

# Le vol n'est pas... sans gravité

Denis Poinsot

Résumé de cours non illustré pour l'instant. Une version illustrée viendra plus tard.

NB. je ne diffuserai **pas** le Powerpoint du cours lui même,  
mais vous trouverez en fin de document les liens vers les vidéos  
*y compris* ce satané programme de simulation sur le vol de l'albatross

## 1. A qui profite le vol ?

Si on définit le vol fondamentalement comme *la capacité à se déplacer au sein d'un fluide en étant plus dense que lui*, alors les méduses, les requins et les raies « volent ». En effet, les Cnidaires et les Sélaciens sont plus denses que l'eau puisqu'ils ne possèdent pas de vessie natatoire gazeuse. On peut donc les présenter comme les inventeurs du vol, et ça n'a rien de tiré par les cheveux : les mécanismes qui permettent à un requin de ne pas couler sont identiques à ceux qui permettent à un avion de ne pas tomber, et le vol battu des oiseaux est très similaire au « vol » des raies. Quant aux avions à réaction et aux fusées interplanétaires, ils utilisent un principe déjà exploité depuis des millions d'années par les méduses et les calmars. Bref, le vol vient de loin, et comme beaucoup de choses en biologie il est apparu *dans l'eau*.

Cependant, le vol désigne en pratique le déplacement dans l'air, qui est en fait une véritable soupe dans laquelle on trouve des organismes "volants" depuis plus de trois milliards d'années. Certains ont une taille minuscule et « volent » *passivement* au gré des courants aériens (bactéries, spores de champignons, pollens, graines ailées, juvéniles d'araignées entraînées par leur fil de soie), ils ne seront pas traités ici. D'autres, de plus grande taille, se dirigent *activement*. Par ordre d'entrée en scène il s'agit des Insectes Ptérygotes (-250 Mio d'années), des Ptérosaures (-220Mio), des Oiseaux (-150 Mio si on se base sur Archaeopteryx), des Ptéranodons (-70Mio), des Chiroptères (-50 Mio A). Ptérosaures et Ptéranodons étant éteints, et si on passe sur les "poissons volants" qui n'effectuent que de longs bonds dirigés, il ne reste dans la faune actuelle que trois groupes capables de réellement voler : les Insectes, les Oiseaux et les Chiroptères. Ce cours traitera uniquement des oiseaux.

## Origine du vol chez les oiseaux

Deux théories s'affrontent depuis longtemps pour expliquer l'origine du vol chez les oiseaux. La théorie *arboricole* (« trees-down ») fondée sur le vol parachuté/plané et la théorie *cursoriale* (« ground-up »), fondée sur la vitesse de course permettant l'envol. Selon la première théorie, les ancêtres des oiseaux étaient arboricoles et le vol est apparu à partir de structures permettant dans un premier temps d'amortir des chutes, puis de planer, puis de pratiquer le vol battu. Selon la seconde théorie, les ancêtres des oiseaux étaient des animaux terrestres, coureurs bipèdes rapides qui auraient utilisé leurs bras emplumés d'abord pour stabiliser leur course puis l'accélérer (en battant des ailes) puis auraient fini par atteindre une vitesse suffisante pour décoller. Le tableau suivant résume les avantages et inconvénients de chacune de ces deux hypothèses :

Théorie arboricole	Théorie cursoriale
<p><b>Pour</b></p> <p>Il existe des animaux arboricoles utilisant des structures permettant de ralentir les chutes voire de planer (écureuils volants, phalangers volants, lézards « dragons volants », grenouilles)</p> <p>Aussi rudimentaire que soit une proto-aile elle permet de ralentir une chute, ce qui procure un avantage immédiat.</p> <p>Contrairement au vol battu, le vol parachuté/plané ne nécessite pas de disposer de muscles puissants ni d'une épaule spécialisée permettant de lever le bras loin au dessus de la ligne du dos.</p> <p>Archaeoptéryx possède des griffes sur les ailes, en accord avec l'hypothèse d'une vie arboricole (voir l'Hoazin dans la faune actuelle)</p> <p><b>Contre</b></p> <p>La vie arboricole favorise une grande dextérité et une bonne capacité de préhension des quatre membres, <i>surtout</i> les antérieurs. Archaeoptéryx -- qui était un prédateur vu sa dentition -- n'a pas du tout la morphologie d'un animal arboricole agile (il a de longues pattes, un thorax court, il est bipède) et ses griffes postérieures ne sont pas celles d'un arboricole, elles sont très semblables à celles d'oiseaux coureurs terrestres actuels). Tous les autres « planeurs » arboricoles actuels sont quadrupèdes et se déplacent avec agilité dans les arbres, ils n'utilisent le vol plané que de manière relativement exceptionnelle.</p> <p>Parmi les groupes d'oiseaux considérés comme les plus primitifs (tinamous, gallinacés) <i>seul</i> le vol <i>battu</i> est pratiqué. Le vol plané n'existe que dans de rares groupes hautement spécialisés et d'origine <i>récente</i>, qui savent <i>tous</i> battre des ailes par ailleurs. L'hypothèse d'un vol plané ancestral ayant évolué en vol battu est donc douteuse.</p> <p>Le vol plané est particulièrement inefficace en milieu forestier : absence de vent porteur, beaucoup d'obstacles mais obligation d'étendre ses ailes au maximum. Aucun oiseau actuel ne pratique le vol plané en forêt, tous les oiseaux planeurs utilisent de grands espaces dégagés. Tous les oiseaux forestiers pratiquent le vol battu avec une grande dextérité, ce qui leur permet de voler au milieu de ramures encombrées. Or, même les partisans de la théorie arboricole reconnaissent que si Archaeopteryx pratiquait le vol ce devait être de manière plutôt maladroite.</p>	<p><b>Pour</b></p> <p>Les ancêtres théropodes des oiseaux étaient manifestement bipèdes, terrestres, et rapides, aux poignets très mobiles. On ne connaît <i>aucun</i> animal arboricole parmi eux.</p> <p>Aussi rudimentaires que soit une proto aile <i>battante</i> elle permet d'accélérer la course ou favoriser les changements de direction rapides, voire aider à éviter la fuite de petites proies, ce qui procure un avantage immédiat.</p> <p>Même sans être capable de voler, le fait de <i>battre</i> des ailes permet de franchir plus facilement des obstacles ou de gravir des plans inclinés voire verticaux rapidement en cas de danger par le phénomène de WAIR (Wing Assisted Incline Running) y compris chez des juvéniles faiblement emplumés.</p> <p>Archaeoptéryx possédait des rémiges primaires asymétriques, indispensables pour pratiquer le vol battu.</p> <p><b>Contre</b></p> <p>La vitesse d'Archaeopteryx semble insuffisante pour lui avoir permis de décoller (mais ce fait est controversé).</p> <p>Archaeoptéryx ne disposait ni de muscles du vol puissant ni de l'articulation de l'épaule lui permettant de pratiquer le vol battu ou le WAIR qui nécessitent d'élever l'aile loin au dessus du niveau de son dos.</p>

Comme le montre ce tableau, aucune de ces deux théories ne semble avoir apporté pour l'instant « l'argument qui tue ». Il existe au moins deux autres théories. Selon l'une les mouvements de vol battu seraient apparus à cause de parades et de combats entre mâles, qui favorisent les mouvements violents de l'aile et aussi la capacité à se dresser au dessus de l'adversaire pour le blesser à coup de pattes (c'est encore ainsi que les oiseaux se battent lorsqu'ils le font). La dernière théorie est celle du WAIR (Wing Assisted Incline Running), elle est décrite plus loin dans la section sur le vol battu.

## 2. Les mobiles du vol

Considérons trois séries de faits incontestables.

1) Les Insectes Ptérygotes sont les seuls Arthropodes capables de voler. Ils sont aussi -- de très loin -- les Arthropodes présentant le plus grand succès évolutif (il y a dix fois plus d'espèces de Ptérygotes que de *tous* les autres taxons Arthropodes terrestres réunis : Myriapodes, Araignées, Acariens...), même si on ajoute *tous* les Crustacés dans la balance.

2) Les Oiseaux étaient les *seuls* dinosaures capables de voler. Ils sont aussi les *seuls* à avoir survécu à la disparition de leur groupe tout entier et à l'explosion évolutive des Mammifères (ils ont même fait plus que simplement survivre puisqu'il y a actuellement deux fois plus d'espèces d'Oiseaux que de Mammifères).

3) chez les Mammifères, si on excepte les Rongeurs, dont la petite taille et la prolificité justifient le succès évolutif, le groupe *de très loin* le plus nombreux est celui des Chiroptères, autrement dit les seuls mammifères capables de voler.

Ca n'est évidemment pas un hasard mais résulte du fait que le vol procure plusieurs avantages capitaux sur les animaux terrestres, qui sont tous liés à ceci : *c'est le moyen de déplacement à la fois le plus rapide, le plus indépendant du terrain et surtout le plus économique qui soit*. Ce dernier fait est souvent occulté par la notion -- correcte -- selon laquelle le vol consomme beaucoup d'énergie par unité de temps. Mais pour savoir si une voiture est économique ou pas, la question n'est pas de savoir combien elle consomme *par seconde* mais combien elle consomme *par kilomètre*. Or, le vol est un mode de déplacement typiquement de *dix à cent fois plus rapide* que la locomotion terrestre (comparez la vitesse de déplacement d'une souris dans une prairie et d'un moineau de même masse au dessus de ladite prairie...). Lorsqu'on tient compte de ce fait le vol représente, et de loin, le mode de déplacement le plus économique en énergie. Le fait qu'il soit *aussi* le plus rapide ouvre aux animaux volants des possibilités *exclusives* :

1) atteindre des lieux de reproduction et de soin aux jeunes inaccessibles aux autres taxons, ce qui réduit la concurrence et la pression de prédation (exemple: corniches sur les falaises abruptes voire îlots rocheux à des centaines de kilomètres des côtes les plus proches)

2) exploiter des domaines vitaux de très grande taille dans des milieux où les ressources alimentaires ou hydriques sont rares et hautement dispersées (haute mer, déserts arides ou froids). Sans aller jusqu'à ces milieux extrêmes, un campagnol doit impérativement trouver sa subsistance dans un rayon de quelques dizaines de mètres autour de son terrier, le seul endroit où il puisse être relativement en sécurité, alors qu'un moineau peut exploiter très facilement des ressources dispersées sur plusieurs hectares et se percher facilement, chaque fois qu'il en a envie, dans un endroit très difficile d'accès à tout ce qui ne vole pas.

3) survivre à la mauvaise saison en *suivant* le climat favorable, en franchissant s'il le faut des chaînes de montagne élevées voire des océans. Cette capacité exceptionnelle de migration permet aux oiseaux d'exploiter des biotopes qui ne sont favorables que quelques mois par an en disposant en même temps d'un lieu d'hivernage propice à la reconstitution des réserves énergétiques.

### 3. Le vol, une question de principes

Le principe du vol d'un animal n'ayant pas la taille d'un insecte<sup>1</sup> peut s'illustrer facilement en utilisant un requin. Le requin étant plus dense que l'eau (en particulier à cause de son squelette), il devrait couler au fur et à mesure qu'il avance et se retrouver au fond de l'océan, de la même manière qu'un oiseau devrait tomber du ciel puisqu'il est plus dense que l'air. Le requin, comme l'oiseau, évite la « chute » en dépensant de l'énergie pour maintenir une certaine vitesse, et créer grâce à cette vitesse une force verticale dirigée vers le haut et appelée *portance*.

---

<sup>1</sup> les insectes utilisent des principes de vol très différents des animaux volants de la taille des oiseaux et des chauve souris.

Si on fait le bilan des forces s'exerçant sur un requin en train de progresser activement dans l'eau, on peut en identifier cinq.

\* son **poids**, dirigé vers le bas.

\* la **force d'Archimède** dirigée vers le haut mais insuffisante pour compenser le poids puisque le requin est plus dense que l'eau (dans le cas des oiseaux cette force existe mais elle est négligeable du fait que l'air a une densité environ mille fois plus faible que l'eau).

\* la **poussée**, dirigée (pour simplifier) vers l'avant<sup>2</sup>. Cette poussée est causée ici par le mouvement de la nageoire caudale.

\* la **traînée**, dirigée à l'opposé du déplacement. Elle est due aux frottements de l'eau sur le corps du requin (traînée *de forme*, minimisée par une forme hydrodynamique dans l'eau et aérodynamique dans l'air) et aux turbulences créées derrière les ailerons et la queue (traînée *induite*).

\* la **portance**, dirigée vers le haut. Elle est créée par la *circulation très particulière* de l'eau autour des ailerons. C'est la portance qui permet au requin de ne pas couler. C'est exactement le même phénomène qui permet aux avions (et aux oiseaux) de ne pas tomber.

Le phénomène de portance est en fait très déroutant, et il a fallu l'apparition de caméras ultra-rapides et d'ordinateurs puissants pour le comprendre correctement, ce qui explique qu'il soit habituellement expliqué de manière erronée dans les ouvrages de vulgarisation destinés au grand public.

### Le mythe de la portance.

Voici en bref l'explication incorrecte que vous trouverez absolument partout, ou presque « *La face supérieure d'une aile (extrados) est bombée alors que la face inférieure (intrados) est plate. L'air rencontré par l'aile doit parcourir un trajet plus long sur l'extrados, il doit donc accélérer. Or, la pression d'un gaz diminue lorsqu'il accélère (principe de Bernoulli). La pression de l'air est donc moins élevée au dessus de l'aile qu'en dessous, et c'est cette dépression relative qui crée la portance* »

Cette explication cite un principe physique réel (le principe de Bernoulli) mais elle est fautive parce qu'elle indique que l'air devrait (pour une raison tellement mystérieuse qu'on ne la donne jamais) effectuer le trajet *dans le même temps* sur l'extrados et l'intrados, comme si deux particules d'air séparées par le bord antérieur de l'aile (=bord d'attaque) devaient impérativement se retrouver de l'autre côté sur le bord postérieur (=bord de fuite). Or, on sait grâce à des enregistrements effectués en soufflerie que c'est complètement faux. En réalité l'air parcourt l'extrados en *moins* de temps qu'il ne passe sous l'intrados sur une aile réelle. Autrement dit, les particules d'air séparées par le bord d'attaque de l'aile ne se rejoignent *jamais* de l'autre côté au bord de fuite: le passage de l'aile « décale l'air vers la droite » sur l'extrados.

<sup>2</sup> en réalité, du fait de l'asymétrie de la nageoire caudale des requins, la poussée est dirigée en partie vers le bas, ce qui renforce encore la tendance du requin à couler, d'où la présence impérative d'ailerons. Un requin dont on a coupé les ailerons (pour en faire de la soupe) et qu'on « relâche » ensuite est évidemment condamné à mort car il ne peut plus que nager vers le bas et va s'enfoncer inexorablement jusqu'à être tué par la pression de l'eau, s'il n'est pas mort d'hémorragie ou dévoré par ses congénères auparavant.

L'autre chose que les ouvrages de vulgarisation oublient généralement de préciser est qu'une aile ne fonctionne jamais à l'*horizontale*, alors qu'elle est dessinée ainsi sur la plupart des dessins illustrant la portance. En réalité, une aile est toujours *inclinée*, de 5 à 10° environ par rapport à l'horizontale. Cet angle est l'*angle d'attaque*, et s'il n'est pas présent alors tous les théorèmes de Bernoulli au monde ne pourront rien pour sauver l'avion (ou l'oiseau) qui chutera lourdement. Pour qu'une aile horizontale génère suffisamment de portance simplement en ayant un extradós bombé il faudrait que la « bosse » de l'aile d'un avion de ligne fasse plus d'une dizaine de mètres de hauteur (bonjour l'aérodynamisme et la consommation en carburant...).

Enfin, les ouvrages de vulgarisation ne disent *jamais* qu'une aile fonctionne sans problèmes si la longueur du trajet à parcourir au dessus (extrados) et en dessous (extrados) sont absolument *les mêmes*, autrement dit si le profil de l'aile est symétrique. Ils ne disent pas non plus qu'une aile fonctionne parfaitement même si son épaisseur est quasiment nulle. C'est le principe des voiles d'un bateau qui « remonte au vent » alors que son « aile » a une épaisseur de un millimètre seulement, et donc que les trajets sur l'extrados (côté « sous le vent ») et intrados (côté « au vent », c'est à dire face au vent) ont une longueur absolument *identiques* ! L'aile du premier avion à avoir volé (le célèbre Flyer des frères Wright) avait d'ailleurs une aile de ce type, d'une épaisseur très faible.

### **Mais alors comment fonctionne une aile ?**

La véritable raison pour laquelle l'air accélère sur l'extrados est que l'aile, par le bombement éventuel de son extradós, et surtout par son angle d'attaque, *crée un obstacle qui dévie l'air vers le bas en se servant de l'énergie cinétique de l'avion (ou de l'oiseau)*. La portance n'est que la réaction de l'air : étant poussé vers le bas, il exerce en retour une force de réaction orientée vers le haut.

Ce qui est complètement *contre-intuitif*, c'est qu'on a l'impression que c'est surtout le *dessous* de l'aile qui « s'appuie » sur l'air et le dévie vers le bas, alors qu'en réalité c'est la face *supérieure* de l'aile (l'extrados, donc) qui effectue environ les deux tiers du travail si le dessus de l'aile est bombé alors que son dessous est plat. En effet, les fluides ont tendance à suivre les surfaces sur lesquelles ils se déplacent (effet Coanda). La courbure de l'extrados « tire » donc l'air plus verticalement vers le bas que le dessous plat d'une aile d'avion. Le phénomène de portance sera d'autant plus marqué que l'aile est *cambrée* (c'est à dire courbée, comme une voile de bateau) c'est pour cela que les oiseaux cambrent leur aile au décollage et à l'atterrissage. La portance sera également d'autant plus grande que l'angle d'attaque est important. Le problème est qu'à partir d'un certain angle d'attaque (vers 15°) des turbulences apparaissent qui suppriment brutalement la portance, c'est le phénomène de *décrochage*, redouté avec raison par les pilotes car il se produira d'autant plus facilement que la vitesse est faible (donc, au décollage ou à l'atterrissage, au moment ou on est très vulnérable car proche du sol...). C'est également la raison pour laquelle un bateau ne peut pas remonter à moins de 15° environ de la direction du vent, ce qui est déjà incompréhensible pour la plupart des gens qui sont convaincus que le vent « pousse la voile ».

## **4. Instruments de vol**

### **4.1 adaptations squelettiques**

\*Les vertèbres thoraciques, lombaires, sacrées et la plupart des caudales sont soudées, ce qui crée une poutrelle rigide permettant à l'oiseau de se maintenir horizontal sans aucun effort musculaire pendant le vol. Les muscles dorsaux des oiseaux sont donc réduits au minimum.

\*Les côtes sont entièrement osseuses (cage thoracique plus solide) et renforcées par des expansions

en forme de crochet qui relie les côtes les unes aux autres.

\*La clavicule, en forme de sabre, renforce également cette cage dorsalement en s'appuyant dessus. On obtient ainsi une véritable carlingue, rigide.

\* la fourchette ou furcula, formée par les deux clavicules soudées en Y, forme un ressort de rappel qui maintient l'écartement des épaules et stocke de l'énergie pendant le mouvement descendant de l'aile, énergie restituée ensuite.

\* l'os coracoïde, très haut, forme un pilier solidement appuyé sur le sternum. il permet de déporter l'articulation de l'humérus (et donc l'attache de l'aile) le plus haut possible, ce qui maximise la stabilité de l'oiseau en vol (davantage de masse sous le point d'attache de l'aile).

\* L'articulation de l'humérus est latérale (et non orientée vers le bas) ce qui permet à l'aile de monter bien plus haut que la ligne du dos (les ailes peuvent se toucher dorsalement), d'où une très grande amplitude de mouvement.

\* le thorax porte ventralement une expansion en quille, le bréchet, qui donne une très grande surface d'accrochage aux muscles pectoraux qui permettent le vol. Ce bréchet est absent chez les oiseaux qui ne volent pas (autruche etc.) mais il a été conservé chez les manchots (car leur mouvement de nage est très semblable au vol).

\* le cou est très mobile, grâce à une forme particulière d'articulation entre les vertèbres, ce qui pallie l'absence de main préhensile (les oiseaux tisserants sont capables de faire des noeuds !)

\* la partie centrale de la queue reste mobile, elle porte les plumes rectrices de la queue, utilisées comme gouvernail

\* les os sont *pneumatisés* c'est à dire non seulement creux (ce qui est très banal) mais remplis d'air et non de moelle (ce qui est exceptionnel : voir plus loin le système respiratoire). Ils sont renforcés par des travées osseuses. Les sutures entre les os sont particulièrement robustes.

\* La perte des dents a permis d'alléger considérablement la tête en éliminant non seulement les dents mais aussi les muscles puissants qui actionnent la mâchoire et les os larges permettant d'implanter les dents. Le bec permet d'obtenir le même volume qu'une mâchoire d'os mais avec un gain de poids important. La tête gagne particulièrement à être allégée car le long cou est souvent tendu à l'horizontale pendant le vol, ce qui crée un bras de levier important (voir les oies, canards ou les cormorans en vol).

\* l'aile elle-même est un membre antérieur de tétrapode presque normal, si ce n'est que la paume de la main est fusionnée et que la plupart des doigts ont disparus (restent le pouce, l'index et le majeur). le pouce est particulièrement important car il porte les plumes de l'alula, voir son rôle plus bas.

\* le membre postérieur est très robuste, ce qui est probablement à l'origine une adaptation à la course bipède et non à l'atterrissage. Il a réalisé de spectaculaires fusions osseuses. Ainsi, on compte typiquement 12 os dans l'ensemble cheville+plante du pied chez un tétrapode classique comme l'homme, contre un seul (le tarsométatarse) chez les oiseaux. moins de petites pièces mobiles égale plus de solidité. Si les mécanismes d'horlogerie étaient composés d'un seul bloc ils seraient moins fragiles, c'est sûr.

## 4.2 adaptations musculaires au vol

\*Le muscle *abaisseur* de l'aile est un muscle pectoral énorme qui peut représenter 30% de la masse de l'oiseau chez le colibri. Il correspond à la grande couche externe du « blanc » du poulet (partie superficielle qui sèche parfois à la cuisson).

\* Contrairement à ce qui se passe chez les autres Tétrapodes, le muscle *élevateur* du bras n'est pas un muscle dorsal qui « tirerait » directement l'humérus vers le haut. Il est situé au contraire en position pectorale (donc *sous* l'humérus) et recouvert par le grand muscle abaisseur de l'aile. Il forme la couche interne du « blanc » du poulet, (qui reste toujours moelleuse à la cuisson justement parce qu'elle est protégée par le pectoral). Pour pouvoir quand même relever l'aile alors qu'il est situé sous elle, ce muscle (le supra-coracoïde) est prolongé d'un long tendon qui « transperce » l'articulation de l'épaule (le trou nécessaire est absent chez Archéoptéryx, soit dit en passant) et l'utilise comme une poulie en la contournant extérieurement, pour aller s'attacher sur la face dorsale de l'humérus. L'avantage pour l'oiseau est que la masse musculaire est située le plus bas possible, ce qui renforce la stabilité du vol.

## 4.3 les plumes

On sait aujourd'hui de manière irréfutable que les plumes ne sont pas apparues sous la pression évolutive du vol. Les premières plumes sont connues chez des dinosaures théropodes indubitablement terrestres et sans la moindre trace d'adaptation au vol. Le rôle originel des plumes est probablement l'isolation thermique (qui favorise en particulier l'incubation des oeufs, pendant laquelle l'adulte doit rester immobile mais conserver sa température corporelle élevée par tout les temps) et leur évolution pourrait être également due à la sélection sexuelle (parades) ayant favorisé les plumes les plus spectaculaires. La plume de vol typique est *asymétrique*, ce qui permet à chaque plume de s'appuyer sur la suivante lors de l'abaissement de l'aile (étanchéité à l'air) tout en pivotant sur sa base lors de l'élévation de l'aile (le passage de l'air diminue l'effort de relevage). Ce mouvement de pivot est automatique (même si l'oiseau peut le contrôler par des muscles) puisque l'air appuie plus fortement sur le « grand côté ». Le caractère asymétrique d'une plume fossile est donc un caractère déterminant pour savoir si l'animal était ou non capable de voler.

## 4.4 adaptations respiratoire au vol

Le vol est un mode de déplacement extrêmement exigeant en en terme de puissance instantanée<sup>3</sup>, il nécessite donc une capacité d'oxygénation très élevée. En conséquence le système respiratoire des oiseaux est le plus performants de tous les vertébrés terrestres, ce qui permet par exemple aux oies à tête barrée, lors de leur migration annuelle, de fournir un effort intense sans tomber en syncope lorsqu'elles passent des cols à plus de 7000 m en survolant l'Himalaya dans un air très raréfié. Pourtant, les poumons des oiseaux sont relativement petits. L'astuce est qu'ils sont complétés par un réseau très étendu de sacs aériens qui jouent le rôle de soufflets de forge. Pour encore plus d'efficacité, la circulation de l'air dans ce circuit s'effectue dans *un seul sens*, ce qui évite le va-et-vient qui provoque un mélange permanent entre air oxygéné et air chargé en CO<sub>2</sub> dans les poumons de tous les autres Tétrapodes, et les parabronchioles des oiseaux forment un réseau beaucoup plus fin que les bronchioles des autres animaux, formant une bien plus grande surface d'échange air/sang.

---

<sup>3</sup> mais très économique en terme de dépense énergétique *par kilomètre parcouru*, comme vu plus haut

## 5. Le vol plané

### 5.1 types de vol plané

Le vol plané correspond à l'une des trois situations suivantes :

(i) Air immobile. L'oiseau utilise son énergie potentielle : en perdant de l'altitude il prend de la vitesse donc de l'énergie cinétique, qu'il transforme en portance grâce à son aile attaquant l'air selon le phénomène déjà décrit. Ce type de planer est utilisé sur de faibles distances, par exemple pour se laisser glisser d'une branche jusqu'au sol, mais pas seulement. On définit la  *finesse*  comme le ratio  *distance parcourue horizontalement/altitude perdue* . Les très bons planeurs, comme les vautours, ont une finesse de l'ordre de 10 (en perdant seulement 100 mètres d'altitude ils peuvent parcourir 1 kilomètre).

(ii) Courant ascendant. Le principe est le même: l'oiseau se laisse tomber dans la masse d'air et génère de la portance comme décrit plus haut, mais comme la masse d'air a une vitesse ascensionnelle suffisante, cette « chute »  *relativement*  au flux d'air ascendant lui fait lentement  *gagner*  de l'altitude. C'est de cette manière que les vautours atteignent des altitudes très élevées sans donner un seul coup d'aile. En ajustant sa vitesse de chute de manière à lui faire égaliser celle du courant ascendant, l'oiseau peut également choisir de rester immobile, « suspendu » en l'air (on observe couramment ce phénomène chez les oiseaux marins qui profitent du vent remontant le long des falaises).

(iii) Vent horizontal. Dans ce cas l'oiseau utilise la force du vent pour générer de la portance mais il ne peut pas progresser contre un vent  *uniforme*  car la trainée le tire vers l'arrière. Il peut donc gagner de l'altitude mais recule. Il est cependant possible de progresser quand même, y compris  *contre le vent*  à condition de bénéficier d'un vent fort présentant un  *gradient marqué*  (vent plus faible près du sol). C'est le type de conditions régnant près de la surface des océans en dessous du 40ème parallèle sud qui permet le vol plané, dit  *dynamique*  (« dynamic soaring ») grâce auquel les albatros peuvent parcourir des milliers de kilomètres dans n'importe quelle direction sans battre des ailes (voir plus loin).

### 5.1 Le problème du tourbillon marginal

Le tourbillon marginal est un mouvement d'air parasite inévitable qui freine l'aile. Il est dû au fait que, en bout d'aile, la différence de pression entre l'intrados (en surpression) et l'extrados (en dépression) provoque une remontée d'air de l'intrados vers l'extrados. Comme l'aile est en déplacement, ce flux s'enroule et provoque une turbulence en forme de cornet nommée  *tourbillon marginal* . Ce tourbillon est très puissant (et donc dangereux) dans le sillage des avions de ligne et il explique pourquoi (i) on ne fait jamais atterrir ou décoller un avion sur une piste si un autre avion vient  *juste*  d'en décoller/s'y poser, (ii) les avions de tourisme ne doivent jamais se trouver dans le sillage d'un avion de ligne. Accessoirement, ce sont les tourbillons marginaux qui forment les deux trainées de condensation des gaz d'échappement formée de cristaux de glace que laissent les avions de ligne dans le ciel, ces trainées n'ont rien à voir la pollution (les gaz polluants lâchés par les avions sont invisibles). La mise en mouvement de cet air emprunte forcément de l'énergie cinétique à l'aile, ce qui augmente la trainée induite (l'aile est ralentie). Il existe trois moyens différents de réduire ce phénomène, et les oiseaux en utilisent deux.



### 5.1 solution technologique : les *winglets*

Cette solution consiste à placer un "mur" en bout d'aile. Son but est de faire obstacle à l'air qui passe de l'intrados à l'extrados. Ces dispositifs, appelés "winglets" sont bien visibles dans de nombreux modèles d'avion modernes.

### 5.2 solution biologique pour planeurs lents

Elle consiste à ménager à l'air des passages privilégiés. Cette solution consiste à ménager des fentes en bout d'aile, qui vont permettre à l'air en surpression de passer sur l'extrados. Chacune de ces fentes génère donc un courant rapide, qui accélère le flux d'air sur l'extrados (ce qui génère de la portance). Ces fentes forment plusieurs ailes miniatures (en aéronautique on parle de « winglets ») dont chacune forme inévitablement un mini-tourbillon marginal, mais les calculs montrent que collectivement la somme des mini-tourbillons est inférieure au grand tourbillon qui se formerait en absence de fentes. C'est la solution retenue par les planeurs lents comme les vautours et les aigles, dont les ailes larges génèrent beaucoup de portance mais subirait un grand tourbillon marginal si elles avaient des extrémités d'une seule pièce. Lorsqu'ils planent lentement dans les courants ascendants, ces oiseaux écartent leurs rémiges primaires, qui forment chacune une « winglet ». Une aile large a l'inconvénient par ailleurs de générer une trainée importante, mais cela n'est sensible que pour des vitesses élevées. L'aile large avec « winglets » est donc un bon compromis pour un planeur lent. On retrouve cette aile chez la plupart des grands oiseaux terrestres au vol lent qui profitent des courants ascendants, l'archétype étant l'aile des vautours.

### Les planeurs lents et la perte de vitesse

<plus tard ici, le rôle de l'alula, le parallèle avec le volet d'hypersustentation et la nouvelle configuration des focs depuis 1925)

### 5.2 solution biologique pour planeurs rapides

Elle consiste réduire au maximum la taille de l'extrémité de l'aile qui provoque le tourbillon marginal, autrement dit, *avoir une aile très pointue*. C'est la solution retenue par les oiseaux planeurs marins, dont l'exemple le plus extrême est l'Albatros (et par les planeurs artificiels construits par l'homme et qui copient ce type d'aile). Ces oiseaux ont également des ailes étroites sur toute leur longueur, ce qui permet de diminuer la trainée qui devient très sensible à grande vitesse pour les ailes larges. Pour conserver tout de même une *charge alaire* raisonnable (kg d'oiseau supporté par m<sup>2</sup> d'aile), ces oiseaux ont des ailes *très longues*. Cela ne présente par d'inconvénient dans leur biotope qui ne présente aucun obstacle. Pour être efficace, une aile de ce type doit aller vite, elle ne peut donc pas être efficace par vent nul ou trop faible. C'est pourquoi on ne la rencontre pas chez les oiseaux planeurs terrestres. Elle est par contre l'aile « standard » chez les planeurs marins, qui bénéficient de vents réguliers et souvent forts.

Au dessus des océans, il n'y a pas de courants ascendants car la température de la surface de l'eau est extrêmement uniforme localement. Il n'est donc pas possible d'y planer en bénéficiant des courants thermiques utilisés par les vautours ou les martinets. La technique de planer des oiseaux marins est donc très spécifique : elle exploite le gradient de vent. Du fait des vagues et du frottement général de l'air sur l'eau, le vent est toujours plus faible au niveau de la mer que quelques mètres plus haut. Il existe donc un gradient de vent qui forme une couche d'une dizaine de mètres dans laquelle le vent accélère avec l'altitude. Pour progresser contre le vent, les Albatros cambrent leurs ailes face au vent (angle d'attaque élevé) de manière à générer le maximum de portance. Ce faisant, ils gagnent rapidement de l'altitude mais subissent de plus en plus de trainée (ils tendent donc à reculer). Ils se laissent alors tomber en piqué et, ayant gagné de la vitesse, ils utilisent la couche de vent relativement calme pour progresser contre le vent (angle d'attaque de l'aile faible,

suffisant pour générer de la portance grâce à leur vitesse). Lorsque leur vitesse est devenue trop faible pour continuer à progresser, ils cambrent à nouveau les ailes et regagnent rapidement de l'altitude, en utilisant ce qui leur reste de vitesse pour ne pas reculer face au vent, puis ils plongent à nouveau.

Voir [algebratross.exe](http://algebratross.exe)

<le M autostable des ailes des mouettes ? le W des Corsair des têtes brûlées ?>

#### 5.4 Un planer particulier : le sommeil des martinets

Les martinets sont des oiseaux au vol battu très rapide mais ce sont également d'excellents planeurs (leur vol de chasse est en fait une succession de phases de vol battu rapide et de vol plané, avec des trajectoires *tendues*, contrairement aux hirondelles dont le vol est acrobatique avec de nombreux crochets brusques). L'aile du martinet est une aile en faucille typique des oiseaux rapides, avec une faible largeur (minimise la traînée à grande vitesse), une grande longueur (fournit de la portance malgré l'étroitesse de l'aile et permet donc de planer avec une  *finesse*  élevée), un très long avant bras (moteur de l'aile) ainsi qu'une extrémité pointue (solution biologique n°2 pour minimiser le tourbillon marginal). La phase de planer la plus spectaculaire chez les martinets est crépusculaire et nocturne. A la nuit tombante, les martinets ne rejoignent pas un perchoir mais se laissent au contraire emporter par les courants thermiques ascendants jusqu'à une altitude de plusieurs kilomètres. Ils passent le reste de la nuit à planer (ils sont détectables par les radars donc on sait qu'ils sont bien là). Cela signifie donc que les martinets *dorment en vol*, un fait unique chez les oiseaux.

#### 5.5 Un planer encore plus particulier : le piqué du faucon pèlerin<sup>4</sup>.

Aucun exploit avien n'a probablement généré autant de folklore et de fantasmes que le piqué du faucon pèlerin (*Falco peregrinus*). L'adoration pour cet oiseau ne date pas d'hier puisque tout amateur le reconnaîtra immédiatement dans les sculptures et les fresques représentant le dieu égyptien Horus. La question qui revient éternellement est « à quelle vitesse va t-il en piqué? ». Vous trouverez sur le web des vitesses variant entre 200 et 450km/h selon les sources, mais la plupart sont fantaisistes. Ce problème a maintenant été étudié scientifiquement avec suffisamment de rigueur pour qu'on puisse faire le point une bonne fois pour toutes, et pour ne pas faire durer le suspense plus longtemps disons tout de suite qu'un faucon pèlerin (suicidaire) *pourrait techniquement d'après des simulations informatiques* atteindre des vitesses de l'ordre de 450km/h mais qu'il ne le fait *jamais* dans la réalité, les vitesses homologuées actuellement tournant autour de 180 miles à l'heure soit quand même près de 300km/h en conditions artificielles (faucon dressé à *piquer à la verticale après un leurre lui même en chute libre*, situation totalement irréaliste dans la nature car les faucons chassent des oiseaux, pas des cailloux). La raison pour laquelle aucun faucon Pèlerin n'a jamais été aperçu à des vitesses pareilles *in natura* est très simple à comprendre : le faucon pèlerin n'essaie pas de battre un record de vitesse, il essaie d'attraper une proie.

En découlent les conséquences suivantes:

---

<sup>4</sup> Pourquoi parler du piqué ici ? Parce que le piqué n'est qu'une forme extrême du planer : l'oiseau sacrifie son altitude pour créer de la vitesse, ce qui génère suffisamment de portance pour lui permettre de contrôler sa trajectoire avec précision.

(i) il doit *voir* sa proie au moment où il pique dessus. Il ne peut donc pas déclencher son piqué à des kilomètres de distance.

(ii) sa proie ne doit le voir à aucun moment. Les oiseaux ayant un champ de vision très étendu, le piqué à la verticale d'une grande distance est exclu (pour atteindre sa proie à la *fin* du piqué, le faucon devrait se trouver loin *devant* sa proie et donc en pleine vue au moment où il déclenche son attaque). Il ne peut évidemment pas non plus se trouver à la verticale de sa proie au *départ* et continuer en piqué à la verticale parce que sa proie *ne l'attend pas en faisant du sur place*.

(iii) sa proie ne doit pas *l'entendre* arriver. Or, les oiseaux ont une excellente ouïe et plus un piqué est rapide, plus il fait du bruit.

(iv) plus un piqué est rapide, plus la manoeuvre finale (freinage + impact) est délicate et dangereuse. Atteindre des vitesses extrêmes ferait donc courir un risque maximum au faucon.

(v) plus le faucon va vite, plus il est facile pour sa proie de l'éviter au dernier moment, car la capacité de changer de direction rapidement diminue évidemment à grande vitesse (seuls Starsky et Hutch possèdent le secret qui permet de tourner à angle droit à 90km/h pour s'engouffrer dans une impasse de 2m de large. Il faut dire aussi que zébra 3 est une voiture magique à côté de laquelle K200 n'est qu'un tas de ferraille stupide).

Pour toutes ces raisons, atteindre des vitesses extrêmes (possibles à condition de piquer à la verticale depuis une distance d'au moins 1500 mètres) n'a strictement aucun intérêt pour un vrai faucon. Les vrais faucons ne le font donc jamais dans la nature, ce qui n'empêche pas les exhibitions spectaculaires avec des faucons dressés plongeant à la verticale après un leurre.

## 6. Le vol battu

### 6.1 Pourquoi battre l'air

Le vol plané est exceptionnellement économe en énergie mais présente une très sévère limitation : il ne permet pas d'aller exactement où on veut et quand on veut (un planeur est tributaire du vent ou des courants ascendants). C'est pourquoi il est restreint à quelques ordres d'oiseaux spécialisés, qui par ailleurs sont tous capables de pratiquer *aussi* le vol battu. Dans tous les autres ordres (90% des oiseaux), le vol habituel est le vol battu. La manière donc dont fonctionne une aile battante est complètement contre-intuitive. La première impression est que les oiseaux agitent leurs ailes de haut en bas. Or, ce type de mouvement ne peut en théorie générer autre chose que de la portance. Les oiseaux devraient donc voler sur place et non pas avancer. On peut alors penser que les oiseaux « rament » dans l'air comme les rames d'un bateau, donc avec un mouvement des ailes ayant une composante verticale et une autre « d'avant vers l'arrière ». Or, les premières photographies rapides (et par la suite les enregistrements vidéos) ont démontré depuis longtemps que c'est exactement le contraire

## 6.2 Les oiseaux devraient reculer

*Quand les mouettes volent le bec en avant  
c'est signe de mauvais temps*

Proverbe du Finistère

L'observation d'un oiseau en vol montre une chose très étonnante : ses ailes battent selon un plan incliné *vers l'avant*, autrement dit elles repoussent -- à première vue -- l'air vers l'avant, ce qui devrait en toute logique, par réaction, propulser l'oiseau... *en arrière*. Or, les ornithologues -- et les Finistériens -- sont formels : les oiseaux volent vers l'avant. Comment obtiennent ils le contraire de ce que leur geste devrait provoquer ? Grâce à leurs plumes de vol, les grandes rémiges rigides qui garnissent leur avant bras, et qui fonctionnent comme des pales d'hélice.

Si on trace deux sections d'aile au moment où l'oiseau est en train de fournir son effort maximal (aile descendante), on trouve deux situations très différentes selon que la section est proche ou éloignée du corps de l'oiseau.

(i) *La section la plus proximale* (base de l'aile, bras) a l'aspect d'une aile d'avion, dont elle a aussi le fonctionnement. L'extrados est bombé, l'aile est cambrée (courbe), elle présente un angle d'attaque de 5-15° par rapport à l'horizontale, un bord d'attaque épais et arrondi (l'humérus) et un bord de fuite très fin (les rémiges tertiaires). Du fait des phénomènes décrits plus haut, cette partie de l'aile génère de la *portance* (et de la trainée) mais aucune *poussée*. Elle permet donc à l'oiseau de ne pas tomber mais ne joue aucun rôle (directement) dans sa *propulsion*.

(ii) *La section la plus distale* (extrémité de l'aile, portée par l'avant-bras) a un aspect complètement différent. Composée des rémiges primaires relativement rigides, très légèrement écartées les unes des autres, elle bat dans un plan très fortement incliné, proche de la verticale (mais orienté vers l'avant). Chacune des rémiges primaires, rigide, « mord » l'air comme une pale d'hélice et, du fait que chaque plume a une section cambrée comme une aile, provoque un phénomène de "portance vers l'avant" (donc, de *poussée*). Ainsi, cette section de l'aile assure peu de portance (elle contribue très peu à maintenir directement l'oiseau en l'air) mais elle est responsable de l'essentiel de la force qui le fait *avancer*. C'est elle le moteur du vol. Cette section de l'aile se comportant comme une hélice, l'angle qu'elle fait avec la verticale est important, et il est réglable : lorsque l'oiseau vole lentement, son aile bat dans un plan incliné, de manière à ce que "l'hélice" contribue aussi à la portance (en poussant vers l'avant mais aussi vers le haut). Lors d'un vol très rapide au contraire, la section proximale de l'aile (le bras) suffit à assurer la portance et "l'hélice" est pratiquement verticale pour transmettre un maximum de poussée vers l'avant. Un cas exceptionnel est celui du colibri (voir plus loin) où cette "hélice" peut battre dans un plan *horizontal*, dirigeant alors la poussée uniquement vers le haut comme dans un hélicoptère, ce qui permet un vol stationnaire.

## 6.2 Origine du vol battu: l'hypothèse WAIR

Selon cette hypothèse, due à Kenneth Dial et collègues en 2003, le vol battu serait apparu comme une aide au franchissement d'obstacles. À son crédit, le fait que même de très jeunes oiseaux sont capables de franchir des pentes très abruptes en battant des ailes. Dans ce système, l'aile sert en fait à "plaquer" l'oiseau contre la paroi pour garantir l'adhérence de ces pattes. Ces auteurs ont en fait remarqué que les ailes des oiseaux battent selon un angle extrêmement stéréotypé par rapport avec la verticale, ce dont on ne s'était pas aperçu auparavant car la référence choisie était le dos de l'oiseau, qui change beaucoup de position entre le décollage et l'atterrissage. Voir dans la

bibliographie de ce document les URL des vidéos et l'article de Dial et al, 2003

<pas terminé, manque en particulier le colibri>

## REFERENCES

Hypothèse WAIR

le pdf de l'article original de Kenneth Dial :

<http://dbs.umd.edu/flightlab/documents/nature06517.pdf>

Vous trouverez les vidéos du Flight Lab dans lequel travaille K. Dial (dont celle hilarante du *vol du poussin*) en cliquant sur l'onglet "lab videos" ici :

<http://dbs.umd.edu/flightlab/>

vous trouverez le fabuleux programme de simulation du vol de l'albatros (114ko seulement !) sur ce site

<http://esoaring.com/>

l'accès direct est

<http://esoaring.com/algebratross.exe>

Pour le piqué du faucon Pèlerin

sur google : "peregrine falcon dives at 180mph"

Scène de chasse à la chèvre époustouflante (par un aigle):

sur google : "eagle mountain goat hunting"