

CARNETS
DE
SCIENCES

Jacques Blondel
Vincent Albouy



Le vol chez les animaux

éditions
Quæ

Jacques Blondel
Vincent Albouy

Le vol chez les animaux

Éditions Quæ

Collection *Carnets de sciences*

Le peuple microbien

Laurent Palka
2020, 176 p.

Un avenir pour nos abeilles et nos apiculteurs

Vincent Albouy, Yves Le Conte
2020, 168 p.

Petite et grande histoire des légumes

Éric Birlouez
2020, 176 p.

Oiseaux marins, entre ciel et mers

Fabrice Genevois, Christophe Barbraud
2020, 200 p.

Nos abeilles en péril

Vincent Albouy, Yves Le Conte
2019, 192 p.

Les secrets des algues

Véronique Vêto-Leclerc, Jean-Yves Floc'h
2019, 168 p.

Anatomie curieuse des vagues scélérates

Michel Olnagnon, Janette Kerr
2019, 176 p.

Les mammifères marins

Jean-Pierre Sylvestre
2018, 168 p.

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex

www.quae.com

www.quae-open.com

© Éditions Quæ, 2021

ISBN (papier) : 978-2-7592-3375-5

ISBN (pdf) : 978-2-7592-3376-2

ISBN (ePub) : 978-2-7592-3377-9

ISSN : 2110-2228

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction même partielle du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

SOMMAIRE

L'art de voler	5
Pourquoi le vol est-il apparu ?	11
Les avantages du vol	13
L'apparition du vol chez les insectes.....	23
Le vol chez les insectes.....	33
La mécanique du vol.....	35
L'économie du vol.....	44
L'évolution du vol	52
La longue histoire de la conquête des airs par les vertébrés.....	65
Des reptiles volants aux vrais oiseaux	67
Les premiers planeurs	70
La lente évolution des plumes.....	71
Les premiers maîtres du ciel : les ptérosaures.....	72
Le vol chez les oiseaux.....	75
L'évolution de la « machine à voler »	77
Les différents types de vol	93
Les mille et une raisons de se servir (ou pas) de ses ailes	114
Le vol chez les autres vertébrés.....	133
Les mammifères	135
Lézards, grenouilles, serpents et poissons volants.....	140
Comment s'inspirer de la nature : le biomimétisme	143
Bibliographie.....	153
Remerciements	156
Crédits photographiques.....	157



La forme et la disposition des ailes de ce petit-duc scops (*Otus scops*) apportant une sauterelle à ses jeunes donnent une idée de la virtuosité et de la maîtrise du vol des oiseaux.

L'ART DE VOLER

La vie est née dans la mer, les animaux ont nagé dès l'origine. Il a fallu attendre plusieurs centaines de millions d'années pour qu'ils se lancent à la conquête des terres émergées, et quelques dizaines d'autres millions d'années encore pour qu'ils peuplent les airs. Ou plutôt avant qu'ils s'y déplacent, car l'atmosphère est davantage une voie de communication qu'un milieu de vie permanent.

Cette remarquable invention de l'évolution que fut pour l'animal la conquête de l'air ouvrit de fabuleuses perspectives chez de nombreux groupes, tant invertébrés que vertébrés. Une multitude d'animaux, de toutes formes et de toutes tailles, des microguêpes parasites pesant moins de 0,2 mg aux grandes outardes de plusieurs dizaines de kilogrammes, sans oublier ces « monstres volants » de plusieurs centaines de kilogrammes qu'étaient certains ptérosaures aujourd'hui éteints, tous ces animaux ont animé ou animent le ciel. Des dizaines de grandes lignées évolutives (tant actuelles qu'éteintes) ont développé différents moyens de se déplacer dans l'air, depuis l'aérostation au bout d'un fil des araignées et les chutes ou glissades plus ou moins efficacement contrôlées du type « parachute », répandues chez certains mammifères, lézards, geckos et même grenouilles, jusqu'à l'extrême raffinement du vol stationnaire des syrphes et des oiseaux-mouches, des foudroyants piqués de certains taons et faucons ou des vols intercontinentaux de plusieurs milliers de kilomètres des papillons et des oiseaux. Ces derniers sont de loin le groupe de vertébrés terrestres qui a le mieux maîtrisé la technique du vol et qui s'est le plus diversifié. Les chauves-souris, quant à elles, ont également merveilleusement réussi, car elles sont, après les rongeurs, le deuxième groupe le plus diversifié de mammifères.

Si l'apparition du vol chez les insectes reste encore nimbée de mystère, une belle moisson de fossiles récemment découverts a fourni des éléments-clés sur les premiers vertébrés volants fossiles ainsi que des informations décisives pour comprendre leur évolution anatomo-morphologique, notamment celles des surfaces portantes. C'est au point, comme nous le verrons à la fin de ce livre, qu'une discipline en plein essor, le biomimétisme, s'efforce de mettre à profit les enseignements qu'on peut tirer de l'aptitude au vol des animaux, tant actuels que fossiles, dans la conception et la réalisation d'objets volants, avions, hélicoptères, drones et, plus simplement, parapentes et engins ultralégers motorisés (ULM).



Se mouvoir dans l'air et dans l'eau

La maîtrise de déplacements actifs dans ces deux fluides universels que sont l'air et l'eau soulève d'innombrables défis qui impliquent l'apparition, au cours de l'évolution, de nouvelles structures morphologiques, de nouveaux comportements et de nouvelles compétences physiologiques et métaboliques. Certains groupes d'oiseaux ont même réussi l'exploit de se mouvoir avec la même aisance dans l'eau et dans l'air !

Dans ce fluide géophysique qu'est l'eau, le principe d'Archimède est largement utilisé : la vessie natatoire des poissons leur permet de se positionner où ils veulent dans la colonne d'eau, mais aucun système analogue n'est connu chez les vertébrés terrestres. La technique de vol en ballon grâce à un fil de soie, qui s'en rapproche, n'est utilisée que par quelques invertébrés. Une autre technique de vol, celle des moteurs à fusées expulsant un fluide en sens opposé à l'avancement, n'existe pas non plus dans le milieu aérien. Ce principe d'action et réaction est utilisé dans l'eau par les larves de libellules, les méduses et mollusques céphalopodes comme les nautiles qui se meuvent en partie en expulsant un fluide. Chez tous les animaux, le vol repose sur un système d'ailes portantes, mais, contrairement à celles des avions, celles des animaux sont animées de mouvements complexes produisant à la fois la portance de l'objet volant et sa propulsion.

Principes de base

Comprendre le vol des animaux nécessite quelques connaissances élémentaires sur cette branche très spéciale de la physique qu'est l'aérodynamique. Cette science s'intéresse à la dynamique des fluides, en l'occurrence aux écoulements d'air et à leurs effets sur des éléments solides en suspension dans l'air, que les mouvements de l'air soient générés par le vent ou par l'objet volant lui-même au cours de son déplacement.

Pour Léonard de Vinci et bien d'autres pionniers des essais sur le vol, le vol ample, lent et délié de grands oiseaux comme celui de la grande aigrette (*Ardea alba*) donne l'impression que l'oiseau « rame » dans l'air avec des « super-rames » qui le maintiennent « à flot » et le font avancer par un mouvement de torsion des ailes. Cette impression malheureusement fautive induit en erreur nombre d'entre eux, dont beaucoup se tuèrent en essayant de voler « comme un oiseau » à bord de leurs « ornithoptères ».

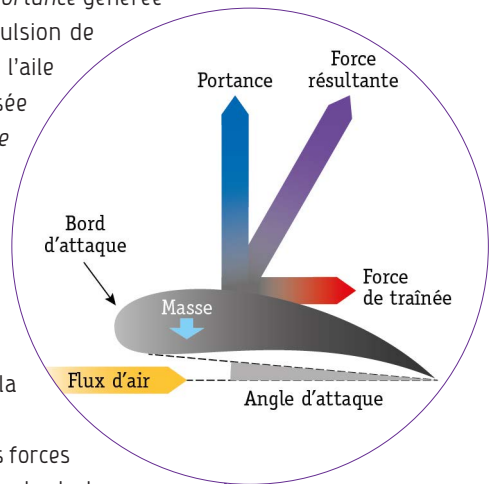
Le vol de la grande aigrette (*Ardea alba*) est remarquable par l'ampleur des mouvements de ses ailes qui battent au rythme de deux battements par seconde.





Le battement d'ailes a deux fonctions. La première consiste à repousser l'air vers le bas pour maintenir l'animal à niveau grâce au courant d'air porteur qui va compenser la force de gravité. La seconde fonction du battement d'ailes est de le propulser vers l'avant de sorte qu'un flux d'air laminaire glisse de part et d'autre de l'aile et du corps, générant un effet de portance, comme le font les ailes d'un avion. L'aile en mouvement est soumise à quatre forces qui s'équilibrent quand l'oiseau reste à altitude et vitesse constantes. Ces forces sont la *masse* de l'objet volant, dont l'attraction gravitaire vers le bas est compensée par la *force de portance* générée par le flux d'air qui s'écoule sur et sous l'aile. La propulsion de l'objet volant est produite par l'abattée (mouvement de l'aile vers le bas), qui génère une *force de poussée*. Cette poussée est freinée, voire annulée lors du vol sur place, par la *force de traînée* due à la résistance de l'air et à son frottement sur l'aile et le corps. La force de traînée, parallèle au mouvement de l'objet volant, mais de sens opposé, varie avec la surface de l'aile, sa forme et la vitesse de l'animal. Dans le cas d'un vol de croisière à vitesse et altitude constantes, les forces de gravité et de portance s'équilibrent, mais la force de poussée doit être supérieure à la force de traînée pour que l'objet volant se déplace.

C'est la *force résultante* qui est la somme vectorielle des forces de portance et de traînée. Cette force résultante est d'autant plus élevée que l'animal vole plus lentement, donc que la force de traînée est plus faible. L'aile d'un oiseau n'est pas une surface plane comme la palette d'un aviron, mais une structure dont la surface supérieure, l'extrados, est convexe et la surface inférieure, l'intrados, concave. Ces deux courbures définissent la cambrure de l'aile et convergent progressivement vers le bord de fuite de l'aile qui est effilé. Cette forme de l'aile oblige les filets d'air à parcourir sur la surface supérieure de l'aile un trajet plus long que si l'extrados était plat. La convexité de ce dernier crée une dépression avec un effet « aspirant », tandis que la concavité de l'intrados génère une surpression, donc un effet de « poussée ». Les différences de pression des deux côtés de l'aile produisent la force de portance, laquelle dépend de la vitesse du vol et du niveau d'asymétrie du profil aérodynamique. Lors de la remontée de l'aile, les rémiges subissent une torsion autour de leur axe comme les lamelles d'un store vénitien, ce qui laisse passer l'air entre elles, mais lors de l'abattée elles sont jointes et hermétiquement fermées de sorte qu'en brassant l'air, elles exercent une force de poussée qui assure la



Les forces mises en œuvre dans le vol de l'oiseau (d'après Burton, 1990).



propulsion de l'oiseau. Quant à l'angle d'incidence, ou angle d'attaque de l'aile, c'est l'angle formé par la corde du profil aérodynamique et le vecteur du flux d'air. L'oiseau s'élève ou s'abaisse en fonction de la valeur de cet angle. La principale limite du système est le risque de décrochage : si l'angle d'incidence par rapport au flux d'air est trop élevé ou si la vitesse de l'air faiblit trop, le flux d'air parcourant la surface supérieure de l'aile faiblit, ce qui diminue la force de portance et entraîne le décrochage. En effet, quand l'angle atteint 15° , le flux d'air dans lequel circule l'oiseau cesse d'être laminaire pour devenir turbulent, ce qui augmente considérablement la force de traînée et entraîne des turbulences sur le bord de fuite de l'aile. Le risque de décrochage n'a pas d'incidence pour un oiseau qui se redresse immédiatement, mais peut être fatal pour un avion, comme l'illustre le cas du vol Rio-Paris tombé le 1^{er} juin 2009 dans l'océan Atlantique. La vitesse du vol dépend du rapport entre la force de poussée et la force de traînée, laquelle est d'autant plus élevée que la vitesse est plus grande, mais elle dépend aussi de l'angle d'incidence de l'aile. La forme arrondie du bord d'attaque de l'aile et sa cambrure favorisent l'écoulement différentiel laminaire de l'air. Les variations de cambrure de l'aile sont étroitement associées au type de vol pratiqué par l'oiseau.

Mésange charbonnière (*Parus major*) en vol.

1. L'aile remonte, les rémiges écartées laissent passer l'air comme les lamelles d'un store vénitien laissent passer la lumière.

2. L'aile s'abaisse, les rémiges se chevauchent comme les tuiles d'un toit ; en s'appuyant sur l'air, elles génèrent portance et propulsion.



Quant au « rapport d'aspect », ou *allongement* de l'aile, c'est une métrique sans dimension, égale au carré de l'envergure divisé par la surface de l'aile. Une approximation est le rapport de la longueur de l'aile sur sa largeur L/l , élevé quand l'aile est longue et étroite, et faible quand l'aile est courte et large. Ce rapport d'aspect joue un rôle majeur dans le vol, car il définit le profil aérodynamique de l'objet volant. Nous verrons plus loin ses



caractéristiques selon le type de vol pratiqué (battu ou plané). La *charge alaire* est le rapport de la masse de l'animal à sa surface alaire, et la *forme de l'aile* peut être courte et large ou allongée et étroite. Une grande surface portante caractérise les espèces dotées d'une bonne manœuvrabilité, comme une libellule qui chasse à courre ou un épervier qui louvoie entre les arbres de la forêt en poursuivant un oiseau. Beaucoup de petits passereaux forestiers, dont les ailes courtes et arrondies ont un faible rapport d'aspect, peuvent chasser efficacement les insectes dans le feuillage des arbres. Par contre, les oiseaux au vol rapide et direct comme les faucons ont des ailes longues et étroites à rapport d'aspect élevé.

Quand l'aptitude au vol est-elle apparue au cours de l'évolution ?

Seuls quatre groupes d'animaux ont acquis la maîtrise du vol actif indépendamment les uns des autres : les insectes, les ptérosaures, groupe de reptiles volants aujourd'hui éteint mais qui connut un énorme succès au Mésozoïque (252–66 millions d'années), les oiseaux et les chauves-souris. Chez tous ces organismes, l'aptitude au vol a entraîné de profondes spécialisations morphologiques, physiologiques et comportementales. Les animaux planeurs peuvent donner un aperçu des premiers stades possibles sinon probables de l'évolution du vol. Mais aucun « chaînon manquant » ne permet malheureusement de connaître avec précision la transition entre un simple vol plané et un vol actif. Dans le cas d'un vol plané, l'animal se laisse tomber d'un point élevé, rocher ou arbre, puis plane sur des distances plus ou moins grandes. Il peut aussi décoller directement du sol s'il est face à un vent debout suffisamment fort. Avec le vol actif proprement dit, des battements d'ailes propulseurs permettent à l'animal de prendre de la hauteur grâce à ses propres forces après avoir décollé. Malheureusement, les premiers fossiles de la plupart des animaux volants étaient déjà trop avancés pour nous renseigner sur l'origine et le développement de l'aptitude au vol actif. Nous verrons cependant que les découvertes récentes d'une prodigieuse diversité de fossiles apporteront sans doute bien des réponses aux nombreuses questions qui se posent encore sur l'apparition et l'évolution du vol proprement dit.



**Pourquoi
le vol est-il
apparu ?**





Pourquoi le vol est-il apparu ?

En 1876, un naturaliste de 17 ans, encore lycéen, se fait connaître du monde scientifique en publiant la description d'un crustacé silicifié à l'intérieur d'une graine fossile provenant des gisements houillers de Saint-Étienne. Il est vrai que le jeune Charles Brongniart a de qui tenir, puisqu'il effectue cette description dans le cadre d'une étude que poursuivait son grand-père, le botaniste Adolphe Brongniart.

Cette soudaine notoriété lui vaut d'entrer en contact avec Henry Fayol, ingénieur des mines de charbon de Commentry, dans l'Allier. Celui-ci, passionné par les fossiles, a réuni une collection particulièrement riche rassemblant végétaux, poissons et insectes, qui reste à étudier. Une prime motivait les mineurs, qui bénéficiaient d'excellentes conditions pour cette recherche puisque les houillères de Commentry étaient presque toutes à ciel ouvert.

Quand en 1878 Charles Brongniart commence l'étude de ces riches matériaux du Carbonifère, âgés de plus de 300 millions d'années, il ne recense que 120 échantillons d'Europe ou d'Amérique du Nord déjà décrits pour cette période géologique. En une quinzaine d'années, il ajoutera à lui seul plus de 1 300 nouvelles empreintes d'insectes et il décrira de nombreuses espèces disparues. Parmi elles, une libellule géante, *Meganeura monyi*, le plus grand des insectes ayant jamais volé puisque son envergure atteint 71 cm !



■ Page précédente

Trois insectes ailés au vol très différent, un papillon, une abeille et une punaise.



■ Les avantages du vol

Le poids des invertébrés terrestres est si faible comparé à leur volume, conséquence de leur taille réduite, qu'ils n'ont pas besoin de voler pour se déplacer dans l'air. Dans certaines conditions, ils peuvent être entraînés involontairement ou volontairement par le vent. Mais cette dispersion aérienne reste passive. Seuls les insectes ont franchi le pas ultime de l'acquisition d'organes spécialisés, les ailes, leur permettant des déplacements actifs dans l'atmosphère.

L'acquisition de la capacité de voler représente un investissement non négligeable. Il faut posséder des ailes, mais aussi une musculature plus puissante pour les actionner, un système nerveux et des organes des sens plus performants pour les contrôler. Il faut donc que l'espèce trouve son compte et se reproduise mieux pour que la fonction soit développée, ou maintenue. La diversité du vivant est telle qu'il n'y a pas de réponse simple à la question : pourquoi le vol est-il apparu ? Chaque cas est particulier.



Illustration originale de l'empreinte de *Meganeura monyi* parue dans un article de Charles Brongniart en 1885.

De la dispersion passive à la dispersion intentionnelle

L'une des plus importantes différences entre les vertébrés et les invertébrés terrestres au sens large réside dans leur différence de poids. Pour qu'un vertébré soit arraché à l'attraction terrestre et soit emporté par le vent, il faut que celui-ci souffle en ouragan ou en tornade, avec tout ce que cela implique d'effets destructeurs. Les invertébrés, et en particulier les plus légers d'entre eux, peuvent être entraînés par un courant d'air un peu fort et se retrouver déplacés plus ou moins loin sans subir d'effets néfastes. L'atmosphère devient pour eux un milieu de déplacement parmi d'autres, indépendamment de l'acquisition de la faculté de voler.

Le vol se définit comme un mouvement dans le milieu aérien dont la direction et l'altitude sont contrôlées par celui qui le pratique. C'est un déplacement actif, volontaire et calculé, l'équivalent dans l'air de la nage dans l'eau. Cette définition exclut les déplacements passifs dans les courants d'air. Ceux-ci ressortissent pour les naturalistes à une simple dispersion aérienne lorsqu'ils sont involontaires. Cette capacité de déplacement passif et involontaire dans l'air est indépendante de la possession ou non d'ailes. Lors d'un fort coup de vent, un petit invertébré non ailé n'a aucun moyen de s'opposer à son décollage, tout comme un insecte ailé de trop petite taille n'a pas la force musculaire suffisante pour diriger sa trajectoire.



Certains invertébrés ont adopté dans des circonstances particulières un déplacement aérien volontaire, non accidentel, mais dont ils ne contrôlent pas le déroulement. Il reste passif et non calculé, comme celui des montgolfières ou des ballons : on sait quand on décolle, on ne sait pas quand ni

où on atterrit. C'est l'aérostation, ou vol en aérostat, le *ballooning* des Anglo-Saxons, pratiqué grâce à un fil de soie par moins de 500 espèces d'araignées, d'acariens et de chenilles. Les humains ont probablement été intrigués de tout temps par ce phénomène parfois spectaculaire, en tentant de lui donner des explications diverses. Dans la civilisation chrétienne européenne, la plus courante assimilait ces fils de soie à ceux que Marie faisait tomber de son fuseau quand elle filait, d'où leur nom traditionnel de « fils de la Vierge ». Aujourd'hui, des légendes urbaines très tenaces avancent

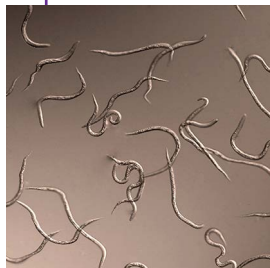


Les fils de la Vierge sont parfois si nombreux qu'ils recouvrent la végétation d'un fin voile.

des explications alternatives, depuis une arme chimique durant la Seconde Guerre mondiale jusqu'aux effets de la radioactivité, en passant par des traces de visiteurs extraterrestres, les « cheveux d'ange » des ufologues.

Les naturalistes appellent « plancton aérien », par analogie avec le plancton océanique, les invertébrés se trouvant dans l'atmosphère. La plupart sont des insectes ailés, mais une étude, menée dans les années 1920 avec des pièges fixés sur les ailes d'un avion ayant capturé près de 25 000 individus à des hauteurs s'échelonnant de 6 m à 4 800 m d'altitude, a montré que près de 6 % d'entre eux étaient des araignées, des acariens ou des insectes aptères, les 94% restant étant des insectes ailés. Aux altitudes les plus hautes, l'air est glacial et la survie des animaux compromise. Mais la grande majorité du plancton aérien se trouve près du sol, dans la zone de l'atmosphère viable pour les insectes.

Bien que vivant dans le sol et vermiformes, les nématodes peuvent être dispersés par le vent dans certaines conditions.



Il existe peu d'études sur la dispersion aérienne des invertébrés non ailés et son degré d'efficacité pour la meilleure survie des espèces concernées. Les plus spectaculaires concernent l'Antarctique, continent très venté aux ressources rares et dispersées. Elles ont montré que des collemboles (*Cryptopygus antarcticus*), des vers nématodes, des tardigrades et des rotifères pouvaient être dispersés vivants par le vent. À la lumière de ces observations, il apparaît donc que la dispersion aérienne a dû jouer un grand rôle dans la conquête de nouveaux milieux par les premiers invertébrés



terrestres à émerger des eaux pour peupler les continents, bien avant l'apparition des ailes et la faculté de voler.

Dans le cas de l'aérostation, le vol est-il totalement passif, ou bien certains mécanismes de contrôle rudimentaires sont-ils apparus ? La question est encore débattue, mais des chercheurs pensent que certaines espèces peuvent contrôler en partie leur vol *via* la longueur du fil, en plaçant des étranglements comme autant de points de rupture possibles, ou bien en ouvrant ou fermant la filière produisant le fil de soie pour l'allonger ou au contraire le maintenir à une longueur constante.

Quel est le rayon de la dispersion par aérostation ? La grande majorité des observations montrent que la plupart des déplacements en aérostat se font sur de courtes distances, quelques dizaines à quelques centaines de mètres. Des déplacements, égaux ou supérieurs à plusieurs dizaines de kilomètres, ne sont documentés que pour certaines espèces d'araignées. Les données proviennent de captures faites sur des bateaux au large des côtes. Lors de son voyage sur le *Beagle* de 1836 à 1839, Charles Darwin a ainsi observé une quantité considérable d'araignées sur la voilure à 100 km au large des côtes d'Amérique du Sud. Le record appartient à une Linyphiidé trouvée à 3 200 km de la côte la plus proche. Aussi grande que puisse sembler cette distance, elle n'est pas intercontinentale, 3 200 km ne représentant que la moitié seulement de la distance de Londres à New York. Le vaste espace océanique semble plutôt un piège mortel et une impasse qu'une route de dispersion pour les araignées.



Une araignée Linyphiidé dans un amas de fils de la Vierge.

Mieux se protéger, se nourrir et se reproduire

Lorsque vous vous promenez dans la nature, les insectes que vous pouvez facilement voir, c'est-à-dire sans avoir besoin de les chercher, sont ailés dans leur grande majorité. Papillons, libellules, abeilles, mouches vaquent à leurs occupations sans s'inquiéter du promeneur. Certaines espèces ne fuient qu'à courte distance, d'autres, comme les abeilles en train de butiner, semblent indifférentes. Ce comportement s'explique par leur capacité à s'enfuir en volant au moindre geste jugé agressif, par exemple un mouvement brusque ou la projection d'une ombre. Le vol, selon l'opinion la plus communément admise par les paléontologues, aurait permis aux premières espèces d'insectes ailés de se mettre rapidement et facilement à l'abri des prédateurs, alors tous terrestres.



Le prédateur
et la proie,
l'oiseau et l'insecte
en vol.

Mais une ressource abondante ne reste jamais très longtemps inexploitée. Des insectes carnivores capables de chasser en vol sont apparus, comme les ancêtres des libellules actuelles. Cette évolution s'est faite très tôt, dès le Carbonifère. Il faudra attendre encore plusieurs dizaines de millions d'années pour qu'apparaissent deux nouveaux rameaux d'animaux volants, des reptiles et les premiers oiseaux issus d'un rameau des dinosaures.

La facilité de se déplacer dans de bonnes conditions de sécurité qu'offre le vol permet aussi d'accéder à de nouvelles ressources alimentaires, notamment celles qui sont dispersées. La diversification des plantes, en multipliant les espèces, a conduit à l'apparition de milieux végétaux de plus en plus complexes, où la plupart d'entre elles ne forment pas des peuplements continus, mais sont dispersées. De même, les prédateurs spécialisés, comme les guêpes et les mouches parasitoïdes, ne peuvent trouver efficacement leurs hôtes qu'en se déplaçant en volant, sauf exception. Cette multiplication des sources potentielles de nourriture a grandement contribué à la diversification des insectes, mais aussi des plantes, comme le montre l'exemple de la pollinisation.

Les fleurs productrices de nectar sont apparues, ou du moins sont devenues abondantes, il y a 120 millions d'années environ. Elles offrent cette ressource sucrée très énergétique, qui peut éventuellement être complétée par une ration de pollen riche en protéines, pour attirer des animaux qui transporteront ensuite involontairement du pollen sur une autre fleur, assurant sa fécondation. Mais une exploitation rationnelle des



fleurs demande une dépense d'énergie pour les visiter et les butiner bien inférieure à celle fournie par le nectar et le pollen récupérés à cette occasion. Le butineur doit donc pouvoir passer de l'une à l'autre rapidement et avec peu d'efforts, car c'est une ressource très dispersée. Un insecte terrestre grimpant sur une fleur pour la butiner puis descendant au sol pour remonter sur la suivante perdrait trop de temps et d'énergie pour que cette activité soit rentable. Seul le vol est avantageux pour butiner efficacement. Il n'est pas étonnant qu'à part quelques exceptions qui confirment la règle, les animaux pollinisateurs se rencontrent chez les insectes, les oiseaux et les chauves-souris, les trois seuls groupes actuellement vivants capables de voler. Cette association entre fleurs et insectes pollinisateurs est une relation gagnant-gagnant qui a grandement favorisé le succès évolutif des deux groupes, les plus importants en nombre d'espèces de tout le vivant.



Voler permet d'exploiter beaucoup plus efficacement la ressource riche mais dispersée que représentent les fleurs, comme cette anthidie à l'approche d'une fleur de lavande.

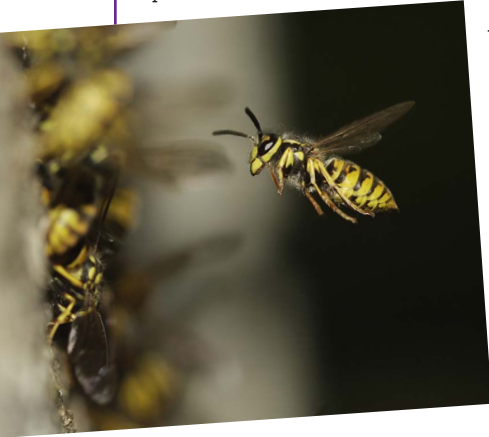
Enfin, le vol a complètement modifié les règles du jeu en matière de reproduction et de rencontre d'un partenaire. Les espèces non volantes ne peuvent trouver le leur que dans l'étroit rayon de leurs possibilités de déplacement à pattes, qui n'est jamais bien étendu étant donné leur taille. Le mélange des gènes au sein des populations se fait mal, avec des risques de consanguinité et des problèmes associés. Le vol élargit considérablement ce rayon d'action. Il dépasse les 10 km pour certains papillons de nuit. Les seules formes ailées chez les termites et les fourmis sont les individus reproducteurs. Une fois le vol nuptial effectué, le couple royal chez les termites, la reine chez les fourmis, perdent leurs ailes quand ils pénètrent dans le sol, dans un arbre ou autre lieu propice pour fonder une nouvelle colonie loin de celles dont ils sont originaires.



Des stratégies complexes ont pu se mettre en place, comme le « bal des abeilles » mellifères. Les mâles, au nombre de plusieurs milliers, voire dizaines de milliers, forment des dômes en volant à une vingtaine de mètres de hauteur à des endroits précis du paysage, stables d'une année sur l'autre. Ils proviennent de colonies distantes de plusieurs kilomètres à la ronde. Les jeunes femelles vierges viennent se faire féconder sous ces dômes, lors d'un ou plusieurs vols nuptiaux, protégées des prédateurs par la masse des mâles. Elles accumulent assez de sperme pour pondre des centaines de milliers d'œufs durant deux, trois, voire cinq ans.

L'acquisition de la capacité de voler a permis l'apparition de stratégies variées de rencontre des sexes, comme la dispersion à longue distance dans l'air d'odeurs sexuelles permettant d'attirer les partenaires du sexe opposé qui culmine chez les papillons de nuit aux antennes hypersensibles.

Les guêpes sociales, comme les abeilles mellifères, peuvent exploiter leur territoire dans un vaste rayon autour du nid grâce à leur bonne capacité de vol.



Se disperser et migrer au long cours

La dispersion aérienne, nous l'avons vu, est antérieure au vol. L'apparition de cette faculté a néanmoins permis de rationaliser cette dispersion, en faisant disparaître son côté aléatoire. Désormais, les insectes ont la possibilité de diriger leurs déplacements au mieux de leurs besoins.

La dispersion pour trouver de nouvelles ressources alimentaires est un comportement général, la plus ou moins bonne reproduction de l'espèce dépendant de l'importance de celles qu'elle peut exploiter. Les adultes, les seuls ailés chez les insectes, peuvent se disperser pour trouver leur propre nourriture, comme les doryphores colonisant un nouveau champ de pommes de terre, ou bien les femelles seules partent à la recherche d'une plante-hôte convenable pour les larves, sur laquelle déposer leurs œufs, comme c'est la norme chez les papillons.

La stratégie des guêpes et des abeilles solitaires ou sociales est différente. Ces espèces aménagent un nid, point fixe auquel elles rapportent des proies paralysées ou mortes pour les guêpes, du pollen et du nectar pour les abeilles, récoltés dans un rayon plus ou moins grand. Ce rayon est de 3 km en moyenne pour une colonie d'abeille mellifère, l'espèce la mieux étudiée. Il peut dépasser 10 km en cas de pénurie ou de ressource particulièrement riche à exploiter, soit une étendue de 30 à 300 km², considérable pour un insecte de 1 cm de longueur.

Le long rayon d'action offert par le vol a permis la spécialisation de certaines espèces sur des ressources fugaces et très dispersées, comme les crottins des grands herbivores ou les cadavres de vertébrés. Les bousiers et les nécrophores sont dotés d'antennes hypersensibles leur permettant de détecter une bouse ou un cadavre frais à plusieurs kilomètres, et ils peuvent se rendre aussitôt sur place en volant. De même, lorsque vous entrez dans une forêt en été, vous êtes rapidement environné de moustiques qui ont détecté votre présence à votre odeur, en particulier au gaz carbonique que vous dégagez en respirant, et qui viennent prendre un repas de sang.

La facilité de déplacement permise par le vol autorise l'exploitation de milieux différents, augmentant les possibilités de survie. Les pucerons, par exemple, connaissent souvent des cycles annuels complexes, avec une plante-hôte primaire sur laquelle sont déposés les œufs d'hiver, généralement un arbre ou un arbuste. Ces œufs donnent naissance à des fondatrices ailées

Les *Aphodius*, qui se nourrissent d'excréments, sont d'excellents voiliers pour aller d'une crotte à l'autre.

