et ce jusqu'au site d'hivernage. Les jeunes oiseaux ayant perdu le parent meneur à un stade précoce de la migration sont morts et les oiseaux subadultes, au cours de leur deuxième migration, suivaient le même itinéraire que celui entrepris avec leurs parents (Byholm *et al.*, 2022). Chez les Huîtriers pie (*Haematopus ostralegus*), le comportement migratoire des jeunes oiseaux sortis du nid suit le comportement paternel et non le comportement maternel et il n'est pas lié au moment de l'éclosion, ni à l'envol, ce qui laisse sous-entendre l'importance du lien social dans le comportement migratoire (Méndez *et al.*, 2021).

2. Endocrinologie de la migration

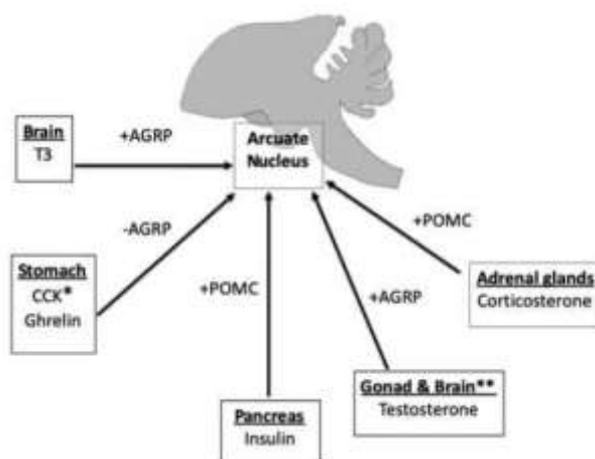
A. Phases endocriniennes

a. Phase de développement

La phase de développement est la phase durant laquelle l'oiseau migrateur se prépare à la migration. Elle se caractérise par un comportement d'hyperphagie lié à une accumulation de réserves de graisses et une augmentation de la masse corporelle. La structure identifiée comme impliquée dans le comportement d'hyperphagie des oiseaux pré-migrateurs est le noyau arqué. Il se situe dans l'hypothalamus. Deux catégories de neuropeptides y sont synthétisés : des neuropeptides orexigènes et des neuropeptides anorexigènes. Les neuropeptides orexigènes sont le neuropeptide Y (NPY) et l'*agouti-related protein* (AGRP), les anorexigènes sont la pro-opiomélanocortine (POMC) la *cocain-and-amphetamin regulated transcript* (CART). Le noyau arqué est situé en dehors de la barrière hémato-encéphalique le rendant sensible à de nombreuses hormones circulantes comme le montre la Figure 11 (Boswell et Dunn, 2017).

Figure 11 : Modèle suggéré pour les influences endocriniennes sur la prise alimentaire via les neuropeptides dans le noyau arqué de l'hypothalamus d'après Scanes and Dridi, 2022.

T3 : triiodothyronine, CCK : Cholécystokinine, AGRP : *Agouti related protein*, POMC : pro-opiomélanocortine



b. Phase mature

La phase d'expression mature a lieu durant la migration elle-même. Cette phase se caractérise par un métabolisme accru, le système endocrine doit pouvoir gérer l'utilisation des réserves de manière optimale. Le vol peut être interrompu par des escales au cours desquelles les oiseaux se réapprovisionnent. Il est très difficile d'évaluer sur le terrain l'état hormonal des oiseaux durant le vol, les escales offrent seulement une fenêtre d'aperçu du comportement endocrinien des oiseaux au cours de la migration (Cornelius *et al.*, 2013).

c. Phase d'arrivée

Lors de la phase d'arrivée les processus enclenchés en période pré-migratoire et migratoire se désorganisent. En fonction du type de migration, printanière ou automnale, les mécanismes endocriniens subissent des transitions pour répondre aux besoins physiologiques et au calendrier naturel des oiseaux. La migration printanière laisse place au schéma biologique lié à la reproduction tandis que la migration automnale laisse place à une grande disparité individuelle (Cornelius *et al.*, 2013).

B. Hormones impliquées dans la migration

a. Hormone thyroïdienne

Les hormones thyroïdiennes sont la thyroxine (T4) et la triiodothyronine (T3). Leur sécrétion est stimulée par la production de *Thyroid Stimulating Hormone* (TSH) par l'hypophyse, dont la sécrétion est influencée par la photopériode. Une expérience portant sur des Bruants à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) a consisté en une inhibition chimique des hormones thyroïdiennes sur des oiseaux captifs. Dans des conditions expérimentales stimulant une période de pré-migration printanière, les oiseaux dont la thyroïde était chimiquement inhibée ne montraient pas de comportement hyperphagique, d'hypertrophie musculaire ni d'agitation nocturne (signe de préparation au départ). L'administration de T4 chez ces mêmes oiseaux a montré un rétablissement de tous ces éléments, de même lors de l'administration de T3 avec un recouvrement des conditions de contrôle retardé par rapport à l'administration de T4 (Pérez *et al.*, 2016). De plus, la synthèse d'AGRP, neuropeptide orexigène, est activée par l'hormone T3 (Boswell et Dunn, 2017).

b. Testostérone

La testostérone est une hormone produite par les testicules des oiseaux. Les toutes premières études montrent un lien entre la prise de poids en période pré-migratoire expérimentalement induite par photostimulation et la présence des gonades chez des mâles Bruants à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*) (Stetson et Erickson, 1972). Ceci peut s'expliquer par la sensibilité du noyau arqué à la testostérone qui induit la production de NPY et AGRP (Boswell et Dunn, 2017). Cependant ces résultats sont remis en question et l'implication de la testostérone dans la migration reste encore à déterminer.

c. Glucagon

Le glucagon est un bon candidat concernant la régulation des réserves de graisses. A des concentrations élevée, son activité est lipolytique et pro-libératrice d'acides gras les rendant disponibles comme source d'énergie. A faible concentration, le glucagon favorise la lipogenèse et le stockage des graisses. Les variations saisonnières des concentrations en glucagon circulant et la sensibilité des tissus à ces taux circulants ont été mises en évidence par voie expérimentale (Hintz, 2000). Ces résultats sont en faveur d'une participation du glucagon à la régulation de la phase de développement de la migration mais d'autres recherches sont nécessaires pour le confirmer et l'expliquer.

d. Glucocorticoïdes

La corticostérone est le stéroïde surrénalien prédominant chez les oiseaux (Scanes et Dridi, 2022). Cette hormone joue un rôle important dans la régulation de la migration. Chez le Traquet motteux (*Oenanthe oenanthe*), une augmentation de corticostérone est observée pendant le coucher du soleil précédant la nuit de départ après une escale. Cela peut être mis en rapport avec une augmentation des besoins en énergie liés à la proximité du départ (Eikenaar *et al.*, 2020). En plus d'être un marqueur de départ en migration, des Barges rousses (*Limosa lapponica*) présentent, à l'arrivée, un niveau élevé de corticostérone. Un taux basal élevé de corticostérone semble maintenu tout le long du vol (Landys-Ciannelli *et al.*, 2002). En 2021, une revue des différentes études portant sur l'effet de la corticostérone sur la migration accorde un effet modéré sur la stimulation du départ et le soutien des vols longue durée (Bauer et Watts, 2021).

e. Leptine

De nombreuses hypothèses ont été émises concernant l'implication de la leptine dans la régulation des réserves de gras. Les oiseaux possèdent un analogue de la leptine, la présence de ce dernier a été récemment mise en évidence chez des Bécasseaux variables (*Calidris alpina*) dans le foie et les tissus adipeux (Kochan *et al.*, 2006). Cependant, l'administration de leptine chez des Bruants à gorge blanche (*Zonotrichia albicollis*) photostimulés n'a pas montré d'effet sur l'agitation migratoire, l'hyperphagie ou encore le stockage des graisses (Churchman et MacDougall-Shackleton, 2022). Le rôle de la leptine durant la migration reste encore largement inconnu.

f. Ghréline

La ghréline est une hormone synthétisée principalement dans la partie glandulaire de l'estomac et le proventricule mais elle est produite par d'autres organes digestifs comme l'intestin. Elle est présente sous deux isoformes : acylée et non acylée (Lupi *et al.*, 2022).

Chez des Cailles des blés (*Coturnix coturnix*) soumises à des conditions migratoires expérimentales, il a été mis en évidence un lien positif entre la concentration en ghréline et le gain de masse corporelle en fin de phase d'engraissement (Marasco *et al.*, 2022). Chez des Fauvettes de jardins (*Sylvia borin*) en migration printanière, la concentration de ghréline acylée est corrélée positivement aux réserves de graisses et a tendance à diminuer le comportement d'agitation

migratoire, tandis que l'injection de ghréline non acylée a été suivie d'une baisse de la prise alimentaire et une exacerbation de l'agitation migratoire (Goymann *et al.*, 2017). L'injection de ghréline sur des Parulines à croupion jaune (*Setophaga coronata*) au cours d'une escale a montré un départ plus rapide du site de libération (Lupi *et al.*, 2022).

La ghréline pourrait donc jouer un rôle informatif quant à l'état d'engraissement et participer à la décision de départ. Cependant une étude sur la concentration en ghréline chez des Merles noirs (*Turdus merula*) en migration automnale a montré une absence d'association entre la ghréline plasmatique et les réserves de graisses, l'agitation migratoire et la décision de départ (Eikenaar *et al.*, 2018). Le rôle exact de la ghréline et les mécanismes sous-jacents restent donc encore incertains et semblent différer selon les saisons de migration et les espèces.

g. Prolactine

La prolactine est synthétisée par l'hypophyse. Sa synthèse est soumise à la photopériode. Le rôle de la prolactine dans la migration reste encore largement incompris. Bien que non significative, l'augmentation de prolactine plasmatique associée à l'augmentation significative de corticostérone plasmatique et des réserves de graisses chez des Juncos ardoisés (*Junco hyemalis*) a laissé penser que la prolactine est impliquée dans la régulation de la migration notamment lors de la préparation au départ (Holberton *et al.*, 2008). L'implication de la prolactine dans la régulation de la migration reste encore à explorer.

C. Synthèse

Les étapes endocriniennes ainsi que les hormones impliquées sont résumées sur la Figure 12 et la Figure 13.

Figure 12 : Etapes endocriniennes de la migration d'après Scanes and Dridi, 2022.

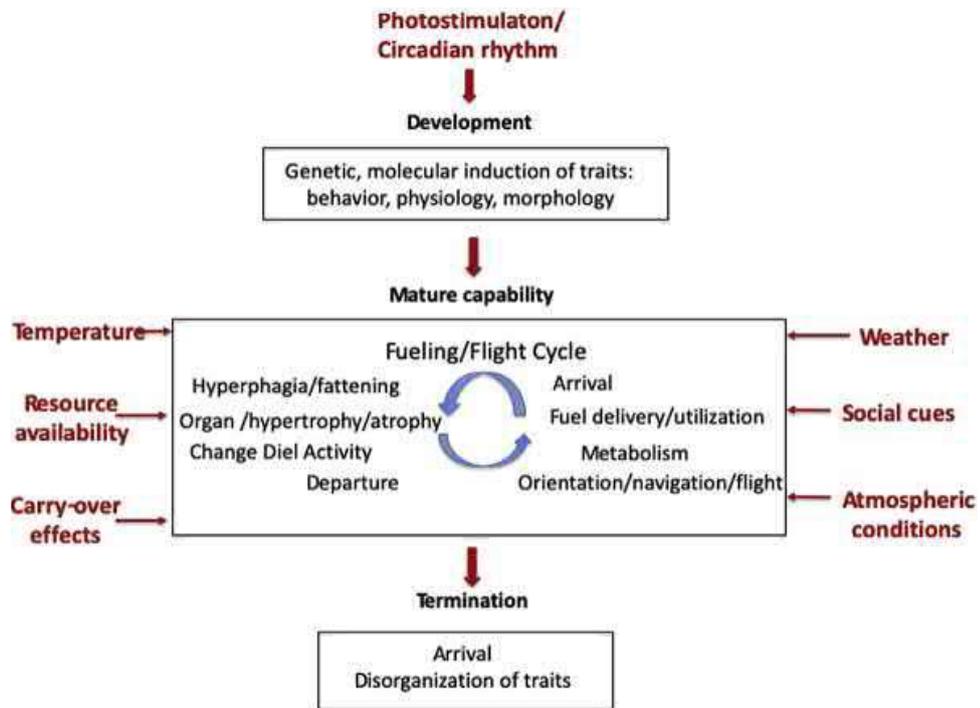
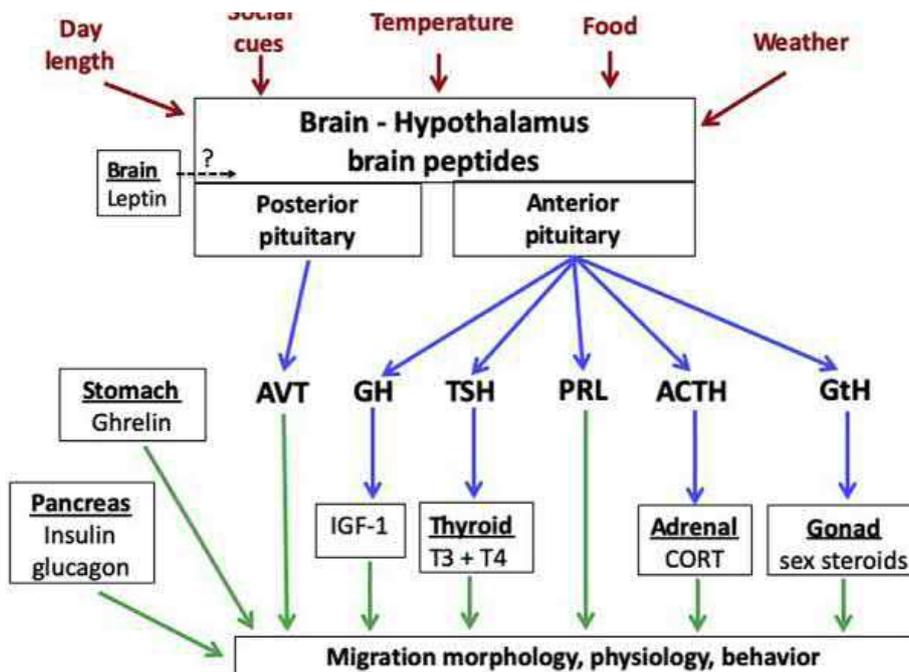


Figure 13 : Hormones impliquées dans la migration d'après Scanes and Dridi, 2022.

AVT : arginine vasotocin, GH : Growth Hormone TSH : Thyroid Stimulating Hormone PRL : Prolactine, ACTH : Hormone adrénocorticotrope, GtH: Gonadotrophine, IGF-1 : Insulin-like growth factor 1, T3 : triiodothyronine T4 : Thyroxine, CORT: Corticostérone



3. Métabolisme énergétique lors de la migration

A. Besoins et apports énergétiques

a. Modifications phénotypiques en réponse aux besoins énergétiques

L'appareil digestif des oiseaux migrateurs dispose d'une grande flexibilité phénotypique pour répondre aux besoins des différents stades de la migration. Lors du vol, il est relativement inactif et connaît donc une phase d'atrophie (King *et al.*, 2015). Cette atrophie compense l'augmentation des masses graisseuses et musculaires. Cette atrophie met 1 à 2 jours à se résorber lorsque les ressources sont à nouveau disponibles (McWilliams et Karasov, 2014). Lors de la phase d'engraissement, les organes digestifs jouent un rôle prépondérant. Les oiseaux doivent accumuler les réserves et optimiser l'absorption des nutriments contenus dans leur alimentation. Une étude a montré sur des Troglodytes familier (*Troglodytes aedon*) que l'augmentation de la prise alimentaire entraîne une augmentation en longueur et en masse de l'intestin (Dykstra et Karasov, 1992). Ces modifications de l'appareil digestif occupent un rôle prépondérant lors de la phase d'hyperphagie (McWilliams et Karasov, 2001).

b. Les acides gras : substrats énergétiques idéaux

L'énergie peut être apportée par 3 types de substrats énergétiques : glucides, lipides ou protéines. Les lipides sont la source majoritaire d'énergie chez les oiseaux migrateurs. 95% des dépenses énergétiques totales proviennent du métabolisme lipidique. Les critères sur lesquels sont évalués l'efficacité d'un métabolite sont : le coût de son transport, l'efficacité de l'approvisionnement des muscles pendant le vol, les effets indésirables liés à son métabolisme, et les facilités de ravitaillement. Le Tableau 1 montre les différentes propriétés du métabolisme des 3 types de substrats énergétiques. Les lipides sont ceux qui disposent de la plus haute densité énergétique, ils génèrent plus d'énergie chimique c'est-à-dire d'adénosine triphosphate (ATP) et leur stockage ne nécessite que peu d'eau contrairement aux protéines et au glycogène (Jenni et Jenni-Eiermann, 2000).

Tableau 1 : Propriétés des différents substrats énergétiques chez les oiseaux d'après Jenni et Jenni-Eiermann, 2017.

	Fat adipose tissue	Protein skeletal muscle or fat-free mass	Glycogen
Energy density per g wet mass (kJ g ⁻¹)	37.6	5.3	3.5–4.4
Moles high-energy phosphate produced per g wet mass	0.485	0.061	0.047–0.059
Total water production (g H ₂ O per g wet tissue)	1.10	0.82	0.89–0.91
Water produced (g H ₂ O per kJ expended from wet mass)	0.029	0.155	0.21–0.25
Water produced (g H ₂ O per Mol high-energy phosphate expended from wet mass)	2.27	13.4	15.1–19.4

c. Catabolisme protéique

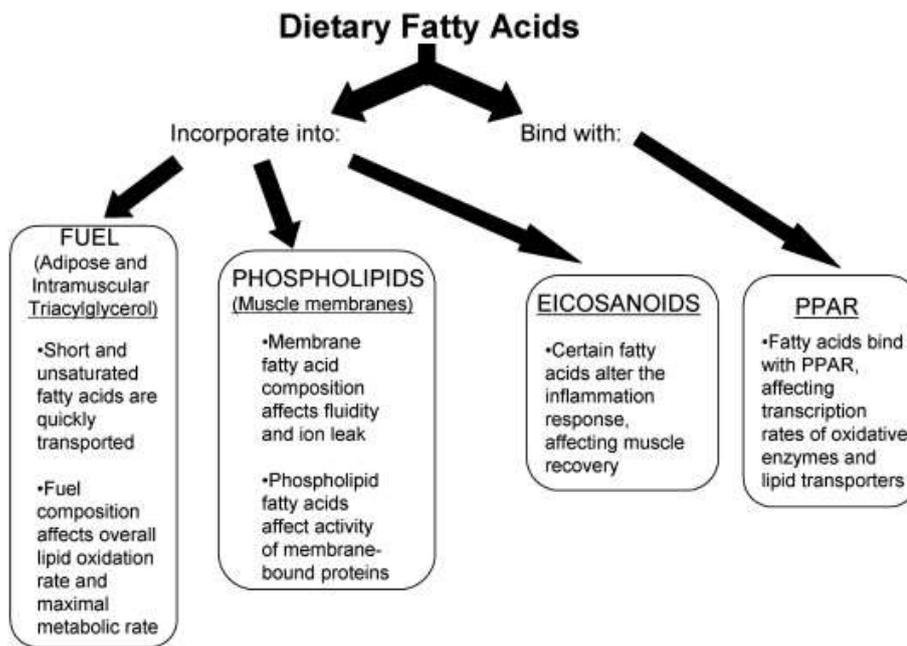
Les protéines contribuent à hauteur de 5% de l'apport énergétique (Jenni et Jenni-Eiermann, 2000). Elles n'en occupent pas moins une place importante lors de la migration. Elles sont indispensables au recouvrement de la masse intestinale lors d'escale. Cet apport s'effectue majoritairement par voie exogène à l'arrivée en escale (Muñoz-Garcia *et al.*, 2012). Les protéines servent aussi au cours du vol à réparer les dommages musculaires, elles jouent le rôle d'intermédiaires dans des réactions d'oxydation. Le catabolisme protéique durant le vol, entraînant une perte de masse maigre, peut être corrélé à la diminution de la masse corporelle au fur et à mesure que les réserves de graisses diminuent (Jenni-Eiermann, 2017). Enfin, leur catabolisme est associé à une libération d'eau beaucoup plus importante que celui des lipides. A terme, au cours d'un vol long, le catabolisme protéique permettrait de pallier les besoins accrus en eau. Chez des Grives à dos olive, le catabolisme protéique était accru lorsqu'elles étaient soumises à des conditions de faible humidité (Groom *et al.*, 2019).

B. Les acides gras comme principale source d'énergie

a. Types d'acides gras

Les acides gras courts insaturés sont mobilisés plus rapidement que les acides gras à longue chaîne saturés (Weber, 2009). Chez des Bruants à gorge blanche (*Zonotrichia albicollis*), les compositions en acides gras des phospholipides membranaires du muscle pectoral, les réserves de triglycérides intramusculaires et les tissus adipeux ont montré des variations saisonnières (Klaiman *et al.*, 2009). Les oiseaux semblent sélectionner leur alimentation et par la même occasion les types d'acides gras. Cela a été mis en évidence chez le Bécasseaux semipalmés (*Calidris pusilla*), dont le régime pré-migratoire préparant à 4 500km de vol sans escale est composé majoritairement d'un certain type d'arthropodes riches en acides gras polyinsaturés (AGPI) n-3. Ces acides gras agissent par deux voies : ils modifient l'environnement de certaines protéines membranaires et permettent ainsi la synthèse d'adénosine triphosphatases (ATPase) et se fixent sur le récepteur activé par les *Peroxisome Proliferator-Activated Receptors* (PPAR) lequel régule le métabolisme des lipides (Nagahuedi *et al.*, 2009). Le régime alimentaire et la sélection de certains acides gras, insaturés à chaîne moyenne, influencent les performances de vol par différents mécanismes (Pierce et McWilliams, 2014). La Figure 14 résume les hypothèses de l'influence de la composition en acides gras de l'alimentation des oiseaux migrateurs sur leur vol (Price, 2010).

Figure 14 : Influence de la composition en acides gras de l'alimentation sur le vol migratoire d'après Price, 2010.

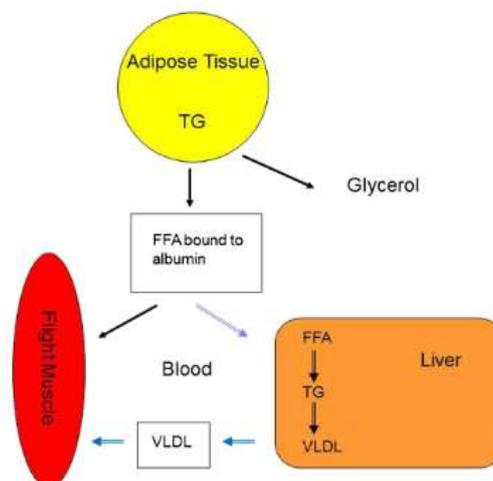


b. Transport des acides gras

Le catabolisme des acides gras nécessite un transport efficace. Les acides gras libres ou *Free Fatty Acid* (FFA) sont non solubles dans le sang. Pour être transportés, ils doivent être liés à une protéine. L'albumine est une protéine de transport majoritaire des FFA. Cependant sa concentration sanguine est limitée par la pression osmotique et la viscosité sanguine. Un nombre important de FFA est ainsi transporté par des lipoprotéines de très basse densité (VLDL). Ces VLDL se forment dans le foie à partir de triglycérides (TG). Cette forme de transport mise en évidence chez des petits passereaux est un moyen de contourner la surcharge en albumine occasionnée par le maintien d'un flux élevé de FFA dans le sang vers les muscles (Jenni-Eiermann, 2017). Les modalités de transport des FFA dans le sang son représentée sur la Figure 15.

Figure 15 : Transport des acides gras libres dans le sang chez les oiseaux d'après Jenni-Eiermann, 2017.

FFA : *Free fatty acid*, TG : Triglycéride, VLDL : *Very Low Density Lipoprotein*



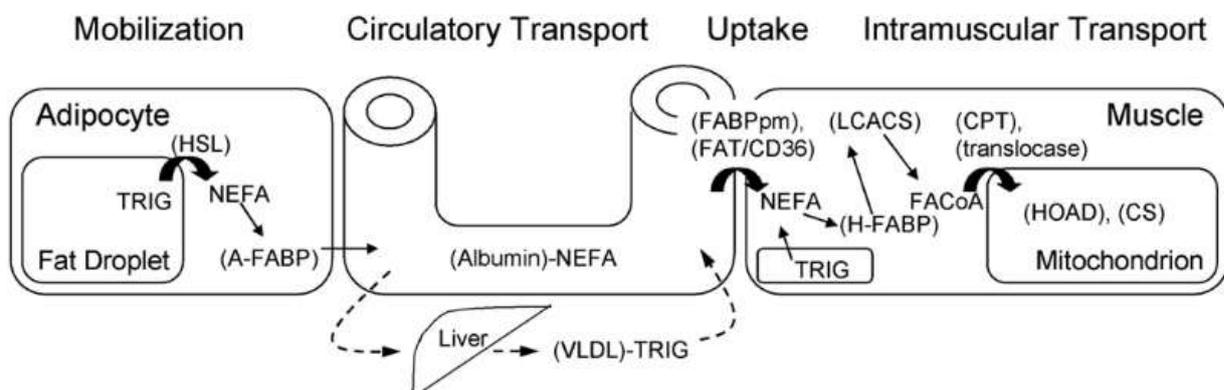
Les FFA doivent ensuite franchir la membrane cellulaire pour accéder à la mitochondrie. Ce transport s'effectue par le biais de protéines transmembranaires. Les protéines de la membrane cellulaire musculaire sont la *Fatty acid translocase Cluster of Differentiation 36* (FAT/CD36) et *plasma-membrane Fatty acid binding protein* (FABPpm), (Guglielmo, 2010). Au sein du cytosol des myocytes, la protéine responsable du transport de FFA est la *Heart Fatty acid binding protein* (H-FABP). Une expérience portant sur des Bécasseaux d'Alaska (*Calidris mauri*) suggère que l'expression de la H-FABP serait stimulée par le vol. Dans cette même étude, il a été montré que l'augmentation de l'absorption des FFA dans la circulation était plus liée à une hausse du niveau de H-FABP qu'une hausse des capacités d'oxydation (Guglielmo *et al.*, 2002). Toutes ces protéines de transport sont exprimées en grande quantité dans les membranes des muscles, ainsi l'expression de l'ARNm (Acide ribonucléique messenger) de ces 3 molécules peut augmenter de 70% à 110% en période de migration (McFarlan *et al.*, 2009).

c. Stockage et utilisation

Les acides gras sont stockés dans les adipocytes du tissu adipeux sous forme de triglycérides. Les triglycérides sont hydrolysés en acides gras non estérifiés (NEFA), au sein de l'adipocyte par une lipase hormono-sensible (HSL). Les NEFA sont ensuite acheminés vers la circulation sanguine par les protéines de liaison aux acides gras des adipocytes. Une fois acheminée jusque dans le cytosol des cellules musculaires, les NEFA sont transformés en acyl-coenzyme A (Acyl-CoA) par le biais d'une Acyl-CoA synthase à longue chaîne (LCACS). Ces Acyl-CoA pénètrent dans la mitochondrie grâce à la Carnitine Palmitoyl Transférase (CPT) et une translocase. Dans la mitochondrie, a lieu l'oxydation des lipides par le biais de la 3-hydroxyacyl-CoA déshydrogénase (HOAD) et le cycle de l'acide citrique, ou cycle de Krebs, par le biais de la citrate synthase (CS). Ces étapes sont résumées sur la Figure 16 (Price, 2010).

Figure 16 : Aperçu des principaux processus de transport des acides gras des adipocytes vers les mitochondries musculaires d'après Price, 2010.

TRIG : Triglycéride, HSL : Lipase hormonosensible, NEFA : acide gras non esterifiés, A-FABP: *adipocyte Fatty acid binding protein*, VLDL : *Very Low Density Lipoprotein*, FABPpm : *plasma-membrane Fatty acid binding protein*, FAT/CD36 : *Fatty acid translocase Cluster of Differentiation 36*, H-FABP: *Heart Fatty acid binding protein*, LCACS : Acyl-CoA synthase à longue chaîne, FAcCoA : *fatty acyl-CoA*, CPT : Carnitine Palmitoyl Transférase, HOAD : 3-hydroxyacyl-CoA déshydrogénase, CS : citrate synthase



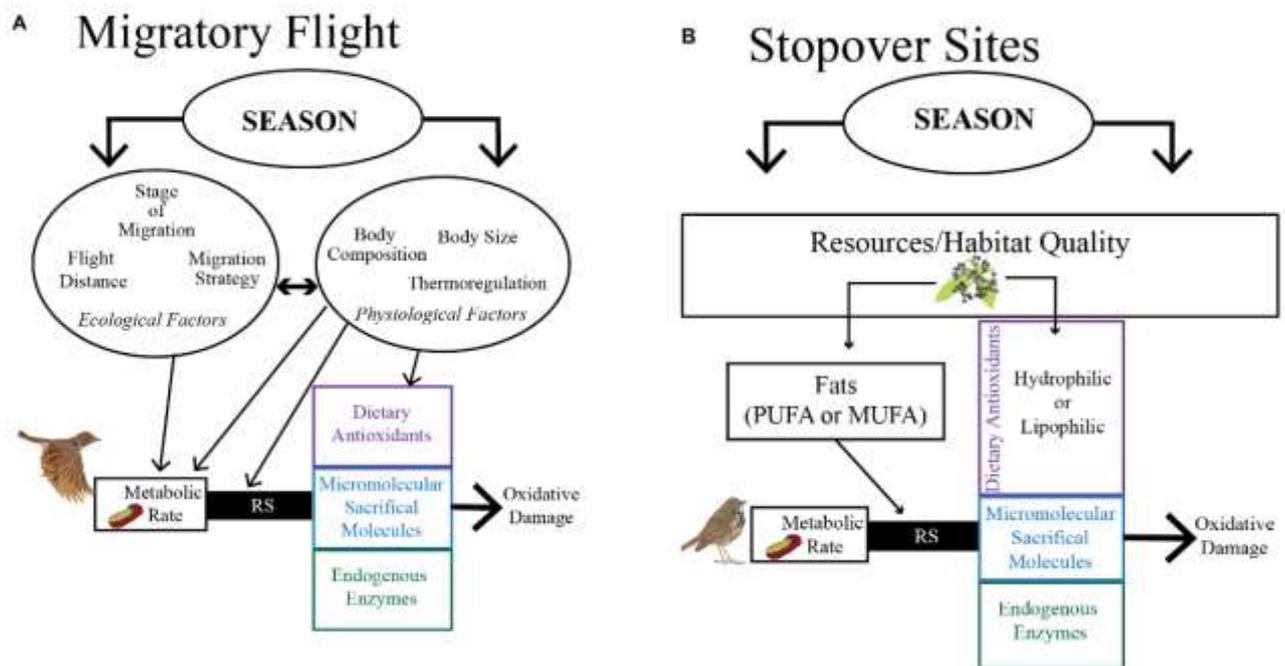
C. Lutter contre le stress oxydant

a. Enjeux du métabolisme lipidique

Le métabolisme des lipides met en jeu l'oxydation des acides gras insaturés conduisant à la formation de radicaux libres. Ces radicaux libres sont des molécules particulièrement instables. Ils peuvent engendrer des dommages tissulaires notamment la destruction des membranes cellulaires. Les oiseaux migrateurs doivent faire face à ces espèces réactives (RS) produites par l'oxydation des lipides. Les RS sont neutralisées en réagissant avec différentes molécules dites anti-oxydantes. La Figure 17 présente l'ensemble des facteurs écologiques et physiologiques susceptibles de faire varier l'état oxydatif des oiseaux migrateurs durant le vol ou lors des escales (McWilliams *et al.*, 2021). Chez des petits passereaux migrateurs, il a été prouvé que les capacités anti-oxydantes circulantes se développaient conjointement à l'accumulation des graisses, de plus, ils sont capables de réparer les dommages oxydatifs causés par un vol long lors de leurs escales (Skrip *et al.*, 2015). Les oiseaux migrateurs possèdent une capacité anti-oxydante susceptible de répondre au haut niveau de métabolisme lipidique, cette capacité met en jeu plusieurs acteurs moléculaires endogènes et exogènes.

Figure 17 : Etat oxydatif et facteurs environnementaux et physiologiques chez les oiseaux migrateurs d'après McWilliams *et al.*, 2021.

PUFA : *Poly-unsaturated fatty acid*, MUFA : *Mono-unsaturated fatty acid*, RS : Espèces réactives



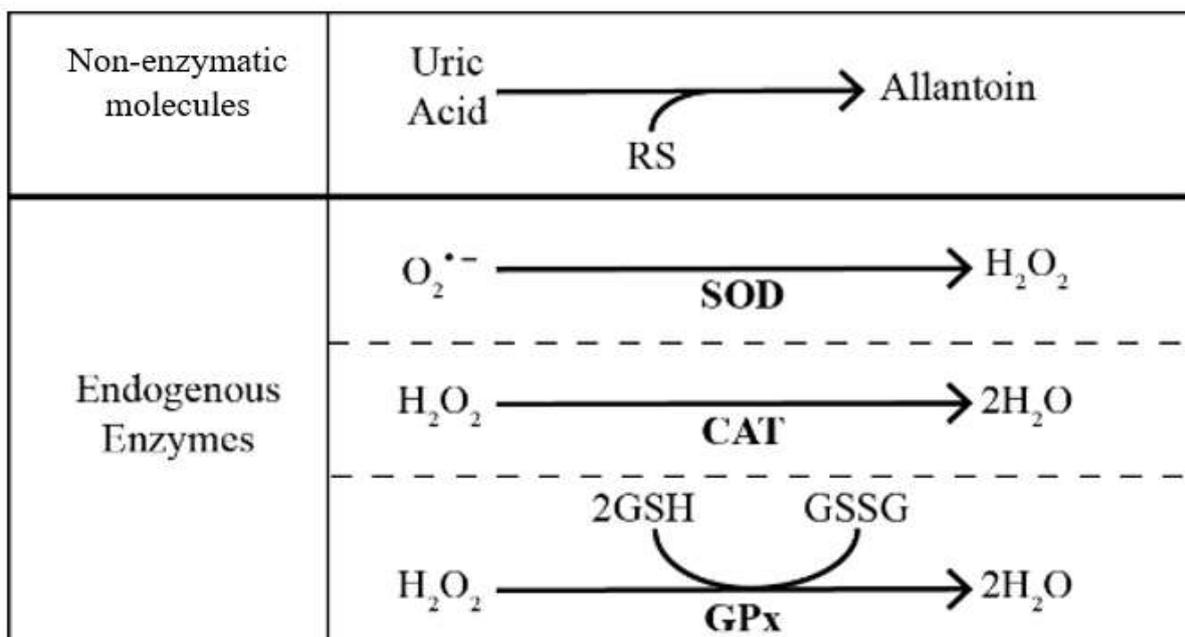
b. Capacités anti-oxydantes endogènes

La réponse anti-oxydative est médiée par le contrôle de l'expression des gènes responsables. Ces gènes sont activés par le *NF-E2-related factor 2* (NRF2). Ce facteur de transcription est inactif lorsqu'il est lié à la protéine *Kelch-like ECH-associated protein 1* (KEAP1). Chez les oiseaux, la protéine KEAP1 a connu une mutation, limitant son rétrocontrôle négatif sur NRF2 et participant à l'exacerbation de la réponse du système anti-oxydant (Castiglione *et al.*, 2020). Différentes réactions ont lieu pour neutraliser les RS ; ces réactions mettent en jeu des molécules non enzymatiques et enzymatiques.

Parmi les molécules non enzymatiques figurent, par exemple, l'acide urique. Celui-ci échange un électron avec la RS pour la transformer en allantoin qui va être éliminée. Les enzymes du système endogène sont représentées par la Superoxyde dismutase (SOD), la glutathion peroxydase (GPx) et la catalase (CAT). Ces enzymes se déclinent en différents types qui varient en séquence et localisation tissulaire. Des études portant sur différents oiseaux migrateurs montrent des augmentations relatives de certains de ces composés anti-oxydants (Cooper-Mullin et McWilliams, 2016). Les modalités de réactions des différentes molécules sont représentées sur la Figure 18. Chez des Diamants mandarin (*Taeniopygia guttata*), il a été montré que l'exposition à un exercice intense chez ces oiseaux entraînés conduisait à une meilleure coordination entre les 2 types d'anti-oxydants enzymatiques et non-enzymatiques avec une mobilisation de la GPx à court terme vers un relai par les anti-oxydants non enzymatiques à plus long terme (Cooper-Mullin *et al.*, 2019).

Figure 18 : Réactions du système anti-oxydant endogène d'après McWilliams *et al.*, 2021.

SOD : Superoxyde dismutase , CAT : catalase, GPx : Glutathion peroxydase, RS : Espèce réactive, GSH : Glutathion, GSSG : Glutathion disulfide

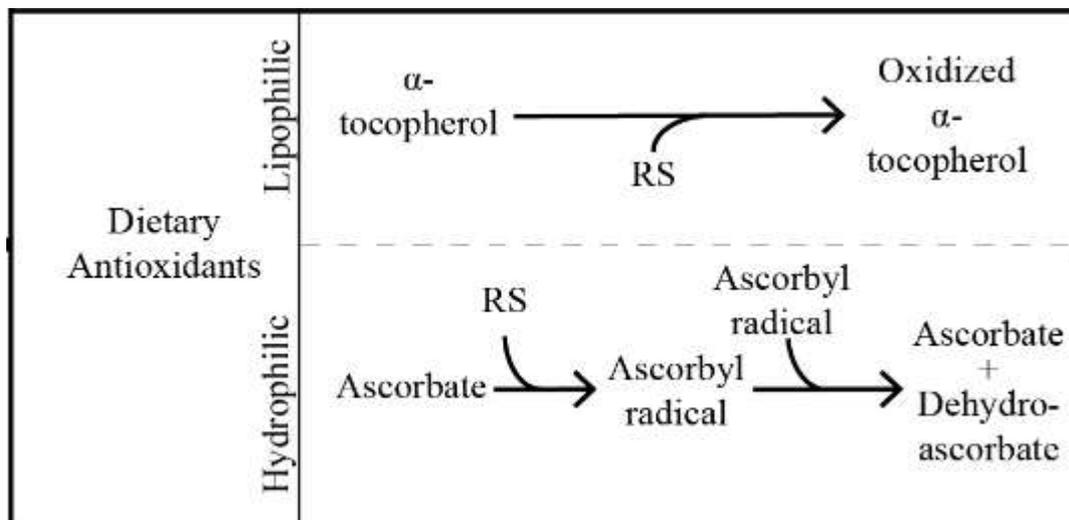


c. Alimentation et anti-oxydants

L'alimentation joue un rôle important dans la lutte contre l'oxydation chez les oiseaux migrateurs. Les anti-oxydants exogènes sont lipophiles comme la vitamine E (α -tocophérol) et les caroténoïdes ou hydrophiles comme la vitamine C (ascorbate) et les polyphénols ; les réactions chimiques mettant en jeu ces agents sont représentées sur la Figure 19. Les antioxydants lipophiles agissent au niveau des membranes cellulaires et des graisses, on retrouve les antioxydants hydrophiles dans le sang et le cytoplasme (Cooper-Mullin et McWilliams, 2016). Il a été démontré chez différentes espèces d'oiseaux migrateurs que les individus orientent leur régime vers des aliments riches en antioxydants. Une expérience menée sur des Fauvettes à tête noire (*Sylvia atricapilla*) montre que les oiseaux sont attirés par certains pigments les incitant à consommer des fruits riches en antioxydants comme les anthocyanes (Schaefer *et al.*, 2008). Chez les Etourneaux sansonnets (*Sturnus vulgaris*), les individus nourris avec un régime riche en anthocyanes montrent une concentration en corticostérone plus basse après un exercice de vol, atténuant la réponse endocrinienne au stress (Casagrande *et al.*, 2020). De plus la consommation d'anthocyanes augmente l'activité transcriptionnelle de NRF2 et des PPAR, ces derniers transcrivant les enzymes anti-oxydantes SOD et GPx (DeMoranville *et al.*, 2022). La vitamine E se retrouve dans les mitochondries des muscles du vol des Diamants mandarins (*Taeniopygia guttata*) lorsque ceux-ci pratiquent un exercice régulier (Cooper-Mullin *et al.*, 2021). Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour comprendre encore les mécanismes des antioxydants assimilés dans l'alimentation dans la réponse anti-oxydative chez les oiseaux migrateurs.

Figure 19 : Réactions chimiques d'anti-oxydants alimentaires d'après McWilliams *et al.*, 2021.

RS : Espèce réactive



Troisième partie : Le vol longue distance

1. Mécanique du vol longue distance

L'un des enjeux majeurs du vol longue distance est l'approvisionnement en oxygène des différents tissus. La consommation d'oxygène de l'organisme notée VO_2 , est le produit du débit cardiaque (DC) et de la soustraction du taux d'oxygène artériel par le taux d'oxygène veineux (Ca-Cv). Le débit cardiaque peut lui-même s'écrire comme le produit de la fréquence cardiaque (FC) et du volume d'éjection systolique (VES).

$$VO_2 = DC * (Ca-Cv) = FC * VES * (Ca-Cv)$$

L'organisme des oiseaux migrateurs subit des variations et modifie les différents paramètres de l'équation (Butler, 2016).

A. Appareil cardio-vasculaire

a. Modifications cardiaques

De nombreux organes voient leur taille varier au cours de la migration. Une partie de ce phénomène est due à l'accumulation d'acides gras apportant l'énergie nécessaire au vol. Des chercheurs ont capturé des Bécasseaux maubèches (*Calidris canutus*) à différents moments : à l'arrivée sur leur site d'escale en Islande, quelques jours pendant le réapprovisionnement puis la veille du départ. La masse cardiaque des oiseaux capturés tend à augmenter avec le temps (Piersma *et al.*, 1999). Cette même augmentation a été mise en évidence chez la Bernache nonnette (*Branta leucopsis*), l'une des populations de cette espèce migre depuis Salvbard, un archipel au nord de la Norvège, vers la côte est du Royaume-Uni. La comparaison des masses cardiaques d'oiseaux en post-reproduction et ceux en pré-migration automnale montre une augmentation de 25% de cette masse chez les oiseaux sur le départ (Butler *et al.*, 1998). L'augmentation de la masse cardiaque contribue à l'augmentation du volume systolique. En effet, la masse atriale ne représente que 15% de la masse cardiaque, la masse ventriculaire peut suffire à estimer une augmentation de masse cardiaque (Bishop *et al.*, 1996).

L'autre facteur intrinsèque au cœur modulant le débit cardiaque est la fréquence cardiaque. Chez des pigeons voyageurs volant dans des conditions expérimentales, la fréquence cardiaque est capable d'être multipliée par 6 (Peters *et al.*, 2005). Cependant chez d'autres espèces migratrices comme la Bernache nonnette (*Branta leucopsis*), la fréquence cardiaque décroît au cours de la migration passant de 317 battements par minute en début de migration à 226 battements par minute en fin de migration (Butler *et al.*, 1998). Une étude portant sur la même espèce a montré que des bernaches migratrices au repos avaient, pour la même VO_2 , une fréquence cardiaque inférieure aux bernaches sédentaires (Portugal *et al.*, 2009). La fréquence cardiaque est un paramètre doté d'une forte variabilité chez les oiseaux migrateurs qui peut être ajusté pour répondre aux changements de consommation d'oxygène nécessaires (Butler *et al.*, 1998).

b. Densité capillaire

L'efficacité du transport et des échanges d'oxygène aux tissus dépend aussi de la densité des capillaires disponibles. Des mesures de densité capillaire dans les muscles pectoraux chez 20 espèces de passereaux migrateurs et sédentaires ont montré une différence marquée avec 1935 capillaires/mm² chez les migrateurs contre 1604 capillaires/mm² pour les sédentaires (Bjorn O. Lundgren et Kiessling, 1988). L'augmentation de densité augmente les surfaces d'échange entre les cellules et le sang et accélère le transport de l'oxygène. Ces paramètres contribuent dans l'équation à augmenter le différentiel entre le taux d'oxygène artériel et veineux et ainsi améliorer la VO₂ des oiseaux migrateurs.

c. Modification de la concentration en hémoglobine

L'hémoglobine est la protéine responsable du transport de l'oxygène. L'oxygénation des tissus est tributaire de la quantité d'hémoglobine dans le sang. Des mesures d'hématocrite et de la concentration en hémoglobine sur des Barges rousses (*Limosa lapponica*) en migration à l'arrivée sur le lieu d'escale et peu avant le départ ont montré une hausse au cours du ravitaillement. Les comptages réticulocytaires ont permis de confirmer l'absence d'anémie arégénérative auquel on pourrait s'attendre à l'arrivée des oiseaux. L'augmentation respective de l'hématocrite et de la concentration en hémoglobine, avant le départ, serait donc en faveur d'une anticipation des dommages potentiels causés aux globules rouges au cours du vol et des besoins accrus en oxygène imminents et non d'un mécanisme de compensation d'une potentielle anémie suite au vol (Landys-Ciannelli *et al.*, 2002).

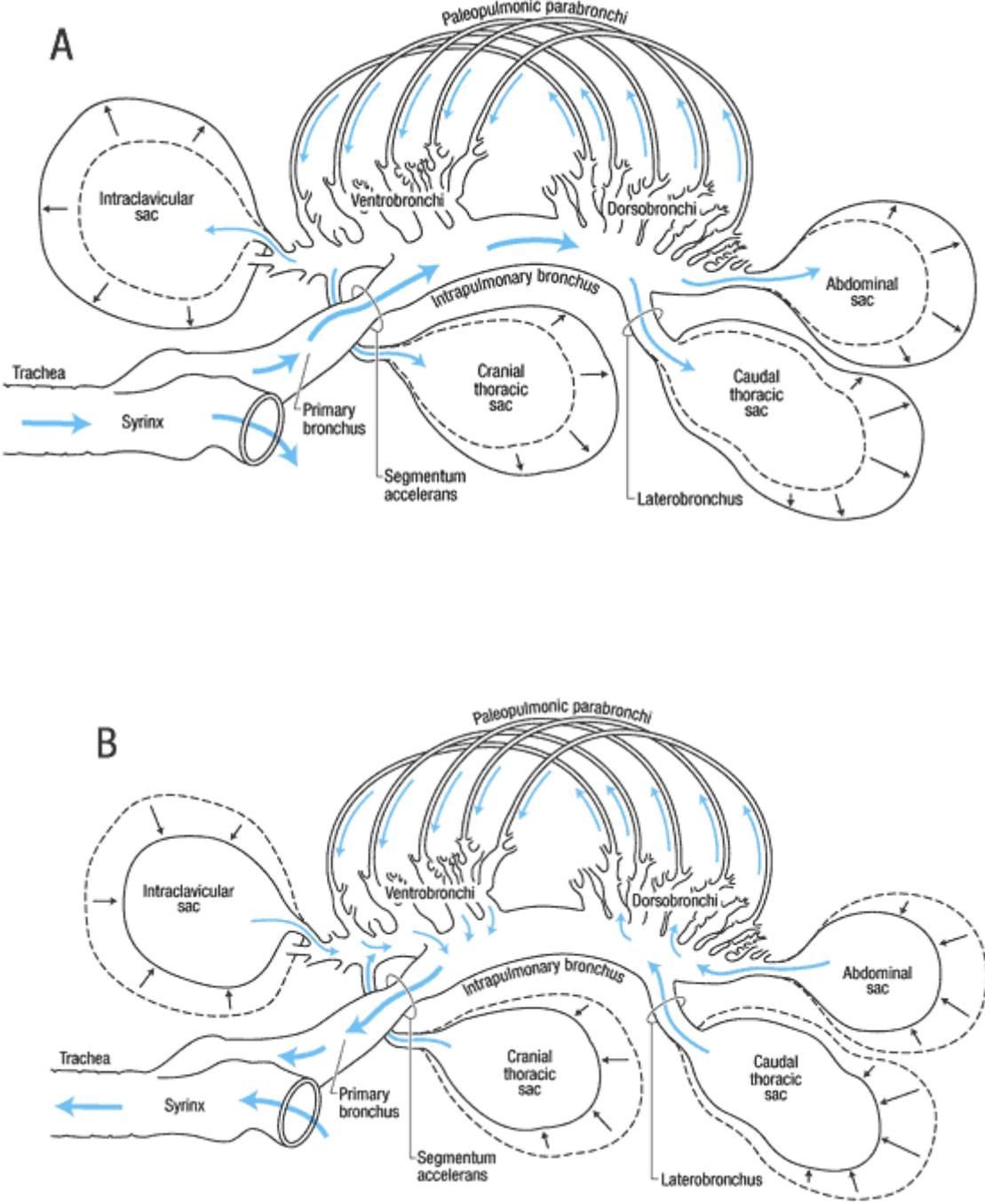
B. Appareil respiratoire

a. Particularités de l'appareil respiratoire des Oiseaux

L'appareil respiratoire des oiseaux, Figure 20, est composé des poumons et de sacs aériens. Les poumons sont le lieu d'échange entre l'air et le sang. Les sacs aériens, au nombre de 7 en moyenne, servent de réserve d'air pour les poumons. Ils sont répartis en sacs aériens antérieurs et postérieurs. Dans les poumons, l'air circule dans les parabronches qui sont comme des capillaires respiratoires. L'air circule en un flux unidirectionnel contraire au sens de circulation du sang. Ce système de ventilation est particulièrement efficace car en inspiration et en expiration l'air contenu dans les parabronches est régénéré. En l'absence de diaphragme, ce sont les muscles intercostaux qui agissent lors de l'expiration, phase active de la respiration (Fedde, 1980).

Cette capacité d'optimisation des échanges gazeux confère aux oiseaux un système d'oxygénation particulièrement performant notamment pendant le vol (Scanes et Dridi, 2022).

Figure 20 : Représentation schématique du poumon droit et des sacs aériens d'un oiseau, ainsi que de la circulation des gaz dans le système pulmonaire lors de l'inspiration A et de l'expiration B d'après "Inhaled Anesthesia for Birds", 2001.



b. Variation des différents paramètres respiratoires

La VO₂ dépend également des paramètres respiratoires. Elle peut s'écrire comme le produit du débit respiratoire soit le produit de la fréquence respiratoire et du volume courant, et de la différence entre l'oxygène présent dans l'air inspiré et expiré (Butler, 2016). Les oiseaux sont capables d'augmenter la fréquence respiratoire ou le volume courant, selon des variations interspécifiques, pour augmenter leur ventilation par minute et répondre au besoin accru en oxygène durant le vol (Butler, 2016).

La surface d'échange entre les capillaires pulmonaires et les parabronches et l'épaisseur de cette surface sont également des facteurs d'optimisation de l'oxygénation. Chez des Canards colvert (*Anas platyrhynchos*), espèce sédentaire, la surface d'échange et son épaisseur sont respectivement de 28,7 cm²/g et 0,13µm contre 86,5cm²/g et 0,09 µm chez l'Hirondelle isabelline (*Ptyonoprogne fuligula*), une espèce migratrice (Butler, 2016).

C. Le vol

a. Morphologie et type de vol

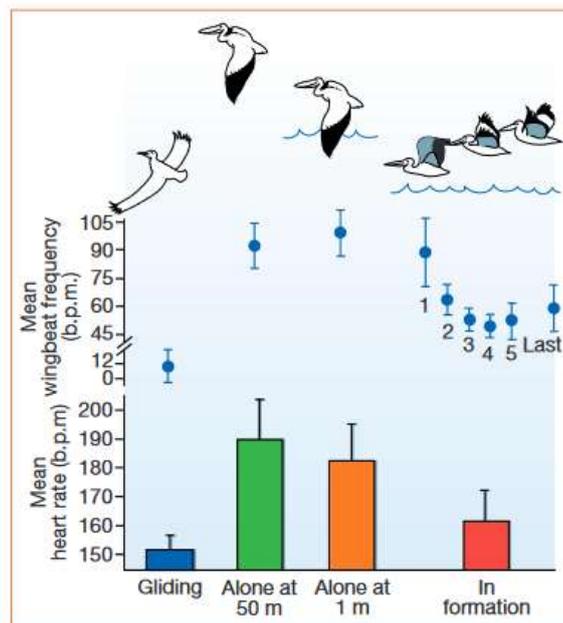
L'enjeu du vol longue distance des oiseaux migrateurs est avant tout de durer le moins longtemps possible. A cela s'ajoute l'optimisation des dépenses énergétiques et l'objectif d'échapper aux prédateurs (Hedenström, 2008). Pour répondre à ces enjeux, différentes stratégies de vol sont développées. La dépense énergétique est directement liée au type de vol des oiseaux. L'étude de Vincze et son équipe a évalué l'association entre l'accumulation de réserves et le type de vol des oiseaux ainsi que la morphologie des ailes. L'accumulation de réserves seraient moindre plus les oiseaux ont les ailes fines et pointues. Enfin le vol battu est corrélé avec une forte accumulation de réserve (Vincze *et al.*, 2019). Une expérience sur des Grives à dos olive (*Cathurus ustulatus*) en vol a mis en évidence un lien entre l'aspect effilé des ailes et la fréquence cardiaque, laquelle était plus élevée chez les grives aux contours alaires plus arrondis (Bowlin et Wikelski, 2008). L'effort semble donc moindre pour les individus aux ailes pointus.

L'un des types de vol associé à une grande épargne énergétique est le vol plané, surtout utilisé par les oiseaux de grande taille. Pour planer, les oiseaux utilisent les courants thermiques et ceux créés par les reliefs géographiques, respectivement vol thermique et vol en pente. Duerr a montré que chez l'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*), le vol thermique demandait moins de dépense énergétique que le vol en pente (Duerr *et al.*, 2012).

En plus des différents types de vol, les oiseaux peuvent aussi évoluer en formation. Ces groupes sont composés pour une partie de groupes familiaux ou d'un ensemble d'individus qui ne se connaissent pas mais qui choisissent de se regrouper pour bénéficier des avantages de survie. On distingue deux types de formations : la formation en V et celle arrondie. La formation en V a longtemps été perçue comme un moyen d'économiser de l'énergie pour les oiseaux situés derrière l'oiseau de tête. Elle laisse sous-entendre qu'elle n'est bénéfique que s'il y a un renouvellement de l'oiseau de tête. La formation en V concerne principalement les groupes de types familiaux (Voelkl

et Fritz, 2017). Des études récentes, Figure 21, ont mis en évidence l'économie d'énergie permise par la formation en V notamment chez le Pélican blanc (*Pelecanus onocrotalus*) avec une épargne de 11,4% à 14% d'énergie (Weimerskirch *et al.*, 2001). Une épargne de 15% a été calculée chez la Bernache du Canada (*Branta canadensis*), l'étude ayant également évalué une distance optimale entre les extrémités des ailes de deux oiseaux comprise entre 0 et 0,4m (Maeng *et al.*, 2013).

Figure 21 : Fréquence cardiaque et fréquence de battements d'ailes chez des Pélicans blancs dans différentes conditions de vol d'après Weimerskirch *et al.*, 2001.



b. Les muscles du vol

L'un des muscles les plus actifs durant le vol est le muscle pectoral suivi ensuite de tous les muscles composant l'aile. Le muscle pectoral est responsable du mouvement de battement. Il prend son insertion sur le bréchet et sur l'humérus. Avant la migration, les organes connaissent des variations de taille afin de s'adapter aux besoins de l'oiseau. Chez deux espèces de Bécasseaux maubèches (*Calidris canutus*), les muscles pectoraux voient leur masse augmenter de 43 à 44% de leur masse initiale, ce qui représente 29% à 39% de l'augmentation de masse totale en pré-migration (Dietz *et al.*, 1999).

c. Modifications de l'ultrastructure du muscle

L'hypertrophie musculaire observée en période pré-migratoire chez de nombreuses espèces d'oiseaux est associée à des modifications de leur structure. Des coupes transversales de fibres musculaires ont été réalisées chez des Bécasseaux variables (*Calidris alpina*) et des Bécasseaux sanderling (*Calidris alba*) en hiver et quelques temps avant le départ en migration. L'augmentation de la surface transverse des fibres est liée à une augmentation du volume de mitochondrie dont la proportion augmente en lien avec une baisse de la proportion de myofibrilles (le sarcoplasme ne variant pas de façon significative).

Cette modification permettrait d'accroître les capacités oxydatives du muscle (Evans *et al.*, 1992). La nature des fibres présentes dans les muscles des oiseaux migrateurs est également adaptée à leur métabolisme particulier. Chez une vingtaine de passereaux migrateurs, les fibres musculaires prédominantes étaient les « Fast Oxydative Glycolytic » (FOG) ou fibre de Type IIA (Bjorn O. Lundgren et Kiessling, 1988). Ces fibres possèdent une vitesse de contraction moyenne à rapide mais une très forte capacité aérobie, une grande résistance à la fatigue et peuvent utiliser les acides gras comme substrats énergétiques (Scanes et Dridi, 2022). Les passereaux effectuant des migrations longue distance possèdent des fibres musculaires plus fines qui selon l'auteur réduisent les distances d'acheminement des substrats et des déchets entre le centre de la fibre et le sang. En plus de l'augmentation de la densité capillaire, l'épaisseur de la barrière de diffusion entre les vaisseaux et les fibres musculaires était réduite chez les passereaux migrateurs (Bjorn O. Lundgren et Kiessling, 1988).

Les fibres musculaires subissent également des modifications de leur structure moléculaire. Chez le Bruant à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*), une petite espèce de passereau migrant entre le Canada et le sud des Etats-Unis, une modification de la proportion de deux types d'isoformes de la chaîne lourde de myosine a été mise en évidence. Alors qu'une seule de ces isoformes est présente en période hivernale, l'isoforme *adult fast 2*, elle se retrouve à 64,8% dans la fibre avec l'isoforme *adult fast 1* qui elle est à un taux de 35,2% avant le départ en migration printanière. La tendance s'inverse à l'arrivée avec une plus grande proportion de l'isoforme *adult fast 1*. Bien que les propriétés mécaniques de ces isoformes restent inconnues, ces variations peuvent laisser penser qu'il s'agit d'un processus d'adaptation en faveur de la puissance mécanique du vol (Velten *et al.*, 2016). D'autres études sont nécessaires pour comprendre les conséquences de ces modifications.

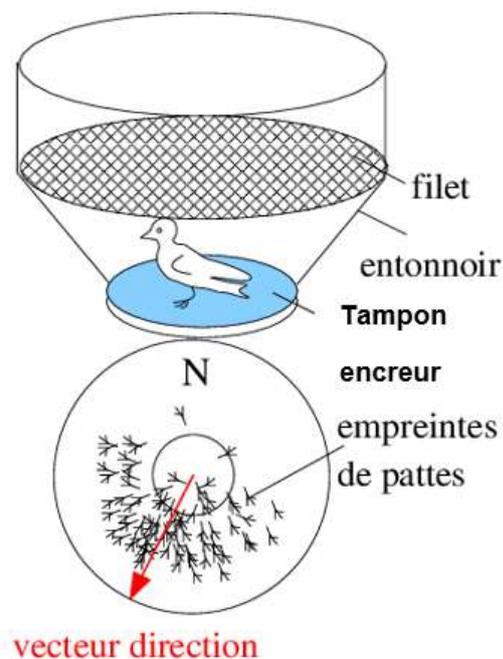
2. Navigation et orientation

A. Modalités d'orientation

a. Apprentissage de l'itinéraire : migrateur voyageant en groupe et notion de compas de navigation

Un grand pilier de la migration qui fait l'objet de nombreuses recherches est l'orientation des oiseaux pendant leur voyage. Pour un bon nombre d'entre eux, les jeunes suivent les parents en début de migration et une partie du trajet est consacré à l'apprentissage. Ainsi, la vue et la mémoire des lieux constituent un facteur important permettant aux oiseaux de s'orienter. Cependant un nombre important d'espèces d'oiseaux migrent la nuit ou entament leur migration sans aucune imprégnation parentale. Ces espèces doivent se servir de repères dans leur environnement pour trouver leur trajet. On parle de compas de navigation (Chernetsov, 2017). De nombreuses hypothèses ont été émises pour comprendre les différents compas dont se servent les oiseaux pour s'orienter et la représentation de leur trajet ou carte de navigation. Pour appréhender les différents compas dont disposent les oiseaux migrateurs, il convenait de les soumettre à des variations environnementales réelles ou simulées et d'observer leur comportement. L'entonnoir d'Emlen, Figure 22, est l'outil le plus utilisé dans les expériences traitant de l'orientation des oiseaux migrateurs. L'oiseau est placé au centre de cet entonnoir, ainsi lorsqu'il exprime son agitation migratoire, il laissera des traces sur le bord de l'entonnoir. Les zones les plus marquées sont interprétées comme la zone indiquant la direction préférentielle de l'oiseau (W. Engelmann, 2009).

Figure 22 : L'entonnoir d'Emlen d'après Engelmann, 2009.



b. Nécessité d'un modèle d'orientation innée

De nombreux oiseaux juvéniles entament leur migration en autonomie sans aide parentale. Il s'agit par exemple de passereaux de la famille des Turdidés, des Sylviidés ou d'oiseaux de plus grande taille (Ardéidés). L'existence d'une imprégnation parentale ou d'une phase d'apprentissage s'avère impossible. L'hypothèse d'une détermination génétique du trajet à suivre est donc avancée. En 1990, Helbig a effectué des croisements de différentes populations de Fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*). Cette espèce de passereau est un migrateur nocturne et présente des mouvements de population très variables. Certaines populations restent sédentaires tandis que d'autres adoptent un comportement migratoire. Au sein des populations migratrices, il existe différents schémas d'orientation. Les croisements ont ainsi été réalisés entre des populations migrant vers le sud-ouest et d'autres vers le sud-est. La génération hybride obtenue a montré une orientation intermédiaire au regard des générations de parents (Helbig, 1991). L'hypothèse d'une héritabilité génétique du trajet migratoire est ainsi confortée.

L'implication de la génétique au moment du départ et la mise en évidence du gène « *Clock* » qui joue un rôle dans l'initiation de la migration (Bazzi *et al.*, 2016) a motivé les recherches sur l'identification des structures génétiques qui déterminent le trajet migratoire. A ce jour, peu d'études ont obtenu des résultats sur ce sujet. Une étude portant sur des populations de Pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*) aux phénotypes migratoires différents a montré une variation génétique sur les chromosomes 1, 3 et 5. Les variations identifiées sur le chromosome 3 seraient liées à l'altitude et la latitude du site de reproduction et celles sur les chromosomes 3 et 5 seraient en lien avec la répartition géographique de l'espèce (Lundberg *et al.*, 2017). D'autres structures génétiques ont été identifiées comme déterminantes du comportement migratoire ou de l'orientation choisie par une population chez les Grives à dos olive (Delmore *et al.*, 2016).

Cependant les modalités d'action de ces régions chromosomiques restent encore inconnues et apparaît alors la nécessité de les soumettre à des variations d'environnement pour en savoir plus (Merlin et Liedvogel, 2019). La possibilité de ces espèces de trouver leur destination migratoire sans apprentissage signifie également que celles-ci possèderaient un compas de navigation utilisant des éléments de l'environnement pour s'orienter.

c. Le champ magnétique

L'un des principaux phénomènes naturels utilisés par les oiseaux pour s'orienter est le champ magnétique.

Le champ magnétique est généré par le noyau terrestre. Il se caractérise en tout point par une direction, un sens et une norme. Le noyau terrestre agit comme un aimant impliquant ainsi une notion de polarité. Celui-ci agit comme un bouclier sur la Terre car il la protège des particules émises lors des éruptions solaires. C'est entre autres ce qui a permis le développement de la vie sur Terre. La découverte du champ magnétique a conduit à son utilisation comme moyen d'orientation pour l'Homme. Pour les oiseaux, les premières études et observations concernant l'implication du champ magnétique dans leur orientation datent du XX^{ème} siècle. Wolfgang et Roswitha Wiltschko ont soumis des Rouges-gorges familiers (*Erithacus rubecula*) à des variations de champs magnétiques et mis en évidence l'influence de ces changements sur la direction empruntée par ces oiseaux (Wiltschko et Wiltschko, 2022).

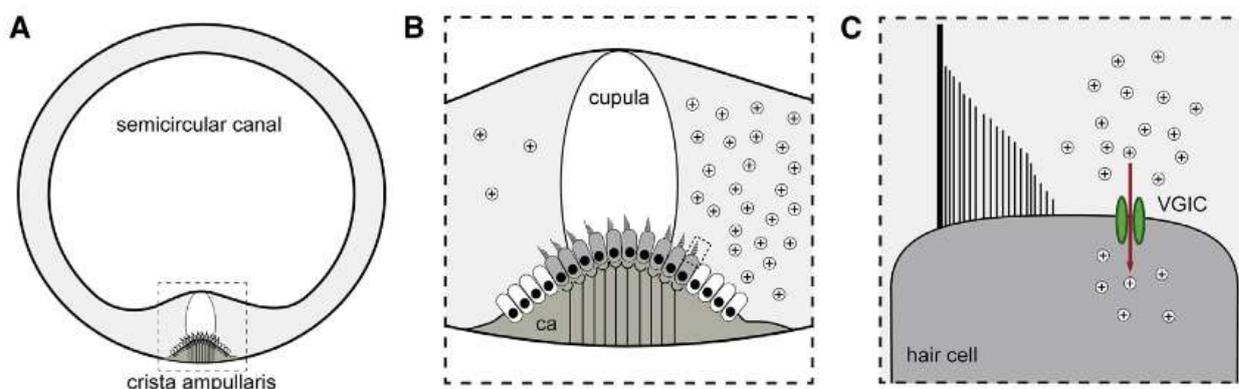
B. Sensibilité et intégration des signaux magnétiques

a. Voie de conduction électrique

L'une des hypothèses avancées pour expliquer l'appréciation du champ magnétique par les oiseaux migrateurs est la voie de conduction électrique. Ce mode de conduction fait l'objet de nombreuses recherches chez les poissons notamment les Elasmobranches (requins, raies). Ceux-ci captent le champ magnétique et électrique grâce aux ampoules de Lorenzini. Ces ampoules sont des pores en contact de l'eau, elles sont remplies d'une « gelée » dite conductrice. A ce niveau, des échanges électriques peuvent avoir lieu grâce à une association de canaux voltage dépendants de type potassique et calcique. Les canaux mis en évidence sont le canal calcique voltage-dépendant Cav 1.3 et le canal potassique BK (Newton *et al.*, 2019).

La présence d'isoformes de ces canaux a été mise en évidence dans l'appareil vestibulaire de pigeons (*Columba livia*). Ces canaux se situent dans l'ampoule des canaux semi-circulaires. Cette région regroupe les cellules sensibles ciliées sensibles au courant de l'endolymphe. Dans cette étude, il a été également montré, par le biais de marqueurs d'activité neuronale C-FOS, une activation du système vestibulaire lorsque les pigeons étaient soumis à une stimulation magnétique et que ce champ magnétique induisait un champ électrique dans les canaux semi-circulaires comme représenté sur la Figure 23 (Nimpf *et al.*, 2019).

Figure 23 : Schéma des canaux semi-circulaires et de la localisation des isoformes de canaux ioniques voltage-dépendants (VGIC) d'après Nimpf *et al.*, 2019.



b. Voie de conduction par particules magnétiques

La seconde hypothèse concernant la perception du champ magnétique réside dans la présence directe de particules magnétiques dans l'organisme. La magnétite est un composé minéral magnétique à base de fer, soumis à un champ magnétique. Les atomes de fer composant cette magnétite orientent leur moment magnétique dans la même direction (ENCYCLOPÆDIA UNIVERSALIS).

Il convenait ainsi de rechercher la présence de composés ferromagnétiques dans l'organisme. La technique utilisée par les premières études a été la coloration au bleu de Prusse. Les premières particules magnétiques trouvées se situaient dans la partie haute du bec. Des analyses histologiques ont mis en évidence la présence de composés ferromagnétiques dans des dendrites situées dans le derme du bec supérieur. Cette étude a été menée sur le Rouge-gorge européen (*Erithacus rubecula*), la Fauvette des jardins (*Sylvia borin*) et la Poule domestique (*Gallus gallus*), une espèce non migratrice (Falkenberg *et al.*, 2010). Chez des pigeons voyageurs, Fleissner *et al.*, 2007, a aussi montré la présence par histologie et rayons X de particules de Fer dans les dendrites du nerf trijumeau dans la partie supérieure du bec. Ces zones sont réparties en 6 plaques (3 de part et d'autre du bec). Les tailles et formes de chaque plaque sont légèrement différentes. Les informations médiées par ces particules de magnétites pourraient probablement être transmises par des canaux ioniques mais cette hypothèse n'est encore qu'un modèle (Cadiou et McNaughton, 2010).

L'implication du nerf trijumeau dans l'orientation des oiseaux a aussi fait l'objet de nombreuses recherches. Une expérience menée sur des jeunes Rousserolles effarvate (*Acrocephalus scirpaceus*) montre que les oiseaux dont la branche ophtalmique a été sectionnée ne sont pas capables de trouver leur aire de migration printanière tandis que des jeunes déplacés sans section nerveuse sont capables de compenser leur dérive et d'arriver à bon port (Kishkinev *et al.*, 2013). L'intégration des afférences du nerf trijumeau concernant le champ magnétique n'est pas encore totalement comprise. Les informations arrivent d'abord dans les noyaux spinal (SpV) et principal (PrV) du complexe trijumeau dans le tronc cérébral. Le PrV se décompose en 2 parties : ventrale et dorsale. Les dernières études décrivent des connexions avec le télencéphale mises en évidence jusqu'ici mais de nombreuses voies restent encore inconnues (Kobylkov *et al.*, 2020).

D'autres particules de magnétite ont été mises en évidence dans la *lagna* une région de l'oreille interne (Zhao *et al.*, 2009).

Cependant, bien que prometteuses, les recherches portant sur le modèle de conduction par des particules magnétiques restent limitées et récemment des études ont remis en cause cette hypothèse. Les particules de magnétite situées dans le bec se sont avérées être des macrophages impliqués dans l'homéostasie du fer (Treiber *et al.*, 2012). Des recherches récentes utilisant la microscopie à transmission électronique sont venues contredire la présence de particules magnétiques dans l'appareil vestibulaire (Malkemper *et al.*, 2019).

c. Voie de conduction par la lumière

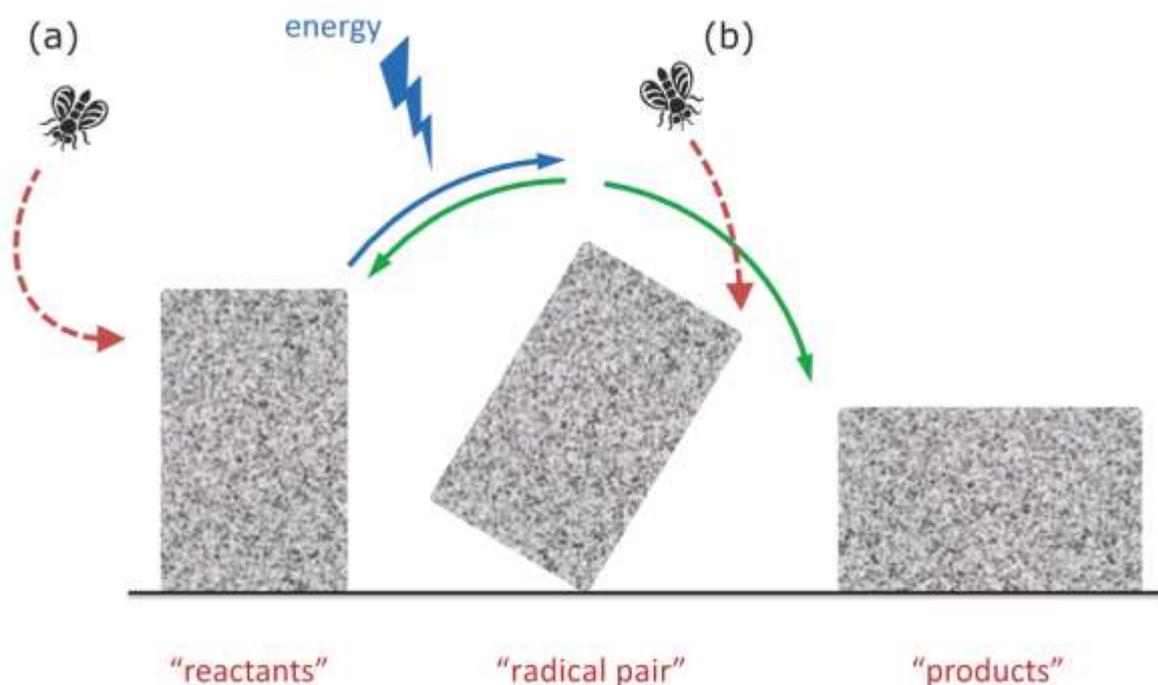
La troisième hypothèse proposée pour expliquer la magnétoréception serait liée à l'énergie lumineuse. La sensibilité du champ magnétique est attribuée à des paires de radicaux contenus dans des cellules photosensibles. La protéine identifiée comme pouvant former des radicaux pairs est le Cryptochrome 4 (CRYP4). Il apparaît que lors de la migration, on observe une augmentation de l'expression de l'ARNm codant pour cette protéine mis en évidence chez des Rouges-gorges européens (*Erithacus rubecula*). Elle se trouve dans les cônes doubles de la rétine de l'oiseau (Günther *et al.*, 2018). L'absorption de photons par le CRYP4 qui est un photorécepteur à la lumière

bleue conduit à un état intermédiaire qui est, lui, sensible au champ magnétique. L'illustration d'un intermédiaire dans un état instable est représentée sur la Figure 24.

L'absorption de la lumière induit, au sein du cryptochrome, un transfert d'électron à partir d'un résidu tryptophane et forme une paire de radicaux : le tryptophane et une flavine adénine dinucléotide (FAD). Cette paire de radicaux est alors magnétosensible de par le spin de leurs électrons isolés (Hore et Mouritsen, 2016). Les protéines interagissant avec le CRYP4 restent encore non identifiées (Wu *et al.*, 2020).

Figure 24 : Analogie de la magnétoréception par la lumière d'après Hore et Mouritsen, 2016.

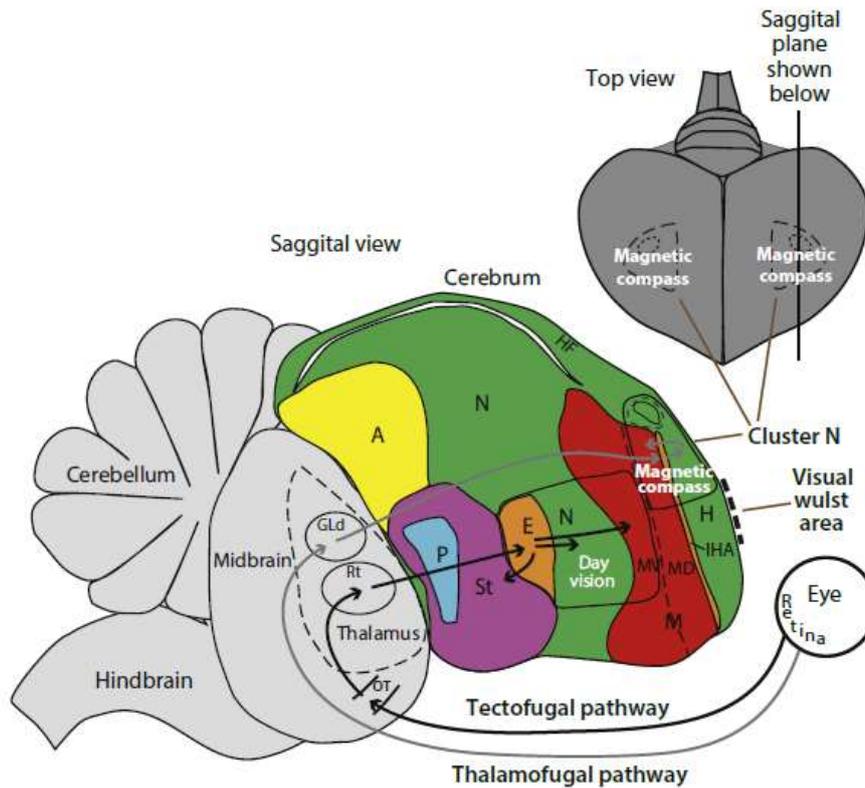
Sur cette figure, l'abeille représente par analogie les variations du champs magnétique. A elle seule, l'abeille ne peut faire tomber un bloc de pierre, ce dernier représentant le cryptochrome 4. Cependant si ce bloc est incliné, autrement dit dans un état instable, l'abeille peut effectivement le faire tomber (Hore et Mouritsen, 2016).



La médiation du signal magnétique nécessitant l'énergie lumineuse fait également l'objet de nombreuses recherches. Le cluster N est une région située dans le prosencéphale. Il appartient à l'ensemble du système visuel du cerveau et reçoit des informations des voies afférentes visuelles thalamo-fugales, Figure 25. a été montré une exacerbation de l'activité de cette zone la nuit à faible lumière chez le Pipit farlouse migrateur diurne et nocturne (Zapka *et al.*, 2010). De plus, chez des Rouges-gorges familiers, migrateurs nocturnes stricts, des oiseaux ayant subi une lésion du cluster N ont été désorientés lorsqu'ils ont été soumis à des variations de champs magnétiques (Zapka *et al.*, 2009). Le cluster N représente un bon candidat de médiation des signaux émis par les radicaux pairs.

Figure 25 : Localisation du cluster N et ses voies afférentes d'après Scanes and Dridi, 2022.

A: arcopallium; E: entopallium; H: hyperpallium; HF : hippocampal formation; IHA : interstitial region of the hyperpallium intercalatum; GLd: lateral geniculate nucleus, dorsal part; M: mesopallium; MD : mesopallium dorsale; MV : mesopallium ventrale; N : nidopallium; OT : optic tectum; P : pallidum; Rt : nucleus rotundus; St : striatum



Il convient d'être prudent quant à toutes ces hypothèses, malgré les avancées considérables dans ce domaine, aucun consensus à ce jour n'existe concernant les mécanismes de la magnétoréception chez les oiseaux migrateurs.

C. Autres modes d'orientation

a. Étoiles et soleil

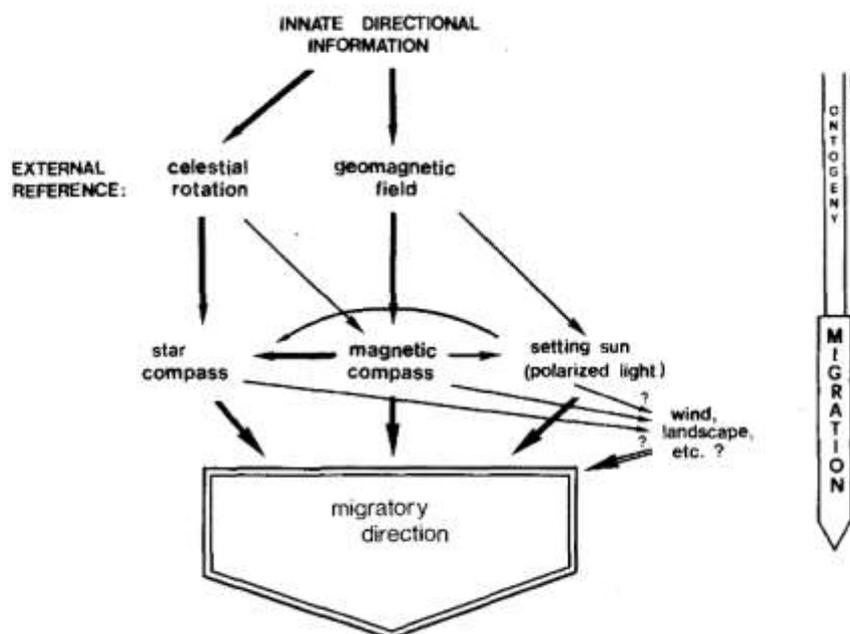
Le champ magnétique n'est pas le seul outil que les oiseaux migrateurs peuvent utiliser comme boussole. L'expérience de Zapka consistant à léser le Cluster N de Rouges-gorges familiers a montré que les oiseaux soumis uniquement aux champs magnétiques étaient désorientés, cependant ceux soumis uniquement au compas solaire ou stellaire étaient en mesure de compenser les variations de champs magnétiques (Zapka *et al.*, 2009). Une expérience sur des Pigeons domestiques (*Columba livia*) a consisté à exposer des individus au soleil de l'après-midi uniquement puis à les habituer à se diriger dans une direction pour se nourrir sans repère topographique. Relâchés en matinée sous un ciel couvert, les individus n'étaient plus capables de retrouver le lieu de nourrissage (Budzynski *et al.*, 2000). Des simulations de trajets migratoires, entreprises pour estimer lequel des champs solaire ou magnétique prédominaient lors la migration, estiment que le compas magnétique est actif sur toutes les latitudes tandis que le solaire ne fonctionnerait que sur le haut Arctique (Åkesson et Bianco, 2017). Au même titre que le Soleil, les étoiles sont un compas secondaire. Des fauvettes soumises à un ciel étoilé et une variation du champ magnétique, orientent leur trajectoire en suivant la variation de champ magnétique. Si l'intensité du champ magnétique était réduite et rendue imperceptible, les oiseaux étaient capables de s'orienter avec les étoiles comme seul outil (Muheim *et al.*, 2006a).

Étoiles et soleil, dans une seconde mesure, sont actuellement considérés comme participant à l'orientation des oiseaux migrateurs. Les mécanismes sous-jacents et modalités de complémentarité entre ces différents compas restent encore inconnus. De plus, on ignore encore à ce jour comment les oiseaux sont capables de compenser les variations temporelles du soleil (Guilford et Taylor, 2014).

b. Lumière polarisée

La lumière est composée de plusieurs ondes transversales qui oscillent dans différents plans de manière aléatoire. La polarisation de la lumière est l'oscillation d'ondes lumineuses dans un plan prédominant. Le soleil est une source de lumière polarisée. Des expériences menées sur des Méliphages à joues d'or (*Lichenostomus chrysops*) ont montré qu'en l'absence d'information géomagnétique et avec une lumière polarisée seule, les oiseaux se déplaçaient dans la bonne direction, alors que ces mêmes oiseaux soumis à des dépolarisateurs de la lumière étaient désorientés. L'hypothèse que les oiseaux soient sensibles à la lumière polarisée et puissent l'utiliser pour s'orienter est donc émise (Munro et Wiltschko, 1995). Une étude montre également chez des Bruants des prés (*Passerculus sandwichensis*) que la lumière polarisée du soleil levant et couchant serait utilisée comme outil de calibration des différents autres compas d'orientation comme le compas magnétique ou solaire soumis à des variations liées à la latitude ou la géographie (Muheim, 2011). Ces hypothèses ont conduit à un modèle reliant les récepteurs de la lumière polarisée à ceux de la voie de conduction lumineuse de la magnétoréception, Figure 26 (Muheim, 2011).

Figure 26 : Facteurs environnementaux et orientation lors de la migration d'après Wiltschko et Wiltschko, 1990.



c. Olfaction

Certaines études témoignent de l'influence de l'olfaction dans l'orientation pour certaines espèces. Des Puffins de Scopoli (*Calonectis diomedea*) rendus anosmiques n'ont pas été capables de retrouver leur colonie d'origine tandis que dans la même étude, ceux ayant été rendus insensibles au champ magnétique ont pu revenir sur leur site d'origine (Padget *et al.*, 2017). L'influence de l'olfaction sur les déplacements a ainsi été démontrée chez des Pigeons voyageurs en émettant l'hypothèse que ceux-ci perçoivent les odeurs de leur lieu d'origine en association avec la direction du vent (Gagliardo, 2013). Cependant, de nombreuses recherches restent nécessaires pour comprendre les mécanismes sous-jacents.

3. Réponses aux différentes contraintes

A. Contraintes liées à l'environnement

a. Manque d'oxygène et altitude

La plupart des oiseaux migrateurs volent à environ 1 kilomètre d'altitude. Certains oiseaux montent en altitude pour rechercher une température ou des courants aériens plus favorables au vol, ou parce que leur trajet migratoire rencontre des reliefs géographiques. Quelques espèces se retrouvent dans des conditions d'hypoxie sévère qui nécessitent une adaptation de l'organisme pour pouvoir non seulement survivre mais également continuer à voler. L'Oie à tête barrée (*Anser*

indicus), Figure 27, effectue une migration entre son site de reproduction en Chine et en Mongolie et son lieu d'hivernage en Inde. Son trajet migratoire rencontre la chaîne de l'Himalaya. Cet oiseau a donc fait l'objet de nombreuses études pour comprendre les adaptations physiologiques qui lui permettent de voler autour de 6 ou 7 kilomètres d'altitude. La pression d'oxygène y est de 6,7 kPa soit un tiers de la pression d'oxygène au niveau de la mer (Scanes et Dridi, 2022). L'Oie à tête barrée possède des poumons plus larges que les autres espèces ce qui lui permet d'augmenter son volume courant. Des mutations de sous-unités de l'hémoglobine lui confèrent une meilleure affinité pour l'oxygène (Laguë, 2017). Une étude a été menée pour comparer les mécanismes de réponse à l'hypoxie chez une espèce résidant dans les Andes toute l'année et l'Oie à tête barrée qui y est confrontée lors d'un effort intense temporaire. Les chercheurs supposent que chez l'Oie à tête barrée la performance de vol est associée à une augmentation de la ventilation et de la fréquence cardiaque c'est-à-dire du transfert par convection de l'oxygène contre une adaptation plutôt structurelle du cœur et des poumons chez l'Ouette des Andes (*Chloephaga melanoptera*), espèce vivant en altitude toute l'année (Lague *et al.*, 2017). Une étude a mis en évidence une augmentation de la cinétique de la Cytochrome c oxydase, enzyme intervenant dans la réduction du dioxygène dans la mitochondrie, par rapport à deux autres espèces migratrices (Scott *et al.*, 2011).

Figure 27 : Illustration de l'Oie à tête barrée d'après A.Betgé-Brezetz.



b. Climat

La migration est susceptible d'être perturbée par des variations climatiques. L'étude du passage d'oiseaux dans un goulot d'étranglement géographique a montré que le brouillard était le principal facteur déclenchant la décision de passage des oiseaux (Panuccio *et al.*, 2019). La direction des vents dominants, la présence de précipitations sont autant de facteurs qui modifient la migration soit en l'interrompant ou en différant le moment du départ (O'Neal *et al.*, 2018). Il a été montré chez des Barges à queue noire que les oiseaux pouvaient voler à une altitude plus élevée pour échapper à des températures trop élevées et dans une moindre mesure pour éviter des vents trop violents (Senner *et al.*, 2018).

B. Contraintes à l'échelle individuelle

a. Température interne

La température corporelle des oiseaux est en moyenne de 41°C. Celle-ci est susceptible de subir des fortes variations notamment lors du vol. Chez les Eider à duvet (*Somateria mollissima*), l'augmentation de la température corporelle a été identifiée comme étant un facteur limitant du temps de vol (Guillemette *et al.*, 2016). L'effet de l'hyperthermie et son impact sur le vol chez les migrateurs longue distance comme les passereaux restent à ce jour encore inconnus.

b. Manque de sommeil

Les oiseaux migrateurs doivent également faire face au manque de sommeil. Ce défi s'avère accru pour les oiseaux effectuant peu ou pas d'escale. L'une des techniques connues est le sommeil unihémisphérique. L'un des hémisphères cérébraux est en état de sommeil, caractérisé par des ondes lentes, tandis que l'autre reste réveillé. Une étude portant sur des Frégates du Pacifique (*Fregata minor*) révèle qu'en vol plané, ces oiseaux dorment avec les deux hémisphères mais lorsqu'ils doivent s'orienter dans les courants ascendants, ils ne dorment plus qu'avec un seul hémisphère. C'est l'hémisphère ipsilatéral au sens de rotation qui est en état de sommeil de manière à ce que l'œil du même côté soit ouvert puisque contrôlé par l'hémisphère controlatéral (Rattenborg, 2017). Malgré ces mécanismes compensatoires les oiseaux ne dormiront que 0,7h par jour pendant 10 jours ; à leur arrivée sur terre ils ont dormi 12,8h par jour pendant 21 jours (Rattenborg, 2017).

c. Immunité

Au cours de la migration, les oiseaux sont exposés à de nombreux stress environnementaux mais également à une pression immunitaire. La concentration des individus, le métabolisme accru nécessaire au vol et les changements rapides d'environnements constituent des facteurs de stress au détriment de l'immunité et en faveur d'une pression infectieuse. Il a été démontré chez des Mouettes rieuses (*Chroicocephalus ridibundus*) que leur migration était associée à une baisse d'immunité ce qui se traduit par une diminution significative des comptages leucocytaires pendant les périodes migratoires hivernales et printanières (Ushine *et al.*, 2020). Le potentiel immunitaire est défini comme le capital d'investissement disponible pour assurer les fonctions immunitaires. On considère par exemple que pour une espèce migratrice, bien que fragilisée par la migration, celle-ci dispose de meilleures conditions environnementales en hiver qu'une espèce résidente qui doit faire face à une raréfaction des ressources durant la même période (Buehler *et al.*, 2010). Les mécanismes d'adaptation du système immunitaire soumis aux stress de la migration demeurent méconnus. L'équilibre immunitaire se révèle très complexe et de nombreux facteurs tels que la nature du pathogène auquel sont soumis les oiseaux, les particularités inter et intraspécifiques sont à considérer.

C. Influence de l'être humain sur la migration

a. Changement climatique

L'impact du changement climatique sur la migration des oiseaux a commencé à être étudié conjointement aux recherches entreprises pour comprendre le phénomène migratoire. Le premier effet de l'augmentation de la température est lié aux mouvements des populations. En effet, les variations climatiques remettent en question le choix stratégique de migrer notamment vers des latitudes plus chaudes. La comparaison des temps de séjour sur les différents sites de reproduction ou d'hivernage a montré une évolution au fil du temps. Ainsi, les migrateurs transsahariens hivernant en Gambie et nichant en Europe ont allongé leur séjour en Europe de 16 jours au cours des trente dernières années et écourté leur hivernage en Afrique de 63 jours en une soixantaine d'années (Lawrence *et al.*, 2022). Le réchauffement climatique induit également des modifications phénologiques notamment sur la taille corporelle et une augmentation de la longueur des ailes, ce qui pourrait permettre de s'adapter à des conditions de migration plus rudes (Weeks *et al.*, 2020).

b. Perturbations de l'orientation

De nombreuses infrastructures humaines sont susceptibles de perturber l'orientation des oiseaux migrateurs. Des Rouges-gorges familiers (*Erithacus rubecula*) ont été soumis au bruit électromagnétique des ondes radio ou de celles émises par des appareils électroniques. Les oiseaux se sont retrouvés désorientés lorsqu'ils étaient capables de les percevoir mais retrouvaient leur faculté d'orientation lorsqu'ils étaient placés dans un milieu vierge de bruits électromagnétiques (Engels *et al.*, 2014). La pollution lumineuse perturbe également la migration. L'effet de la pollution lumineuse sur les oiseaux migrateurs est avant tout un phénomène d'attraction. La présence en grand nombre de petits passereaux migrateurs en ville a été corrélée positivement avec l'intensité de la lumière artificielle générée par les zones urbaines (La Sorte *et al.*, 2017). La présence de ces oiseaux en ville les rend plus vulnérables et augmente les risques de collisions par exemple.

c. Obstacles sur le trajet

Le trajet migratoire peut s'avérer périlleux du fait des nombreuses occasions de collision que les oiseaux peuvent rencontrer. Les éoliennes notamment représentent un danger non négligeable. Ce sont les parcs éoliens qui répertorient le plus de collisions. Les éoliennes perturbent également le vol à cause des turbulences qu'elles créent (Zwart *et al.*, 2016). Certaines espèces sont connues pour être plus susceptibles d'entrer en collision avec des obstacles tandis que d'autres évitent les zones à risques. Les collisions se produisent également avec des engins de transport comme les avions ou le trafic routier, les vitres des immeubles ainsi que les lignes à haute tension (Erickson *et al.*, 2001). Le Tableau 2 résume les moyennes de collisions répertoriées aux Etats-Unis par une méta-analyse, ces données ont été extraites par la LPO (Ligue de Protection des Oiseaux), (« Protéger l'espace aérien - www.migration.net »).

Tableau 2 : Causes de collision et moyennes d'effectifs d'oiseaux atteints par an aux Etats-Unis d'après Erickson et al., 2001.

Objet de collision	Nombre d'oiseaux estimé aux Etats-Unis
Trafic routier	60 à 80 millions/an
Immeubles et baies vitrées	98 à 980 millions/an
Pylônes électriques	174 millions/an
Eoliennes	0,001 à 0,04 millions/an

Conclusion

Nous avons ici établi un bilan le plus exhaustif possible des connaissances actuelles sur les mécanismes physiologiques de la migration chez les oiseaux.

La diversité des adaptations physiologiques réside en premier lieu dans la diversité des espèces et stratégies de migration en réponse à des pressions de sélection différentes. La migration répond aux besoins primaires nécessaires à la survie d'une espèce, c'est-à-dire se reproduire et se nourrir. La rythmicité de la migration repose sur la perception de la photopériode qui s'allonge au printemps et régresse en automne.

Le premier enjeu de la migration est la préparation à une forte demande en énergie. Les différentes phases endocriniennes montrent des variations relatives des taux d'hormones circulants. La phase de développement se caractérise par une forte accumulation de réserves. Celles-ci sont majoritairement composées d'acides gras. La mise en place de ce métabolisme spécifique permet d'optimiser le stockage et l'utilisation des graisses au cours du vol. Les appareils cardiovasculaires et musculaires des oiseaux migrateurs ont des propriétés leur permettant d'optimiser les échanges d'oxygène et de fournir un exercice intense pendant une longue durée. Certaines espèces peuvent également adopter des types de vol particuliers permettant une épargne énergétique non négligeable.

L'orientation au cours de la migration laisse encore des questions en suspens quant aux mécanismes physiologiques qui rendent les oiseaux magnétosensibles. Il existe à ce jour trois hypothèses qui proposent des voies d'intégration de signaux magnétiques. Beaucoup de zones d'ombre subsistent, notamment la considérations de variations inter-spécifiques. Les oiseaux sont également capables de s'orienter avec d'autres éléments de l'environnement comme des reliefs particuliers ou encore les astres.

Les oiseaux migrateurs doivent faire face, au cours du vol, à des contraintes intrinsèques au vol ou environnementales. Ainsi, leur physiologie leur permet de lutter contre le manque de sommeil, les variations de températures interne et externe et pour certains, en condition de forte hypoxie liée à l'altitude. De plus en plus d'individus voient leurs conditions de voyage modifiées par les infrastructures et la présence des êtres humains. Connaître les mécanismes physiologiques de la migration peut ainsi être une ouverture à une meilleure compréhension de ce qui les perturbe au cours du vol et parfois menace la survie de certaines populations.

Liste des références bibliographiques

- ÅKESSON, S., BIANCO, G. (2017) Route simulations, compass mechanisms and long-distance migration flights in birds. *Journal of Comparative Physiology A* vol. 203, n° 6, p. 475-490. [https://doi.org/10.1007/s00359-017-1171-y]
- ARGOS SYSTEM (2023) Wildlife Monitoring: Track Bird, Marine & Land Animals, Fish. In *Argos*. [https://www.argos-system.org/solutions/wildlife-monitoring/] (consulté le 03/08/2023).
- BAUER, C.M., WATTS, H.E. (2021) Corticosterone's roles in avian migration: Assessment of three hypotheses. *Hormones and Behavior* vol. 135, p. 105033. [https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2021.105033]
- BAZZI, G., CECERE, J.G., CAPRIOLI, M., *et al.* (2016) Clock gene polymorphism, migratory behaviour and geographic distribution: a comparative study of trans-Saharan migratory birds. *Molecular Ecology* vol. 25, n° 24, p. 6077-6091. [https://doi.org/10.1111/mec.13913]
- BERTHOLD, P. (2001) *Bird Migration: A General Survey*. Oxford University Press.
- BERTHOLD, P., WILTSCHKO, W., MILTENBERGER, H., *et al.* (1990) Genetic transmission of migratory behavior into a nonmigratory bird population. *Experientia* vol. 46, n° 1, p. 107-108. [https://doi.org/10.1007/BF01955432]
- BISHOP, C.M., BUTLER, P.J., EL HAJ, A.J., *et al.* (1996) The morphological development of the locomotor and cardiac muscles of the migratory barnacle goose (*Branta Leucopsis*). *Journal of Zoology* vol. 239, n° 1, p. 1-15. [https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05432.x]
- BOERE, G., DODMAN, T. (2019) Kit de formation: Module 1: Compréhension des concepts de Voies de Migration pour la Conservation | AEWA. In *AEWA Accord sur la conservation des oiseaux d'eau migrateurs d'Afrique-Eurasie*. [https://www.unep-awea.org/fr/document/kit-de-formation-module-1-compr%C3%A9hension-des-concepts-de-voies-de-migration-pour-la-0] (consulté le 28/09/2023).
- BOSSU, C.M., HEATH, J.A., KALTENECKER, G.S., *et al.* (2022) Clock-linked genes underlie seasonal migratory timing in a diurnal raptor. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 289, n° 1974, p. 20212507. [https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2507]
- BOSWELL, T., DUNN, I.C. (2017) Regulation of Agouti-Related Protein and Pro-Opiomelanocortin Gene Expression in the Avian Arcuate Nucleus. *Frontiers in Endocrinology* vol. 8, p. 75. [https://doi.org/10.3389/fendo.2017.00075]
- BOWLIN, M.S., WIKELSKI, M. (2008) Pointed Wings, Low Wingloading and Calm Air Reduce Migratory Flight Costs in Songbirds. *PLoS One* vol. 3, n° 5, p. e2154. [https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002154]
- BRIEDIS, M., BAUER, S., ADAMÍK, P., *et al.* (2019) A full annual perspective on sex-biased migration timing in long-distance migratory birds. *Proceedings. Biological Sciences* vol. 286, n° 1897, p. 20182821. [https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2821]
- BUDZYNSKI, C.A., DYER, F.C., BINGMAN, V.P. (2000) Partial experience with the arc of the sun is sufficient for all-day sun compass orientation in homing pigeons, *Columba livia*. *The Journal of Experimental Biology* vol. 203, n° Pt 15, p. 2341-2348. [https://doi.org/10.1242/jeb.203.15.2341]
- BUEHLER, D.M., TIELEMAN, B.I., PIERSMA, T. (2010) How Do Migratory Species Stay Healthy Over the Annual Cycle? A Conceptual Model for Immune Function and For Resistance to Disease. *Integrative and Comparative Biology* vol. 50, n° 3, p. 346-357. [https://doi.org/10.1093/icb/icq055]

- BUTLER, P.J. (2016) The physiological basis of bird flight. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 371, n° 1704, p. 20150384. [https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0384]
- BUTLER, P.J., WOAKES, A.J., BISHOP, C.M. (1998) Behaviour and Physiology of Svalbard Barnacle Geese *Branta leucopsis* during Their Autumn Migration. *Journal of Avian Biology* vol. 29, n° 4, p. 536. [https://doi.org/10.2307/3677173]
- BYHOLM, P., BEAL, M., ISAKSSON, N., *et al.* (2022) Paternal transmission of migration knowledge in a long-distance bird migrant. *Nature Communications* vol. 13, n° 1, p. 1566. [https://doi.org/10.1038/s41467-022-29300-w]
- CADIOU, H., MCNAUGHTON, P.A. (2010) Avian magnetite-based magnetoreception: a physiologist's perspective. *Journal of the Royal Society, Interface* vol. 7 Suppl 2, p. S193-205. [https://doi.org/10.1098/rsif.2009.0423.focus]
- CASAGRANDE, S., DEMORANVILLE, K.J., TROST, L., *et al.* (2020) Dietary antioxidants attenuate the endocrine stress response during long-duration flight of a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 287, n° 1929, p. 20200744. [https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0744]
- CASTIGLIONE, G.M., XU, Z., ZHOU, L., *et al.* (2020) Adaptation of the master antioxidant response connects metabolism, lifespan and feather development pathways in birds. *Nature Communications* vol. 11, n° 1, p. 2476. [https://doi.org/10.1038/s41467-020-16129-4]
- CHERNETSOV, N. (2017) Compass systems. *Journal of Comparative Physiology A* vol. 203, n° 6-7, p. 447-453. [https://doi.org/10.1007/s00359-016-1140-x]
- CHURCHMAN, E., MACDOUGALL-SHACKLETON, S.A. (2022) Leptin administration does not influence migratory behaviour in white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*). *PeerJ* vol. 10, p. e13584. [https://doi.org/10.7717/peerj.13584]
- CNRTL, Migration : Etymologie de migration (2023). [https://www.cnrtl.fr/etymologie/migration] (consulté le 22/09/2023).
- COOPER-MULLIN, C., CARTER, W., MCWILLIAMS, S. (2019) Acute effects of intense exercise on the antioxidant system in birds: does exercise training help? *Journal of Experimental Biology* p. jeb.210443. [https://doi.org/10.1242/jeb.210443]
- COOPER-MULLIN, C., CARTER, W.A., AMATO, R.S., *et al.* (2021) Dietary vitamin E reaches the mitochondria in the flight muscle of zebra finches but only if they exercise. *PLoS One* vol. 16, n° 6, p. e0253264. [https://doi.org/10.1371/journal.pone.0253264]
- COOPER-MULLIN, C., MCWILLIAMS, S.R. (2016) The role of the antioxidant system during intense endurance exercise: lessons from migrating birds. *Journal of Experimental Biology* vol. 219, n° 23, p. 3684-3695. [https://doi.org/10.1242/jeb.123992]
- CORNELIUS, J.M., BOSWELL, T., JENNI-EIERMANN, S., *et al.* (2013) Contributions of endocrinology to the migration life history of birds. *General and Comparative Endocrinology, 10th International Symposium on Avian Endocrinology* vol. 190, p. 47-60. [https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.03.027]
- COX, G.W. (1985) The Evolution of Avian Migration Systems between Temperate and Tropical Regions of the New World. *The American Naturalist* vol. 126, n° 4, p. 451-474.
- DEANGELIS, D.L., GRIMM, V. (2014) Individual-based models in ecology after four decades. *F1000Prime Reports* vol. 6, p. 39. [https://doi.org/10.12703/P6-39]
- DE FOUW, J. (2016) Bottom-up and top-down forces in a tropical intertidal ecosystem: The interplay between seagrasses, bivalves and birds. [Groningen], Rijksuniversiteit Groningen.
- DELMORE, K.E., TOEWS, D.P.L., GERMAIN, R.R., *et al.* (2016) The Genetics of Seasonal Migration and Plumage Color. *Current Biology* vol. 26, n° 16, p. 2167-2173. [https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.015]

- DEMORANVILLE, K.J., CARTER, W.A., PIERCE, B.J., *et al.* (2022) Flight and Dietary Antioxidants Influence Antioxidant Expression and Activity in a Migratory Bird. *Integrative Organismal Biology* vol. 4, n° 1, p. obab035. [<https://doi.org/10.1093/iob/obab035>]
- DIETZ, M.W., PIERSMA, T., DEKINGA, A. (1999) Body-building without power training: endogenously regulated pectoral muscle hypertrophy in confined shorebirds. *Journal of Experimental Biology* vol. 202, n° 20, p. 2831-2837. [<https://doi.org/10.1242/jeb.202.20.2831>]
- DUERR, A.E., MILLER, T.A., LANZONE, M., *et al.* (2012) Testing an Emerging Paradigm in Migration Ecology Shows Surprising Differences in Efficiency between Flight Modes. *PLoS One* vol. 7, n° 4, p. e35548. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035548>]
- DYKSTRA, C., KARASOV, W. (1992) Changes in Gut Structure and Function of House Wrens (*Troglodytes aedon*) in Response to Increased Energy Demands. *Physiological Zoology* vol. 65, p. 422-442. [<https://doi.org/10.2307/30158261>]
- EIKENAAR, C., HESSLER, S., BALLSTAEDT, E., *et al.* (2018) Ghrelin, corticosterone and the resumption of migration from stopover, an automated telemetry study. *Physiology & Behavior* vol. 194, p. 450-455. [<https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2018.06.036>]
- EIKENAAR, C., KLINNER, T., STÖWE, M. (2014) Corticosterone predicts nocturnal restlessness in a long-distance migrant. *Hormones and Behavior* vol. 66, n° 2, p. 324-329. [<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.06.013>]
- EIKENAAR, C., SCHÄFER, J., HESSLER, S., *et al.* (2020) Diel variation in corticosterone and departure decision making in migrating birds. *Hormones and Behavior* vol. 122, p. 104746. [<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2020.104746>]
- ENCYCLOPÆDIA UNIVERSALIS, MAGNÉTITE - Encyclopædia Universalis (2023). [<https://www.universalis.fr/encyclopedie/magnetite/>] (consulté le 23/09/2023).
- ENGELMANN, Wolfgang (2009) Bio-Calendar - The year in the life of plants and animals. Universität Tübingen.
- ENGELS, S., SCHNEIDER, N.-L., LEFELDT, N., *et al.* (2014) Anthropogenic electromagnetic noise disrupts magnetic compass orientation in a migratory bird. *Nature* vol. 509, n° 7500, p. 353-356. [<https://doi.org/10.1038/nature13290>]
- ERICKSON, W.P., JOHNSON, G.D., STRICKLAND, D.M., *et al.* (2001) Avian Collisions with Wind Turbines: A Summary of Existing Studies and Comparisons to Other Sources of Avian Collision Mortality in the United States. n° DOE-00SF22100--822418. [<https://doi.org/10.2172/822418>]
- EVANS, P.R., DAVIDSON, N.C., UTTLEY, J.D., *et al.* (1992) Premigratory Hypertrophy of Flight Muscles: An Ultrastructural Study. *Ornis Scandinavica* vol. 23, n° 3, p. 238. [<https://doi.org/10.2307/3676644>]
- FALKENBERG, G., FLEISSNER, G., SCHUCHARDT, K., *et al.* (2010) Avian Magnetoreception: Elaborate Iron Mineral Containing Dendrites in the Upper Beak Seem to Be a Common Feature of Birds. *PLoS One* vol. 5, n° 2, p. e9231. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009231>]
- FEDDE, M.R. (1980) Structure and Gas-Flow Pattern in the Avian Respiratory System1. *Poultry Science* vol. 59, n° 12, p. 2642-2653. [<https://doi.org/10.3382/ps.0592642>]
- FLEISSNER, G., STAHL, B., THALAU, P., *et al.* (2007) A novel concept of Fe-mineral-based magnetoreception: histological and physicochemical data from the upper beak of homing pigeons. *Naturwissenschaften* vol. 94, n° 8, p. 631-642. [<https://doi.org/10.1007/s00114-007-0236-0>]
- GAGLIARDO, A. (2013) Forty years of olfactory navigation in birds. *Journal of Experimental Biology* vol. 216, n° 12, p. 2165-2171. [<https://doi.org/10.1242/jeb.070250>]
- GALATEE FILMS, Le peuple migrateur - Galatée Films (2004). [<https://galateefilms.com/film/le-peuple-migrateur/>] (consulté le 22/09/2023).

- GOVAERE, A., DEVOS, S., ELLEBOODE, C., *et al.* (2008) Étude des mouvements d'oiseaux par radar en France – Analyse des données existantes –.
- GOYMANN, W., LUPI, S., KAIYA, H., *et al.* (2017) Ghrelin affects stopover decisions and food intake in a long-distance migrant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* vol. 114, n° 8, p. 1946-1951. [https://doi.org/10.1073/pnas.1619565114]
- GROOM, D.J.E., DEAKIN, J.E., LAUZAU, M.C., *et al.* (2019) The role of humidity and metabolic status on lean mass catabolism in migratory Swainson's thrushes (*Catharus ustulatus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 286, n° 1909, p. 20190859. [https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0859]
- GU, Z., PAN, S., LIN, Z., *et al.* (2021) Climate-driven flyway changes and memory-based long-distance migration. *Nature* vol. 591, n° 7849, p. 259-264. [https://doi.org/10.1038/s41586-021-03265-0]
- GUGLIELMO, C.G. (2010) Move That Fatty Acid: Fuel Selection and Transport in Migratory Birds and Bats. *Integrative and Comparative Biology* vol. 50, n° 3, p. 336-345. [https://doi.org/10.1093/icb/icq097]
- GUGLIELMO, C.G., HAUNERLAND, N.H., HOCHACHKA, P.W., *et al.* (2002) Seasonal dynamics of flight muscle fatty acid binding protein and catabolic enzymes in a migratory shorebird. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* vol. 282, n° 5, p. R1405-R1413. [https://doi.org/10.1152/ajpregu.00267.2001]
- GUILFORD, T., TAYLOR, G.K. (2014) The sun compass revisited. *Animal Behaviour* vol. 97, p. 135-143. [https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.09.005]
- GUILLEMETTE, M., WOAKES, A.J., LAROCHELLE, J., *et al.* (2016) Does hyperthermia constrain flight duration in a short-distance migrant? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 371, n° 1704, p. 20150386. [https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0386]
- GÜNTHER, A., EINWICH, A., SJULSTOK, E., *et al.* (2018) Double-Cone Localization and Seasonal Expression Pattern Suggest a Role in Magnetoreception for European Robin Cryptochrome 4. *Current Biology* vol. 28, n° 2, p. 211- 223.e4. [https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.12.003]
- GWINNER, E. (1996) Circadian and Circannual Programmes in Avian Migration. *Journal of Experimental Biology* vol. 199, n° 1, p. 39-48. [https://doi.org/10.1242/jeb.199.1.39]
- GWINNER, E., BRANDSTATTER, R. (2001) Complex bird clocks. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* vol. 356, n° 1415, p. 1801-1810. [https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0959]
- HEDENSTRÖM, A. (2008) Adaptations to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 363, n° 1490, p. 287-299. [https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2140]
- HELBIG, A.J. (1991) Inheritance of migratory direction in a bird species: a cross-breeding experiment with SE- and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* vol. 28, n° 1, p. 9-12. [https://doi.org/10.1007/BF00172133]
- HINTZ, J.V. (2000) The hormonal regulation of premigratory fat deposition and winter fattening in red-winged blackbirds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* vol. 125, n° 2, p. 239-249. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433(99)00179-8]
- HOLBERTON, R.L., BOSWELL, T., HUNTER, M.J. (2008) Circulating prolactin and corticosterone concentrations during the development of migratory condition in the Dark-eyed Junco, *Junco hyemalis*. *General and Comparative Endocrinology* vol. 155, n° 3, p. 641-649. [https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2007.11.001]

- HORE, P.J., MOURITSEN, H. (2016) The Radical-Pair Mechanism of Magnetoreception. *Annual Review of Biophysics* vol. 45, n° 1, p. 299-344. [<https://doi.org/10.1146/annurev-biophys-032116-094545>]
- JENNI, L., JENNI-EIERMANN, S. (2000) Fuel Supply and Metabolic Constraints in Migrating Birds. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part B: Biochemistry and Molecular Biology* vol. 126. [[https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(00\)80104-2](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(00)80104-2)]
- JENNI-EIERMANN, S. (2017) Energy metabolism during endurance flight and the post-flight recovery phase. *Journal of Comparative Physiology A* vol. 203, n° 6-7, p. 431-438. [<https://doi.org/10.1007/s00359-017-1150-3>]
- KING, M.O., ZHANG, Y., CARTER, T., *et al.* (2015) Phenotypic flexibility of skeletal muscle and heart masses and expression of myostatin and toll-like proteinases in migrating passerine birds. *Journal of Comparative Physiology B* vol. 185, n° 3, p. 333-342. [<https://doi.org/10.1007/s00360-015-0887-7>]
- KISHKINEV, D., CHERNETSOV, N., HEYERS, D., *et al.* (2013) Migratory Reed Warblers Need Intact Trigeminal Nerves to Correct for a 1,000 km Eastward Displacement. *PLoS One* vol. 8, n° 6, p. e65847. [<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065847>]
- KLAIMAN, J.M., PRICE, E.R., GUGLIELMO, C.G. (2009) Fatty acid composition of pectoralis muscle membrane, intramuscular fat stores and adipose tissue of migrant and wintering white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*). *Journal of Experimental Biology* vol. 212, n° 23, p. 3865-3872. [<https://doi.org/10.1242/jeb.034967>]
- KOBYLKOVA, D., SCHWARZE, S., MICHALIK, B., *et al.* (2020) A newly identified trigeminal brain pathway in a night-migratory bird could be dedicated to transmitting magnetic map information. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 287, n° 1919, p. 20192788. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2788>]
- KOCHAN, Z., KARBOWSKA, J., MEISSNER, W. (2006) Leptin is synthesized in the liver and adipose tissue of the dunlin (*Calidris alpina*). *General and Comparative Endocrinology* vol. 148, n° 3, p. 336-339. [<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.04.004>]
- LA SORTE, F.A., FINK, D., BULER, J.J., *et al.* (2017) Seasonal associations with urban light pollution for nocturnally migrating bird populations. *Global Change Biology* vol. 23, n° 11, p. 4609-4619. [<https://doi.org/10.1111/gcb.13792>]
- LAGUË, S.L. (2017) High-altitude champions: birds that live and migrate at altitude. *Journal of Applied Physiology* vol. 123, n° 4, p. 942-950. [<https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00110.2017>]
- LAGUE, S.L., CHUA, B., ALZA, L., *et al.* (2017) Divergent respiratory and cardiovascular responses to hypoxia in bar-headed geese and Andean birds. *Journal of Experimental Biology* vol. 220, n° 22, p. 4186-4194. [<https://doi.org/10.1242/jeb.168799>]
- LANDYS-CIANNELLI, M.M., JUKEMA, J., PIERSMA, T. (2002) Blood parameter changes during stopover in a long-distance migratory shorebird, the bar-tailed godwit *Limosa lapponica taymyrensis*. *Journal of Avian Biology* vol. 33, n° 4, p. 451-455. [<https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2002.03051.x>]
- LANDYS-CIANNELLI, M.M., RAMENOFISKY, M., PIERSMA, T., *et al.* (2002) Baseline and Stress-Induced Plasma Corticosterone during Long-Distance Migration in the Bar-Tailed Godwit, *Limosa lapponica*. *Physiological and Biochemical Zoology* vol. 75, n° 1, p. 101-110. [<https://doi.org/10.1086/338285>]
- LAWRENCE, K.B., BARLOW, C.R., BENSUSAN, K., *et al.* (2022) Phenological trends in the pre- and post-breeding migration of long-distance migratory birds. *Global Change Biology* vol. 28, n° 2, p. 375-389. [<https://doi.org/10.1111/gcb.15916>]
- LUDDERS, J.W. (2001) Inhaled Anesthesia for Birds. In *Recent Advances in Veterinary Anesthesia and Analgesia: Companion Animals*, IVIS.

- LUNDBERG, M., LIEDVOGEL, M., LARSON, K., *et al.* (2017) Genetic differences between willow warbler migratory phenotypes are few and cluster in large haplotype blocks. *Evolution Letters* vol. 1, n° 3, p. 155-168. [<https://doi.org/10.1002/evl3.15>]
- LUNDGREN, B.O., KIESSLING, K.-H. (1988) Comparative aspects of fibre types, areas, and capillary supply in the pectoralis muscle of some passerine birds with differing migratory behaviour. *Journal of Comparative Physiology B* vol. 158, n° 2, p. 165-173. [<https://doi.org/10.1007/BF01075830>]
- LUPI, S., MORBEY, Y.E., MACDOUGALL-SHACKLETON, S.A., *et al.* (2022) Experimental ghrelin administration affects migratory behaviour in a songbird. *Hormones and Behavior* vol. 141, p. 105139. [<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2022.105139>]
- MAENG, J.-S., PARK, J.-H., JANG, S.-M., *et al.* (2013) A modeling approach to energy savings of flying Canada geese using computational fluid dynamics. *Journal of Theoretical Biology* vol. 320, p. 76-85. [<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2012.11.032>]
- MAJUMDAR, G., RANI, S., KUMAR, V. (2015) Hypothalamic gene switches control transitions between seasonal life history states in a night-migratory photoperiodic songbird. *Molecular and Cellular Endocrinology* vol. 399, p. 110-121. [<https://doi.org/10.1016/j.mce.2014.09.020>]
- MALKEMPER, E.P., KAGERBAUER, D., USHAKOVA, L., *et al.* (2019) No evidence for a magnetite-based magnetoreceptor in the lagena of pigeons. *Current Biology* vol. 29, n° 1, p. R14-R15. [<https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.11.032>]
- MARASCO, V., KAIYA, H., POLA, G., *et al.* (2022) Ghrelin, not corticosterone, is associated with transitioning of phenotypic states in a migratory Galliform. *Frontiers in Endocrinology* vol. 13. [<https://doi.org/10.3389/fendo.2022.1058298>]
- MCFARLAN, J.T., BONEN, A., GUGLIELMO, C.G. (2009) Seasonal upregulation of fatty acid transporters in flight muscles of migratory white-throated sparrows (*Zonotrichia albicollis*). *Journal of Experimental Biology* vol. 212, n° 18, p. 2934-2940. [<https://doi.org/10.1242/jeb.031682>]
- MCWILLIAMS, S., CARTER, W., COOPER-MULLIN, C., *et al.* (2021) How Birds During Migration Maintain (Oxidative) Balance. *Frontiers in Ecology and Evolution* vol. 9. [<https://doi.org/10.3389/fevo.2021.742642>]
- MCWILLIAMS, S., KARASOV, W. (2005) Migration takes guts: Digestive physiology of migratory birds and its ecological significance. In *Birds of Two Worlds*, Johns Hopkins University Press. p. 67-78.
- MCWILLIAMS, S.R., KARASOV, W.H. (2014) Spare capacity and phenotypic flexibility in the digestive system of a migratory bird: defining the limits of animal design. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 281, n° 1783, p. 20140308. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0308>]
- MCWILLIAMS, S.R., KARASOV, W.H. (2001) Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, vol. 128, n° 3, p. 577-591. [[https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(00\)00336-6](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(00)00336-6)]
- MÉNDEZ, V., GILL, J.A., PÓRISSON, B., *et al.* (2021) Paternal effects in the initiation of migratory behaviour in birds. *Scientific Reports* vol. 11, n° 1, p. 2782. [<https://doi.org/10.1038/s41598-021-81274-9>]
- MERLIN, C., LIEDVOGEL, M. (2019) The genetics and epigenetics of animal migration and orientation: birds, butterflies and beyond. *Journal of Experimental Biology* vol. 222, n° Suppl_1, p. jeb191890. [<https://doi.org/10.1242/jeb.191890>]
- MISSION MIGRATION, Diversité des migrations - www.migracion.net (2023). [https://www.migracion.net/index.php?m_id=22004&item=4] (consulté le 17/07/2023).

- MISSION MIGRATION, Protéger l'espace aérien - www.migracion.net (2023). [https://www.migracion.net/index.php?m_id=22013&item=13] (consulté le 04/07/2023).
- MUELLER, J.C., PULIDO, F., KEMPENAERS, B. (2011) Identification of a gene associated with avian migratory behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 278, n° 1719, p. 2848-2856. [<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2567>]
- MUHEIM, R. (2011) Behavioural and physiological mechanisms of polarized light sensitivity in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 366, n° 1565, p. 763-771. [<https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0196>]
- MUHEIM, R., MOORE, F.R., PHILLIPS, J.B. (2006a) Calibration of magnetic and celestial compass cues in migratory birds--a review of cue-conflict experiments. *The Journal of Experimental Biology* vol. 209, n° Pt 1, p. 2-17. [<https://doi.org/10.1242/jeb.01960>]
- MUHEIM, R., PHILLIPS, J.B., AKESSON, S. (2006b) Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds. *Science (New York, N.Y.)* vol. 313, n° 5788, p. 837-839. [<https://doi.org/10.1126/science.1129709>]
- MUÑOZ-GARCIA, A., AAMIDOR, S.E., MCCUE, M.D., *et al.* (2012) Allocation of endogenous and dietary protein in the reconstitution of the gastrointestinal tract in migratory blackcaps at stopover sites. *Journal of Experimental Biology* vol. 215, n° 7, p. 1069-1075. [<https://doi.org/10.1242/jeb.062547>]
- MUNRO, U., WILTSCHKO, R. (1995) The role of skylight polarization in the orientation of a day-migrating bird species. *Journal of Comparative Physiology A* vol. 177, n° 3, p. 357-362. [<https://doi.org/10.1007/BF00192424>]
- MUSEUM NATIONALE D'HISTOIRE NATURELLE, Le baguage, pour quoi faire ? (2007) . In *CRBPO*. [<https://crbpo.mnhn.fr/le-crbpo/article/le-baguage-pour-quoi-faire>] (consulté le 08/05/2023).
- NAGAHUEDI, S., POPESKU, J.T., TRUDEAU, V.L., *et al.* (2009) Mimicking the natural doping of migrant sandpipers in sedentary quails: effects of dietary n-3 fatty acids on muscle membranes and PPAR expression. *Journal of Experimental Biology* vol. 212, n° 8, p. 1106-1114. [<https://doi.org/10.1242/jeb.027888>]
- NEWTON, K., GILL, A.B., KAJIURA, S. (2019) Electroreception in marine fishes: chondrichthyans. *Journal of Fish Biology* vol. 95. [<https://doi.org/10.1111/jfb.14068>]
- NIMPF, S., NORDMANN, G.C., KAGERBAUER, D., *et al.* (2019) A Putative Mechanism for Magnetoreception by Electromagnetic Induction in the Pigeon Inner Ear. *Current Biology* vol. 29, n° 23, p. 4052- 4059.e4. [<https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.09.048>]
- O'NEAL, B.J., STAFFORD, J.D., LARKIN, R.P., *et al.* (2018) The effect of weather on the decision to migrate from stopover sites by autumn-migrating ducks. *Movement Ecology* vol. 6, p. 23. [<https://doi.org/10.1186/s40462-018-0141-5>]
- PADGET, O., DELL'ARICCIA, G., GAGLIARDO, A., *et al.* (2017) Anosmia impairs homing orientation but not foraging behaviour in free-ranging shearwaters. *Scientific Reports* vol. 7, n° 1, p. 9668. [<https://doi.org/10.1038/s41598-017-09738-5>]
- PANUCCIO, M., DELL'OMO, G., BOGLIANI, G., *et al.* (2019) Migrating birds avoid flying through fog and low clouds. *International Journal of Biometeorology* vol. 63, n° 2, p. 231-239. [<https://doi.org/10.1007/s00484-018-01656-z>]
- PÉREZ, J.H., FURLOW, J.D., WINGFIELD, J.C., *et al.* (2016) Regulation of vernal migration in Gambel's white-crowned sparrows: Role of thyroxine and triiodothyronine. *Hormones and Behavior* vol. 84, p. 50-56. [<https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2016.05.021>]
- PETERS, G.W., STEINER, D.A., RIGONI, J.A., *et al.* (2005) Cardiorespiratory adjustments of homing pigeons to steady wind tunnel flight. *Journal of Experimental Biology* vol. 208, n° 16, p. 3109-3120. [<https://doi.org/10.1242/jeb.01751>]

- PIERCE, B.J., MCWILLIAMS, S.R. (2014) The Fat of the Matter: How Dietary Fatty Acids Can Affect Exercise Performance. *Integrative and Comparative Biology* vol. 54, n° 5, p. 903-912. [https://doi.org/10.1093/icb/icu098]
- PIERSMA, T., GUDMUNDSSON, G.A., LILLIENDAHL, K. (1999) Rapid Changes in the Size of Different Functional Organ and Muscle Groups during Refueling in a Long-Distance Migrating Shorebird. *Physiological and Biochemical Zoology* vol. 72, n° 4, p. 405-415. [https://doi.org/10.1086/316680]
- PORTUGAL, S.J., GREEN, J.A., CASSEY, P., *et al.* (2009) Predicting the rate of oxygen consumption from heart rate in barnacle geese *Branta leucopsis*: effects of captivity and annual changes in body condition. *Journal of Experimental Biology* vol. 212, n° 18, p. 2941-2948. [https://doi.org/10.1242/jeb.034546]
- PRICE, E.R. (2010) Dietary lipid composition and avian migratory flight performance: Development of a theoretical framework for avian fat storage. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* vol. 157, n° 4, p. 297-309. [https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.05.019]
- RAMENOFSKY, M., CORNELIUS, J.M., HELM, B. (2012) Physiological and behavioral responses of migrants to environmental cues. *Journal of Ornithology* vol. 153, p. 181-191. [https://doi.org/10.1007/s10336-012-0817-3]
- RATTENBORG, N.C. (2017) Sleeping on the wing. *Interface Focus*. [https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0082]
- SAINO, N., BAZZI, G., GATTI, E., *et al.* (2015) Polymorphism at the Clock gene predicts phenology of long-distance migration in birds. *Molecular Ecology* vol. 24, n° 8, p. 1758-1773. [https://doi.org/10.1111/mec.13159]
- SALEWSKI, V., BRUDERER, B. (2007) The evolution of bird migration--a synthesis. *Die Naturwissenschaften* vol. 94, n° 4, p. 268-279. [https://doi.org/10.1007/s00114-006-0186-y]
- SCANES, C.G., DRIDI, S. (2022) *Sturkie's Avian Physiology*, 7th edition. Cambridge, Academic Press.
- SCHAEFER, H.M., MCGRAW, K., CATONI, C. (2008) Birds use fruit colour as honest signal of dietary antioxidant rewards. *Functional Ecology* vol. 22, n° 2, p. 303-310. [https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01363.x]
- SCOTT, D.A., ROSE, P.M. (1996) *Atlas of Anatidae Populations in Africa and Western Eurasia*. Wetlands International.
- SCOTT, G.R., SCHULTE, P.M., EGGINTON, S., *et al.* (2011) Molecular Evolution of Cytochrome c Oxidase Underlies High-Altitude Adaptation in the Bar-Headed Goose. *Molecular Biology and Evolution* vol. 28, n° 1, p. 351-363. [https://doi.org/10.1093/molbev/msq205]
- SENNER, N.R., STAGER, M., VERHOEVEN, M.A., *et al.* (2018) High-altitude shorebird migration in the absence of topographical barriers: avoiding high air temperatures and searching for profitable winds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 285, n° 1881, p. 20180569. [https://doi.org/10.1098/rspb.2018.0569]
- SHARMA, A., SUR, S., TRIPATHI, V., *et al.* (2023) Genetic Control of Avian Migration: Insights from Studies in Latitudinal Passerine Migrants. *Genes* vol. 14, n° 6, p. 1191. [https://doi.org/10.3390/genes14061191]
- SKRIP, M.M., BAUCHINGER, U., GOYMANN, W., *et al.* (2015) Migrating songbirds on stopover prepare for, and recover from, oxidative challenges posed by long-distance flight. *Ecology and Evolution* vol. 5, n° 15, p. 3198-3209. [https://doi.org/10.1002/ece3.1601]
- STETSON, M.H., ERICKSON, J.E. (1972) Hormonal control of photoperiodically induced fat deposition in white-crowned sparrows. *General and Comparative Endocrinology* vol. 19, n° 2, p. 355-362. [https://doi.org/10.1016/0016-6480(72)90118-9]

- SURBHI, KUMAR, V. (2015) Avian photoreceptors and their role in the regulation of daily and seasonal physiology. *General and Comparative Endocrinology* vol. 220, p. 13-22. [https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2014.06.001]
- SYRLINKS WILDLIFE, Balises Argos pour le suivi des animaux sauvages | Syrlinks Wildlife (s. d.) . In *Syrlinks Wildlife | Argos Tracking Beacons*. [https://www.syrlinks-wildlife.com/fr/accueil] (consulté le 07/08/2023).
- TREIBER, C.D., SALZER, M.C., RIEGLER, J., *et al.* (2012) Clusters of iron-rich cells in the upper beak of pigeons are macrophages not magnetosensitive neurons. *Nature* vol. 484, n° 7394, p. 367-370. [https://doi.org/10.1038/nature11046]
- USHINE, N., KURATA, O., TANAKA, Y., *et al.* (2020) The effects of migration on the immunity of Black-Headed Gulls (*Chroicocephalus ridibundus*: Laridae). *The Journal of Veterinary Medical Science* vol. 82, n° 11, p. 1619-1626. [https://doi.org/10.1292/jvms.20-0339]
- VAN LOON, E.E., SHAMOUN-BARANES, J., BOUTEN, W., *et al.* (2011) Understanding soaring bird migration through interactions and decisions at the individual level. *Journal of Theoretical Biology* vol. 270, n° 1, p. 112-126. [https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2010.10.038]
- VELTEN, B.P., WELCH, K.C., RAMENOFSKY, M. (2016) Altered expression of pectoral myosin heavy chain isoforms corresponds to migration status in the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). *Royal Society Open Science* vol. 3, n° 11, p. 160775. [https://doi.org/10.1098/rsos.160775]
- VINCZE, O., VÁGÁSI, C.I., PAP, P.L., *et al.* (2019) Wing morphology, flight type and migration distance predict accumulated fuel load in birds. *The Journal of Experimental Biology* vol. 222, Pt 1. [https://doi.org/10.1242/jeb.183517]
- VOELKL, B., FRITZ, J. (2017) Relation between travel strategy and social organization of migrating birds with special consideration of formation flight in the northern bald ibis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 372, n° 1727, p. 20160235. [https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0235]
- WEBER, J.-M. (2009) The physiology of long-distance migration: extending the limits of endurance metabolism. *Journal of Experimental Biology* vol. 212, n° 5, p. 593-597. [https://doi.org/10.1242/jeb.015024]
- WEEKS, B.C., WILLARD, D.E., ZIMOVA, M., *et al.* (2020) Shared morphological consequences of global warming in North American migratory birds. *Ecology Letters* vol. 23, n° 2, p. 316-325. [https://doi.org/10.1111/ele.13434]
- WEIMERSKIRCH, H., MARTIN, J., CLERQUIN, Y., *et al.* (2001) Energy saving in flight formation. *Nature* vol. 413, n° 6857, p. 697-698. [https://doi.org/10.1038/35099670]
- WILTSCHKO, R., WILTSCHKO, W. (2022) The discovery of the use of magnetic navigational information. *Journal of Comparative Physiology A* vol. 208, n° 1, p. 9-18. [https://doi.org/10.1007/s00359-021-01507-0]
- WILTSCHKO, W., WILTSCHKO, R. (1990) Magnetic orientation and celestial cues in migratory orientation. *Experientia* vol. 46, n° 4, p. 342-352. [https://doi.org/10.1007/BF01952167]
- WU, H., SCHOLTEN, A., EINWICH, A., *et al.* (2020) Protein-protein interaction of the putative magnetoreceptor cryptochrome 4 expressed in the avian retina. *Scientific Reports* vol. 10, n° 1, p. 7364. [https://doi.org/10.1038/s41598-020-64429-y]
- MISSION MIGRATION, www.migracion.net (2023). [https://www.migracion.net/index.php?m_id=1517&bs=11] (consulté le 22/09/2023).
- ZAPKA, M., HEYERS, D., HEIN, C.M., *et al.* (2009) Visual but not trigeminal mediation of magnetic compass information in a migratory bird. *Nature* vol. 461, n° 7268, p. 1274-1277. [https://doi.org/10.1038/nature08528]
- ZAPKA, M., HEYERS, D., LIEDVOGEL, M., *et al.* (2010) Night-time neuronal activation of Cluster N in a day- and night-migrating songbird. *European Journal of Neuroscience* vol. 32, n° 4, p. 619-624. [https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2010.07311.x]

- ZHAO, Y., HUANG, Y.-N., SHI, L., *et al.* (2009) Analysis of magnetic elements in otoliths of the macula lagena in homing pigeons with inductively coupled plasma mass spectrometry. *Neuroscience Bulletin* vol. 25, n° 3, p. 101-108. [<https://doi.org/10.1007/s12264-009-0311-y>]
- ZUCCA, M. (2022) La migration des Oiseaux : Comprendre les voyageurs du ciel, 4ème éd. Bordeaux, Editions Sud Ouest.
- ZWART, M.C., MCKENZIE, A., MINDERMAN, J., *et al.* (2016) Conflicts Between Birds and On-Shore Wind Farms. *In Problematic Wildlife A Cross-Disciplinary Approach*, Springer. p. 489-504. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-22246-2_23]
-

ADAPTATIONS PHYSIOLOGIQUES AU PHÉNOMÈNE MIGRATOIRE CHEZ LES OISEAUX

AUTEUR : Adélaïde BETGÉ-LAGARDE-BREZETZ

RÉSUMÉ :

Les oiseaux migrateurs effectuent plusieurs fois par an des vols à plus ou moins longue distance qui nécessitent une adaptation particulière de leur organisme. Les objectifs et les types de migration sont très variés. La compréhension des mécanismes physiologiques sous-jacents à la migration a fait l'objet de nombreuses recherches. L'apparition de nouveaux modes d'études, avec notamment l'emploi des données obtenues par satellite, a permis une avancée considérable dans le suivi des oiseaux migrateurs.

Cette thèse a pour vocation de faire un état des lieux des actuelles connaissances concernant la physiologie de la migration chez les oiseaux. Elle aborde la variété écologique des différents migrateurs ainsi que le calendrier biologique qui rythme leurs déplacements. Le déterminisme génétique, l'endocrinologie et le métabolisme ainsi que les récents modèles d'orientation y sont décrits. Enfin, les adaptations aux contraintes environnementales plus ou moins spécifiques et aux contraintes humaines sont évoquées.

De nombreux sujets demeurent encore à explorer et beaucoup d'études laissent place à de nouvelles interrogations. La difficulté réside dans les considérations des variations interspécifiques, voire intraspécifiques, et l'accessibilité aux données.

MOTS CLÉS :

MIGRATION, OISEAUX, PHYSIOLOGIE

JURY :

Présidente : Pr Bénédicte GRIMARD-BALLIF
Directrice de thèse : Pr Fanny PILOT-STORCK
Examineur : Dr Pascal ARNÉ

PHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS TO MIGRATION IN BIRDS

AUTHOR: Adélaïde BETGÉ-LAGARDE-BREZETZ

SUMMARY:

Several times a year, migratory birds make flights of varying distances that require their bodies to adapt to particular conditions. The objectives and types of migration are highly varied. Understanding the physiological mechanisms underlying migration has been the subject of much research. The emergence of new methods of study, in particular the use of data obtained by satellite, has enabled considerable progress to be made in the monitoring of migratory birds.

The aim of this thesis is to review current knowledge of the physiology of migration in birds. It looks at the ecological variety of different migratory birds and the biological calendar that governs their movements. Genetic determinism, endocrinology and metabolism as well as recent orientation models are described. Finally, adaptations to different environmental and human constraints are discussed.

Many subjects remain to be explored and many studies leave room for new questions. The difficulty lies in considering interspecific and even intraspecific variations and the accessibility to the data.

KEYWORDS:

MIGRATION, BIRD, PHYSIOLOGY

JURY:

Chairperson: Pr Bénédicte GRIMARD-BALLIF

Thesis Director: Pr Fanny PILOT-STORCK

Reviewer: Dr Pascal ARNÉ