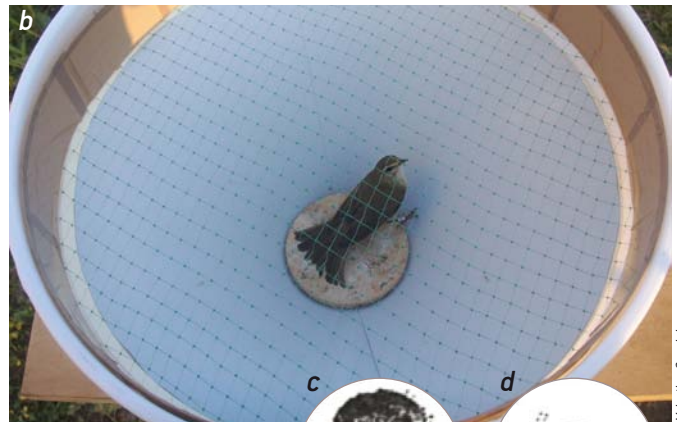
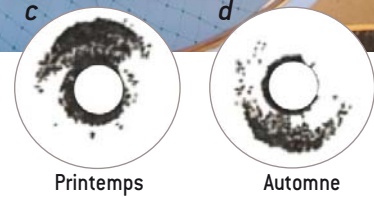




6. LES ENTONNOIRS D'EMLÉN servent à déterminer la direction d'envol des oiseaux migrateurs, retenus captifs par un filet. Les empreintes des oiseaux, qui s'impriment sur le papier recouvrant la paroi de l'entonnoir *(b)*, montrent que cette direction diffère entre la migration de printemps *(c)* et celle d'automne *(d)*. Divers dispositifs permettent d'étudier les indices utilisés par les oiseaux pour s'orienter *(a, un bobinage électrique qui crée un champ magnétique artificiel)*.



Ils utilisent donc probablement un autre signal pour indiquer le niveau des réserves de graisse. L'un des candidats est l'adiponectine, une hormone également produite par les cellules adipeuses. Cette hormone favorise la mobilisation et la transformation du glucose et des acides gras.

Comme beaucoup d'autres facteurs métaboliques, l'adiponectine est produite selon un rythme circadien (voir la figure 7). Des chercheurs de notre laboratoire ont montré que pendant la migration des bruants à gorge blanche (*Zonotrichia albicollis*), le maximum de concentration en adiponectine survient pendant la nuit, tandis qu'il a lieu le jour aux autres périodes. En outre, le nombre de récepteurs de l'adiponectine augmente notablement durant la nuit dans le foie des oiseaux en migration. Ces deux changements favorisent la production d'énergie pour les vols nocturnes.

Le début de la période d'engraissement et sa durée sont liés à la distance de migration : plus cette dernière est longue, plus les oiseaux accumulent de graisses. Comment peuvent-ils alors décoller ? La taille de leurs organes digestifs diminue, compensant en partie le gain de poids associé aux graisses, et la masse musculaire augmente. Néanmoins, avant la migration, l'état physique d'un oiseau diffère de celui d'un athlète humain se préparant à une activité physique intense, pour laquelle un excès de poids n'est pas souhaitable. Chez un humain, l'augmentation de la masse corporelle, de la proportion de graisse et des concentrations de glucose et de lipides dans le sang

La carte et la boussole

Dans les années 1950, l'ornithologue néerlandais Albert Perdeck (1923-2009) a déplacé de plusieurs kilomètres des étourneaux lancés dans leur migration automnale. Ceux qui avaient déjà accompli la migration auparavant ont corrigé leur trajectoire et leur temps de vol, et sont arrivés à leurs quartiers d'hiver habituels. Ceux qui migraient pour la première fois ont continué leur route vers le Sud comme si de rien n'était.

Cette expérience montre, d'une part, que les oiseaux migrateurs ont une capacité déterminée génétiquement à maintenir une direction fixe et, d'autre part, qu'ils établissent une carte mentale de leur environnement au fil des voyages. En d'autres termes, ils utilisent une boussole pour suivre une direction, mais aussi une carte pour déterminer quelle direction suivre afin d'arriver à destination.

Si les mécanismes de boussole sont assez bien connus, ceux qui sous-tendent la carte mentale des oiseaux migrateurs restent à déterminer. Ils ne sont établis que chez le pigeon voyageur (une espèce non migratrice), qui se fonderait sur les odeurs lui parvenant pour construire une carte chimique. Ainsi, un pigeon qui n'est jamais sorti de son pigeonnier le retrouve même si on l'en éloigne de plusieurs dizaines de kilomètres. Pour les oiseaux migrateurs, certains chercheurs pensent qu'ils utilisent les étoiles pour déterminer non seulement la direction, mais aussi leur position ; les astres seraient à la fois la carte et la boussole. Toutefois, ils n'ont pas réussi à le prouver.

Francesco Bonadonna

Responsable de l'équipe Écologie comportementale, CEFE/CNRS (UMR 5175)

seraient même des marques d'obésité et de syndrome métabolique – expression désignant un ensemble de dysfonctionnements métaboliques associés à un risque élevé de diabète et de maladies cardiovasculaires. En d'autres termes, selon les critères humains, les oiseaux en période prémigratoire sont obèses, diabétiques et susceptibles d'être terrassés par une crise cardiaque à tout moment !

Un rendement dix fois supérieur à celui des mammifères

Toutefois, les oiseaux brûlent bien mieux les graisses que les mammifères et sont beaucoup plus résistants aux troubles métaboliques. Les graisses fournissent le plus d'énergie par unité de masse, ce qui en fait un carburant idéal. Cependant, comme elles sont insolubles, elles sont difficiles à transporter des sites de stockage jusqu'aux muscles. Les oiseaux y sont bien adaptés, ce qui leur permet d'utiliser la graisse avec un rendement dix fois supérieur à celui des mammifères, voire plus pendant la migration. Ainsi, la concentration en protéines assurant le transport des lipides augmente durant la migration.

Chez les oiseaux, des horloges circadiennes contrôlent la prise de nourriture et l'utilisation des réserves énergétiques. Ces horloges, qui se réorganisent pendant les migrations nocturnes, interagissent de façon complexe avec les voies métaboliques. Les liens entre le métabolisme des lipides et les

mécanismes moléculaires des horloges font l'objet de nombreuses recherches, en raison de leurs implications dans certains troubles métaboliques humains. Chez l'homme, l'une de ces horloges, située dans le foie, influe sur la transformation des nutriments et sur des paramètres physiologiques tels que la glycémie. Des résultats récents suggèrent que chez les oiseaux, elle joue aussi un rôle important dans la régulation du métabolisme pendant la migration.

L'un de nous (P. Bartell) a ainsi montré que l'horloge circadienne hépatique change notablement chez des fauvettes à tête noire (*Sylvia atricapilla*) manifestant une activité

de *Zugunruhe*. En particulier, la concentration de certaines molécules ne varie plus aux mêmes moments et la quantité de nombreuses protéines d'horloge fluctue entre des maximums plus élevés et des minimums plus faibles. Lors de cette étude, les oiseaux étaient soumis à des durées constantes du jour, ce qui montre que les modifications de l'horloge hépatique sont déclenchées par des signaux circannuels internes. En outre, ils ne mangeaient pas la nuit ; les changements physiologiques ne résultent donc pas de décalages entre les repas, ni de différences entre les nutriments absorbés.

Au cours de la migration, les oiseaux se nourrissent toujours le jour, mais le vol, très consommateur d'énergie, se décale vers la nuit. Il semble que pendant la journée, l'horloge hépatique prépare le corps de l'oiseau au vol nocturne en entraînant la synthèse de protéines nommées PPAR γ , qui favorisent la production et le stockage des graisses (voir l'encadré ci-dessous). Inversement, la nuit, l'horloge hépatique accélère le métabolisme des lipides et donc la production d'énergie pour le vol.

Ces expériences soulignent les relations complexes entre les horloges biologiques internes, le métabolisme des graisses et la

HORLOGES INTERNES ET MÉTABOLISME DES GRAISSES : DE MULTIPLES INTERACTIONS

Dans l'horloge circadienne des vertébrés interviennent quatre protéines principales, nommées CLOCK, BMAL, Period (Per) et cryptochrome (Cry). La concentration de ces protéines fluctue selon un cycle de 24 heures. Les protéines CLOCK et BMAL s'associent pour activer la transcription des gènes *Per* et *Cry*. Des protéines Per et Cry sont alors produites et se lient au complexe CLOCK/BMAL, qu'elles finissent par empêcher de réguler l'expression du génome – et donc de déclencher leur propre production. Il en résulte une diminution des quantités de protéines Per et Cry, régulièrement dégradées dans la cellule et non renouvelées. Quand elles sont devenues assez rares, le complexe CLOCK/BMAL active de nouveau la transcription des gènes *Per* et *Cry* et le cycle recommence.

Cette boucle de régulation moléculaire existe à divers endroits de l'organisme, où des groupes de cellules se coordonnent parfois pour remplir des fonctions d'horloge. Dans le cerveau, par exemple, une « horloge maîtresse » coordonne les horloges dites périphériques, telle celle localisée dans le foie, qui contrôle le métabolisme des nutriments et l'homéostasie énergétique (l'équilibre entre les apports et les dépenses d'énergie).

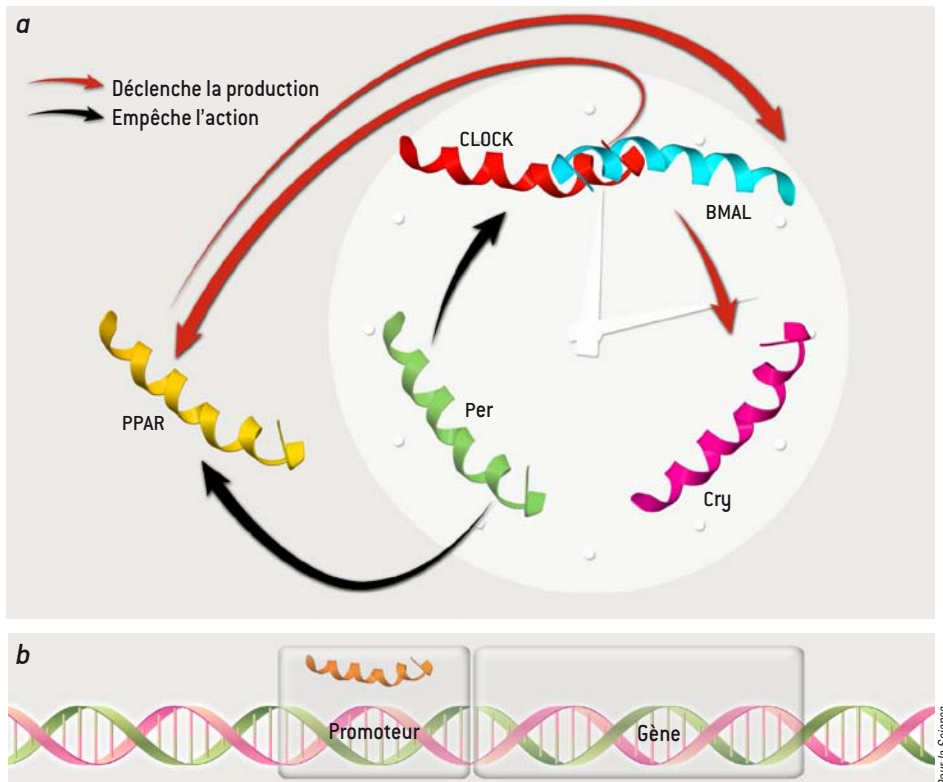
Outre *Per* et *Cry*, le complexe CLOCK/BMAL active la transcription périodique de nombreux autres gènes. L'un d'eux est celui de la protéine PPAR, qui régule à son tour la transcription d'autres gènes. Diffé-

rentes formes de PPAR assurent des fonctions distinctes. Le PPAR α , surtout présent dans le foie, favorise la dégradation des lipides. Le PPAR γ , à l'inverse, entraîne la production et le stockage de graisses. Les comportements alimentaires suivant un rythme d'environ 24 heures chez

nombre d'animaux, c'est peut-être aussi le cas de la concentration de ces composés.

Ce n'est pas la seule interaction des protéines PPAR et de l'horloge hépatique. La protéine Per limite la production de graisses en inhibant la régulation de la transcription ef-

fectuée par PPAR ; la production de Per étant périodique, il en serait de même de l'activité de PPAR. Enfin, les protéines PPAR activent l'expression du gène codant la protéine d'horloge BMAL. Ainsi, elles contrôlent l'horloge moléculaire, et sont contrôlées par elle en retour.



LES HORLOGES CIRCAIDIENNES DES VERTÉBRÉS sont notamment fondées sur les fluctuations périodiques des concentrations de quatre protéines [CLOCK, BMAL, Per et Cry], qui s'influencent mutuellement (a). Elles interagissent avec le métabolisme des graisses, en contrôlant la production de protéines PPAR – qui rétroagissent sur la production de protéines d'horloge – ou en inhibant leur action sur l'expression du génome. Pour déclencher l'expression d'un gène (et la production des protéines qu'il code), les protéines se fixent sur ses promoteurs, des segments d'ADN qui le précèdent (b).