

L'orientation des pigeons

par James L. Gould

James L. Gould
est professeur associé de biologie à l'université de Princeton aux États-Unis.

■ Lâché d'un point qu'il ne connaît pas, à des centaines ou des milliers de kilomètres de son gîte, le pigeon voyageur retourne à son point de départ à la vitesse de 800 km par jour environ. Comment parvient-il à s'orienter avec une telle précision sans l'aide de tout l'équipement de navigation dont dispose l'espèce humaine ? Est-ce le soleil, l'olfaction, le champ magnétique terrestre ou un autre élément qui lui sert de guide ? Les recherches de ces dernières années, notamment la découverte de cristaux de magnétite dans la tête des pigeons comme chez l'abeille ou la bactérie, permettent de mieux comprendre l'un des mystères les plus étranges du comportement des animaux, celui de leur navigation.



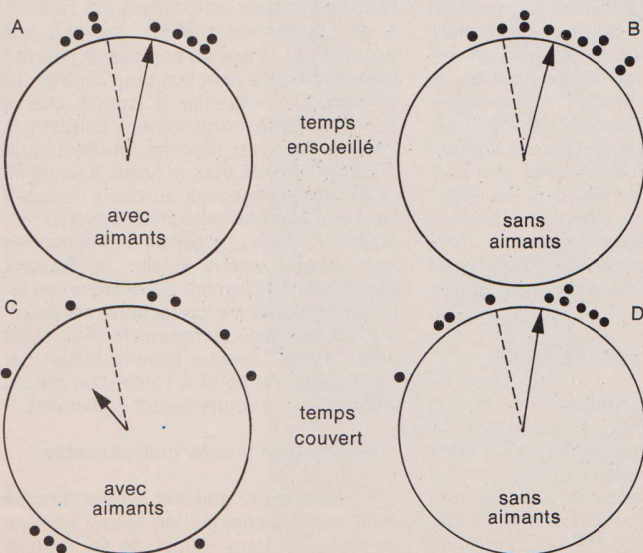


Figure 1. Le pigeon voyageur est capable de retrouver son pigeonnier dans des délais qui excluent pratiquement toute recherche au hasard. Cette remarquable faculté a depuis longtemps servi à transmettre du courrier. C'est encore le cas aujourd'hui. A Plymouth, par exemple, l'hôpital de Devonport transmet au laboratoire d'analyses éloigné de 6 kilomètres ses échantillons de sang sur le dos de pigeons tels que celui représenté à gauche. De nombreuses expériences ont montré que les pigeons utilisent le soleil pour s'orienter. Mais ils retrouvent également leur chemin par temps couvert. Récemment, il a été mis en évidence qu'ils se dirigent aussi grâce à une perception du champ magnétique terrestre. A droite, on peut voir un pigeon porteur d'un puissant aimant près de la tête. Dans ce cas (A), les animaux (points noirs) réussissent, quand le temps est ensoleillé, à s'orienter aussi bien que les pigeons témoins (B) (ici le biais du lieu du lâcher (flèche) est d'environ 10°). Mais lorsque le ciel est couvert, les oiseaux porteurs d'aimants (C) éprouvent des difficultés à s'orienter alors que les pigeons du groupe témoin (D) ne manifestent aucune perturbation⁽⁸⁾ (trait pointillé = direction du pigeonnier).

■ Les animaux appelés à se déplacer fréquemment ont à résoudre un problème majeur, celui de leur orientation : quel que soit l'endroit où ils se trouvent, ils doivent être en mesure de se diriger vers leur but. C'est le cas de l'oiseau en quête d'insectes pour nourrir ses petits restés au nid, des oiseaux migrateurs qui doivent regagner leur zone d'hivernage ou bien encore du pigeon voyageur (fig.1). C'est également le cas de l'abeille qui, lorsqu'elle est à la recherche de nectar, s'éloigne parfois à des kilomètres de sa ruche et doit absolument retrouver son chemin si elle veut faire profiter de ses découvertes le reste de la colonie (fig.2). Comment tous ces animaux parviennent-ils à s'orienter et à voyager sans l'aide de tout l'équipement impressionnant dont dispose l'espèce humaine : sextants, compas, montres à quartz, radios, cartes, ordinateurs et satellites ... ?

Ceux qui voyagent sur de courtes distances, comme les abeilles ou les mulots, font appel à deux stratégies relativement simples. Tout d'abord, certains animaux comme les abeilles gardent en mémoire le trajet accompli depuis leur point de départ. Cependant, lorsqu'une abeille a découvert une fleur et l'a butinée, lorsqu'elle doit regagner la ruche, elle ne se contente pas de refaire dans l'autre sens le voyage de l'aller. Au contraire, comme l'a démontré dans les années 1950 le prix Nobel autrichien Karl von Frisch, l'abeille retourne directement à la ruche en s'épargnant tous les détours qu'elle a pu faire en venant. Par temps ensoleillé, elle conserve sa direction en se repérant sur le soleil et sur le trajet de son vol à chaque étape de sa quête. Avant de prendre la route du retour, son « ordinateur de bord » lui permet de calculer la distance réelle qui la sépare de la ruche et la direction de celle-ci, en y apportant automatiquement les corrections nécessaires, compte tenu des effets du vent et du déplacement apparent du soleil vers l'ouest. En prenant le soleil pour compas, elle repart vers sa ruche. Lorsque le soleil est caché, les abeilles ont recours à un système de secours fondé sur les configurations de la lumière polarisée qui, dans le ciel, convergent vers le soleil⁽¹⁾. Von Frisch a démontré qu'à partir d'une échappée de ciel bleu ne dépassant pas 15°, une abeille peut localiser le soleil et continuer à se diriger.

Lorsque le ciel est couvert, cette méthode de navigation céleste, que l'on dit « fondée sur le parcours », ne peut pas fonctionner (elle est fondée sur le parcours parce qu'elle dépend entièrement des informations recueillies au cours du trajet effectué par l'animal). Les nuages constituant souvent un problème pour les abeilles, on comprendra qu'elles disposent encore d'une autre « roue de secours » : une stratégie qui s'appuie sur leur propre carte mentale. Les animaux qui ont l'habitude, dans leurs expéditions alimentaires, de ne pas trop s'écarter de leur gîte, se familiarisent en général suffisamment avec les alentours pour être ca-

Arrivé à proximité du pigeonier, l'oiseau corrige la direction de son vol grâce à des repères locaux.

pables de savoir à tout moment où ils se trouvent. On peut d'ailleurs faire l'expérience suivante : on capture une abeille expérimentée à l'entrée de la ruche, puis on la conduit vers une source alimentaire artificielle distante de 1 000 mètres : par exemple, sur un parc de stationnement où elle n'a jamais pu trouver auparavant la moindre nourriture. Là, après s'être alimentée, elle tourne en rond quelques secondes avant de se diriger droit vers la ruche. Au contraire, si l'on tente cette expérience avec une abeille « naïve », on la verra tourner en rond, impuissante, autour du point de distribution de nourriture et, comme elle ne possède ni carte mentale de son environnement ni informations qu'aurait pu fournir le voyage « aller », elle est incapable de retourner à la ruche. Mes collègues et moi-même avons découvert que c'est cette stratégie fondée sur la carte mentale qui entre en jeu lorsque le ciel est couvert (et lorsque les points de repère sont suffisamment grands et précis, beaucoup d'abeilles, même par temps clair, ne tiennent pas compte du soleil et préfèrent s'orienter en suivant les rives d'un lac, des routes ou des rangées d'arbres)⁽²⁾.

Il est évident que ces points de repère et la navigation fondée sur le parcours n'offrent aucun intérêt pour les animaux qui doivent couvrir de longues distances. C'est le cas, par exemple, des papillons monarques de l'est des États-Unis, qui parcourent 3 000 km pour rejoindre leur zone d'hivernage, située dans les sommets montagneux du Mexique. Comme la plupart de ces papillons ne sont jamais venus auparavant dans cette région, les indications nécessaires pour découvrir et reconnaître, malgré le vent et les nuages, ces lieux écartés qui constituent le but de leur voyage, doivent être presque entièrement innées. Les tortues de mer nées sur l'île de l'Ascension parcourent 3 000 km pour émigrer vers la côte est de l'Amérique du Sud où elles vivent et se nourrissent. Après sept années d'errance le long de cette côte, les survivantes retournent vers le minuscule coin de terre où elles sont nées, afin d'y pondre leurs œufs. De même, quantité d'oiseaux émigrent, habituellement la nuit, vers des objectifs fixés, grands ou petits, où souvent ils ne sont encore jamais allés.

L'élimination des « cancre ».

Bien que l'on n'ait pas encore percé le mystère de cette navigation animale, remarquablement précise pour de si longues distances, on assiste actuellement à de grands progrès dans ce domaine. L'animal qui fournit aux chercheurs (à son corps défendant) l'aide la plus efficace est sans aucun doute le modeste pigeon voyageur. Contrairement aux vrais oiseaux migrateurs qui ne voyagent que deux fois par an au maximum, généralement la nuit et dans des lieux peu propices à l'observation scientifique, les pigeons présentent quantité d'avantages : on peut les emmener dans des cages ou-

vertes, à des centaines, ou même des milliers de kilomètres de leur pigeonier et lorsqu'on les lâche d'un point qu'ils ne connaissent pas, ils regagnent leur gîte à la vitesse de 800 km par jour environ.

Les pigeons voyageurs doivent subir un certain entraînement pour bien accomplir cette performance. En général, on laisse le pigeon voler un peu à proximité du pigeonier pour qu'il acquière de l'endurance et se familiarise avec les alentours. Comme nous le verrons, le pigeon apprend également à reconnaître le déplacement apparent du soleil. Plus tard, on emmène les oiseaux à quelques kilomètres du pigeonier, puis on les lâche. Certains pigeons ne réussissent pas à regagner leur gîte après ces vols d'entraînement, mais ceux qui y parviennent sont emmenés encore un peu plus loin pour subir d'autres lâchers, jusqu'à ce que tous les « cancre » se trouvent éliminés. On teste les oiseaux en les lâchant un à un depuis un lieu qui leur est inconnu et l'on observe la direction qu'ils prennent jusqu'à ce qu'on les perde de vue ou, s'ils sont équipés d'appareils émetteurs, jusqu'à ce que le contact radio disparaisse.

Quand un pigeon est lâché, généralement il tourne en rond une ou deux fois, s'engageant même dans la direction qu'il choisira finalement, puis il se redresse et s'envole en suivant une trajectoire irrégulière^(3,4), (fig.3A). Le trajet du retour est très variable. La voie n'est pas directe (fig.3B), tous les pigeons n'empruntent pas le même chemin, et un oiseau qu'on lâche deux fois du même point ne choisira pas nécessairement le même itinéraire pour regagner son pigeonier. De plus, les pigeons quittent un site en obliquant d'une manière prévisible à droite ou à gauche de ce qui serait la bonne direction pour regagner leur pigeonier ; c'est là un phénomène connu sous le nom de « biais du lieu du lâcher », sur lequel nous reviendrons plus loin. Arrivés à proximité de leur gîte, les oiseaux semblent utiliser des repères locaux, corrigent alors leur direction et piquent droit vers le pigeonier. On peut se faire une idée de la précision de leur navigation à partir des expériences de Klaus Schmidt-Koenig, de l'université de Tübingen, en Allemagne, et de l'Américain Charles Walcott, de l'université de Cornell⁽⁵⁾. Ces chercheurs équipèrent leurs pigeons de lentilles de contact dépolies, leur interdisant ainsi toute vision précise des formes, puis les suivirent. En général, les pigeons retrouvent grossièrement la région de leur nid, mais errent au terme de leur voyage dans un rayon de deux à cinq kilomètres autour du pigeonier (fig.3C).

Les deux pivots de l'orientation : le compas et le sens cartographique.

La question que se posent tous ceux qui étudient la navigation chez l'animal est celle-ci : « Comment les pigeons font-ils pour s'orienter ? » On peut envisager trois hypothèses principales. La première

s'inspire du système de navigation fondé sur le parcours utilisé par l'abeille : les pigeons conserveraient le souvenir de leur voyage aller en mémorisant les diverses accélérations, décélérations et changements de direction, ainsi que la durée de chacune des étapes du voyage, tout comme pourrait le faire la victime d'un enlèvement à laquelle on aurait bandé les yeux. Étant donné que les oiseaux transportés dans l'obscurité la plus complète sont parfaitement capables de regagner le pigeonier, il faudrait admettre que, pour conserver la bonne direction, les pigeons puissent additionner et soustraire avec une très grande précision tous les virages pris à gauche et à droite, ou bien se référer à un compas magnétique. La vitesse (et par conséquent la distance) serait établie à partir de l'addition et de la soustraction des accélérations et des décélérations, calculées là encore avec une très grande précision. Ce n'est sûrement pas ainsi que les pigeons opèrent. Les oiseaux transportés sur des plaques tournantes, anesthésiés, équipés d'aimants puissants ou privés de l'usage de leurs canaux semi-circulaires (c'est-à-dire les organes de l'oreille interne qui mesurent l'accélération et les changements de direction) sont malgré tout parfaitement capables de regagner leur gîte.

La seconde éventualité est que les animaux suivent une sorte de gradient centré sur le gîte. L'hypothèse d'un tel système, fondé sur une stratégie du mouvement du type « tu gèles, tu brûles », semblable à celle utilisée par le saumon migrateur, est cependant à écarter, compte tenu des expériences fondées sur le décalage de l'horloge interne, que nous décrirons un peu plus loin.

Enfin, la dernière hypothèse, et la plus couramment admise, est celle proposée dans les années 1950 par un chercheur allemand, Gustav Kramer, de l'Institut Max Planck à Wilhelmshaven. Selon lui, les pigeons posséderaient à la fois un sens cartographique et un compas. Le sens cartographique permettrait à l'oiseau de localiser sa position par rapport à son pigeonier (135 km sud-est, par exemple) et, grâce au compas, il pourrait choisir la bonne direction pour rentrer : ici le nord-ouest. Kramer a montré que le compas utilisé normalement pendant la journée par les pigeons et beaucoup d'autres oiseaux était le soleil. Il a mis au point des expériences au cours desquelles il entraînait les pigeons à chercher leur nourriture dans une certaine direction, en leur laissant voir le soleil. Les oiseaux apprenaient facilement cette tâche, en effectuant toutes les corrections nécessaires, compte tenu du mouvement du soleil vers l'ouest. Lorsque Kramer faisait dévier l'image du soleil à l'aide d'un miroir, les pigeons se réorientaient également.

Une horloge interne indispensable.

Si les oiseaux peuvent utiliser ainsi le soleil comme compas, en tenant compte de sa course vers l'ouest, de sorte qu'ils

(1) J.L. Gould, *Ethology : the mechanisms and evolution of behaviour*, Nortons, New York, 1982.

(2) F.C. Dyer, J.L. Gould, *Science*, 214, 1041, 1981.

(3) B. Elsner, in K. Schmidt-Koenig and W.T. Keeton (eds.), *Animal migration, navigation, and homing*, Springer Verlag, Berlin, 1978.

(4) M. Michener and C. Walcott, *Journal of Experimental Biology*, 47, 99, 1967.

(5) K. Schmidt-Koenig and C. Walcott, *Animal Behaviour*, 26, 480, 1978.

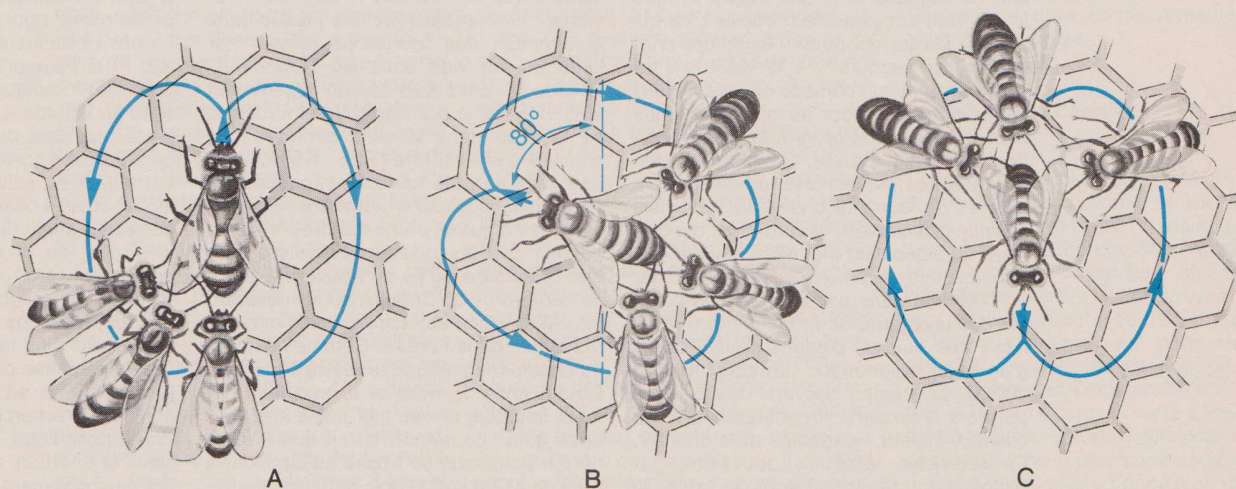
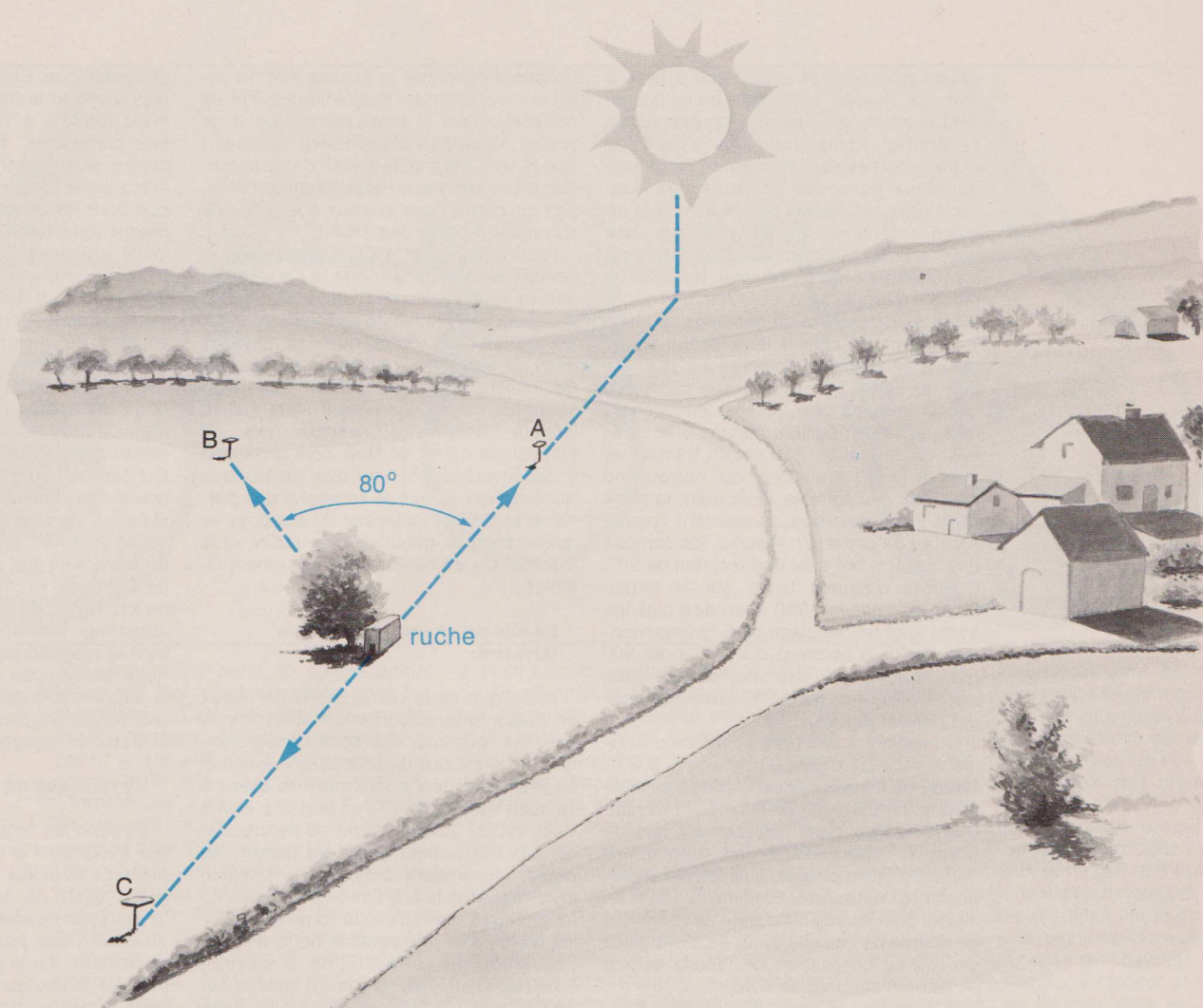


Figure 2. Une abeille à la recherche de nectar peut parcourir des centaines ou des milliers de mètres avant de découvrir les fleurs qui la nourrissent. Quand elle a fini de les butiner, elle retourne directement à la ruche en s'épargnant tous les détours qu'elle a pu faire à l'aller. Une fois rentrée, elle indique aux autres abeilles la distance et la direction de la nourriture qu'elle a découverte en exécutant une danse particulière. Plus la cadence de la danse est rapide, plus proche est la nourriture. La danseuse décrit une sorte de huit aplati dont l'axe principal fait avec la verticale, un angle à peu près égal à l'angle que fait la direction de la nourriture avec la direction du soleil. Ici trois cas sont représentés : la danse A indique aux abeilles que la source de nourriture se trouve dans la direction du soleil par rapport à la ruche ; dans le cas B, la direction de la source fait un angle de 80° avec la direction du soleil ; enfin en C, les abeilles doivent se diriger dans la direction opposée à celle du soleil.

Par beau temps, les pigeons utilisent le soleil comme compas, en tenant compte de sa course vers l'ouest.

savent que le soleil est au sud à midi, à l'est à 6 heures, etc., c'est qu'ils possèdent une horloge interne. L'un des élèves de Kramer, Klaus Hoffmann, a confirmé cette hypothèse en maintenant un groupe d'oiseaux dans une pièce fermée dont l'éclairage est décalé par rapport à la lumière extérieure. Si, par exemple, une aube artificielle est créée dans la pièce à minuit et qu'il fait nuit à midi, les oiseaux modifient rapidement leurs rythmes quotidiens. Lorsqu'après ce décalage de l'horloge interne, on laisse les oiseaux voir le ciel, ils se trompent toujours sur la direction du soleil. Par exemple, à 6 heures, quand leur horloge interne leur indique midi, ils se comportent comme si le soleil était au sud, alors qu'il est en train de se lever à l'est ; à midi (ce qui correspond pour eux à la tombée de la nuit), le soleil étant alors plein sud, ils agissent comme s'il était à l'ouest. En résumé, les compas des oiseaux ont subi une rotation de 90°. Quantité d'études faites sur le terrain dans les années 1960 avec des pigeons ayant subi un décalage de 6 heures montrent qu'ils s'écartent d'à peu près 90° par rapport à la direction de leur gîte, même s'ils sont lâchés d'un lieu qui leur est familier (fig.4A).

On assiste à peu près au même phénomène chez les oiseaux nocturnes. E.G.F. Sauer, de l'université de Fribourg en Allemagne, puis Steven Emlen, de l'université Cornell à New York, ont constaté que les oiseaux apprenaient à reconnaître d'abord l'étoile polaire, puis les constellations qui l'entourent. Ensuite, la vue d'un simple coin de ciel combinée avec l'horloge interne de l'oiseau suffit à celui-ci pour déduire la localisation de l'étoile polaire et, par conséquent, le nord.

À la fin des années 1960, William Keeton, également à l'université Cornell, a découvert que les pigeons étaient capables de regagner leur gîte même lorsque le ciel était complètement couvert, ce qui pouvait laisser supposer l'existence d'un compas de secours^(6, 7). W. Keeton a pu montrer qu'aucun compas céleste n'intervenait dans le retour au gîte par temps couvert : il a lâché un groupe de pigeons dont on avait modifié l'horloge interne. Par beau temps, ces oiseaux se seraient écartés de leur gîte d'environ 90°, mais avec un ciel couvert, ils rentraient directement au pigeonier (fig. 4B). Pendant des années, les expériences menées par F.W. Markel, puis par Wolfgang Wiltschko, de l'université de Francfort, ont favorisé l'idée que les pigeons étaient dotés d'un sens magnétique. Lorsque Keeton lâchait, par temps couvert, des pigeons porteurs d'aimants, il constatait que les oiseaux étaient incapables de s'orienter. En revanche, lorsqu'ils pouvaient, par temps clair, utiliser leur compas favori, le soleil, les aimants n'avaient guère d'effet (fig.1). Walcott a observé le même résultat avec des oiseaux dont la tête était équipée de minuscules bobines magnétiques alimentées par pile. D'après certains travaux récents de Wiltschko, il semblerait que les jeunes oiseaux soient

obligés d'étalonner le mouvement du soleil sur leur compas magnétique avant de pouvoir utiliser le soleil comme point de repère. Wiltschko a également découvert que le sens magnétique était d'une importance cruciale dans l'étalonnage du compas qui permet aux oiseaux nocturnes de s'orienter à partir des étoiles.

Pour compliquer encore les choses, il semblerait maintenant que la lumière polarisée joue également un rôle. Melvin Kreithen, de l'université de Pittsburgh aux États-Unis, a montré que les pigeons peuvent voir des configurations mobiles de lumière polarisée (chose dont nous sommes, nous, incapables) ainsi que la lumière ultraviolette. Kenneth Able, de l'université d'État de New York à Albany, a découvert récemment que les oiseaux qui émigrent la nuit se servent d'une partie de la lumière polarisée du ciel pour se guider entre le début du crépuscule et le moment où les étoiles sont clairement visibles.

Le rôle du champ magnétique terrestre.

Alors que nous comprenons de mieux en mieux le fonctionnement des compas chez les animaux, leur sens cartographique reste encore pour nous une énigme. La première théorie intéressante émise à ce sujet date de 1947 ; on la doit à Henry Yeagley, du Collège d'État de Pennsylvanie aux États-Unis. Selon cet auteur, les pigeons pourraient localiser leur position en mesurant à la fois l'intensité du champ magnétique terrestre et la force de Coriolis, qui est liée à la rotation de la terre. À l'équateur, la terre tourne à environ 1 700 km/heure, alors que sa vitesse est négligeable au pôle nord. Ainsi, dans l'hémisphère nord, la terre tourne vers l'est à une allure de plus en plus rapide à mesure que l'on va vers le sud. Ce mouvement différentiel se reflète jusque dans la direction des tourbillons formés par l'eau qui se vide dans les baignoires : comme le bord sud tourne légèrement plus vite que le bord nord, les tourbillons se forment dans le sens contraire des aiguilles d'une montre (dans l'hémisphère sud, bien sûr, les tourbillons, comme les ouragans, d'ailleurs, tournent dans le sens des aiguilles d'une montre). Yeagley pensait que les oiseaux pouvaient estimer la latitude où ils se trouvent à partir de cette force de Coriolis, qu'ils mesurent peut-être grâce aux canaux semi-circulaires situés dans l'oreille. Comme la valeur du champ magnétique terrestre varie également entre le nord et le sud (elle est deux fois plus élevée aux pôles magnétiques qu'à l'équateur), le fait que le pôle nord magnétique se trouve au Canada, à près de 3 000 km du pôle nord géographique (l'axe de rotation), signifie que cette valeur augmentée dans la direction nord-nord-ouest à l'est des États-Unis, et vers le nord-ouest dans la plus grande partie de l'Europe. Cette mesure et celle de l'accélération de Coriolis forment donc une grille qui permet de localiser une position

géographique. Bien que les idées de Yeagley aient eu le mérite de donner ample matière à réflexion, elles ont été très contestées. Trois facteurs ont joué contre son hypothèse. Tout d'abord, le mécanisme proposé pour expliquer la façon dont les oiseaux mesurent le champ magnétique terrestre (le vol de l'animal induit un courant à travers les lignes de force du champ magnétique) n'était pas satisfaisant. Il fallait l'intervention d'un système sensoriel (qui restait à découvrir) capable de mesurer directement le magnétisme. Comme nous le verrons plus loin, la découverte récente de concentrations d'aimants naturels chez les animaux rend maintenant possible cette éventualité. Deuxièmement, la force de Coriolis ne saurait être mesurée avec la précision nécessaire par un oiseau en vol si celui-ci ne connaît pas également la force de gravité ; or, pour connaître cette dernière, il lui faut d'abord évaluer la force de Coriolis... Bref, il y a trop de variables en jeu. Enfin, les expériences destinées à supprimer l'information émanant de l'intensité magnétique et de la force de Coriolis (par la pose d'aimants sur les ailes, la suppression des canaux semi-circulaires, etc.) n'ont pas réussi à empêcher les oiseaux de regagner leur pigeonier.

L'hypothèse de l'arc solaire.

La seconde tentative importante destinée à expliquer le sens cartographique du pigeon a vu le jour en Angleterre en 1953, grâce à G.T.V. Matthews, du Wildfowl Trust. Pour ce chercheur, les oiseaux estimeraient leur position géographique en combinant, d'une part, l'information donnée par la hauteur du soleil et sa course dans le ciel, et, d'autre part, celle fournie par leur horloge interne. Comme la trajectoire du soleil trace un grand cercle dans le ciel, il suffit d'en voir seulement une petite partie pour extrapoler l'arc entier. Le point culminant se trouve toujours au sud et la hauteur du soleil à ce point le plus élevé indiquerait également à l'oiseau sa latitude. Le soleil à Paris est toujours plus bas qu'à Alger et plus haut qu'à Oslo, de sorte que la différence entre la hauteur du soleil à midi sur le lieu du lâcher et celle observée à l'endroit du gîte correspond à la différence de latitude. La longitude, ou le degré de déplacement est-ouest, serait déterminée par le moment où se produit le zénith local : midi est toujours plus tôt à Paris qu'à New York, mais plus tardif qu'à Moscou. Bien que l'hypothèse de l'« arc solaire » émise par Matthews ait, plus que toute autre, stimulé la recherche et donc contribué à développer l'état de nos connaissances sur l'orientation des oiseaux, il s'agit presque sûrement d'une hypothèse fautive. Tout d'abord, nous savons maintenant que les pigeons regagnent leur gîte même lorsque le ciel est couvert, donc lorsqu'il ne peut donner aucune information intéressante. Autre fait, encore plus ennuyeux que le précédent, c'est que les pigeons interprètent les décalages de leur

(6) W.T. Keeton, *Science*, 165, 922, 1969.
(7) J.L. Gould, *American Scientist*, 68, 256, 1980.

horloge interne comme des rotations du compas plutôt que comme des déplacements géographiques. Un pigeon de Paris auquel on a fait subir un décalage de six heures et qu'on lâche à l'aube à Barcelone alors que son horloge interne lui indique « midi » devrait, d'après l'hypothèse de Matthews, estimer qu'on l'a transporté du côté de Saint-Louis (où le soleil commence juste à se lever lorsqu'il est midi à Paris) et s'envoler vers l'est. Au lieu de cela, l'oiseau quitte Barcelone pour s'envoler à l'ouest vers Madrid, son compas ayant subi une rotation de $90^{\circ(1)}$ (fig.5).

L'olfaction, un sens privilégié, chez les pigeons ?

Actuellement, il existe deux hypothèses principales pour expliquer le sens cartographique des oiseaux : l'une met en cause l'olfaction, l'autre le magnétisme. Toute une série d'expériences et d'observations diverses donnent à penser que ces deux facteurs interviennent. Mais aucun d'eux n'a pu, jusqu'à présent, donner une explication vraiment satisfaisante du comportement des pigeons. L'hypothèse qui privilégie le rôle de l'olfaction a été développée dans les années 1970 par l'Italien Floriano Papi, de l'université de Pise, qui a su gagner à sa cause Hans Wallraff, de l'Institut Max Planck de Seewiesen en Allemagne. En revanche, elle n'a pas convaincu les autres têtes de file de la recherche dans ce domaine, Keeton (maintenant décédé), Walcott, Schmidt-Koenig et Wiltschko. Selon Papi, les pigeons parviennent à associer les odeurs portées par le vent avec la direction du vent (l'odeur salée de la mer à l'ouest, par exemple, ou l'odeur d'une forêt de pin au nord). Ils arrivent ainsi à construire progressivement une carte olfactive de leur environnement. Quand on les transporte vers le lieu du lâcher, ils n'ont qu'à renifler l'air pendant le parcours et sur le lieu du lâcher pour savoir dans quelle direction se trouve leur pigeonier. Papi a réalisé de longues séries d'expériences, aussi ingénieuses que variées, dont les résultats semblent confirmer parfaitement l'hypothèse de l'olfaction. Par exemple, quand Papi applique sur le bec des pigeons une odeur forte qui rend difficile la perception des odeurs locales, les oiseaux semblent désorientés sur le lieu du lâcher. Une autre expérience consiste à boucher les narines des pigeons pour les obliger à respirer par la bouche, ce qui réduit considérablement la quantité d'air qui atteint les organes olfactifs situés dans le nez : on constate alors que très peu de pigeons sont capables de retourner au gîte. De même, la section du nerf olfactif désoriente les oiseaux. Lorsque Papi, pour transporter ses oiseaux vers le lieu du lâcher, les divise en deux groupes, le premier suivant une route en zig-zag vers la droite alors que le deuxième groupe fait également un détour, mais vers la gauche, il constate qu'après être mis en liberté chaque groupe s'oriente vers le détour qu'il a

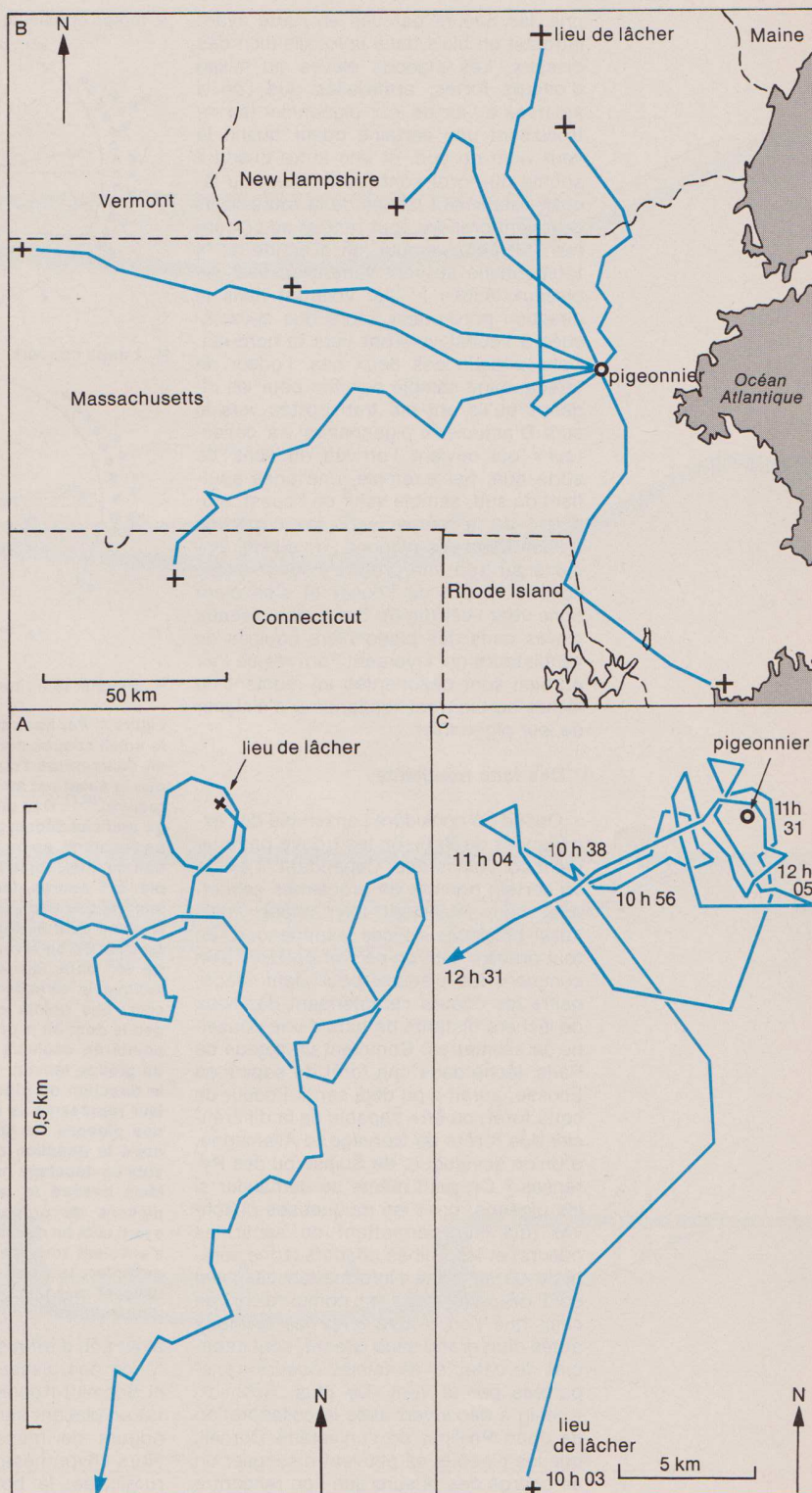


Figure 3. Quand un pigeon vient d'être lâché, il tourne en rond plusieurs fois avant de prendre la direction de son pigeonier (en bas à gauche, A). On ignore la fonction, s'il y en a une, remplie par ces hésitations⁽³⁾. Le trajet du retour suit rarement la voie directe et les pigeons ne choisissent pas nécessairement la bonne direction dès le départ (en haut, B). Les changements fréquents de l'orientation de leur vol donnent à penser que de temps en temps les pigeons vérifient leur position⁽⁴⁾. Arrivés à proximité de leur pigeonier, les pigeons se fient généralement aux points de repère fournis par un environnement qui leur est familier. Ici (en bas à droite, C) l'oiseau porte des lentilles de contact dépolies qui lui interdisent toute vision précise des formes ; cependant, il est capable de tourner autour de son pigeonier⁽⁵⁾.

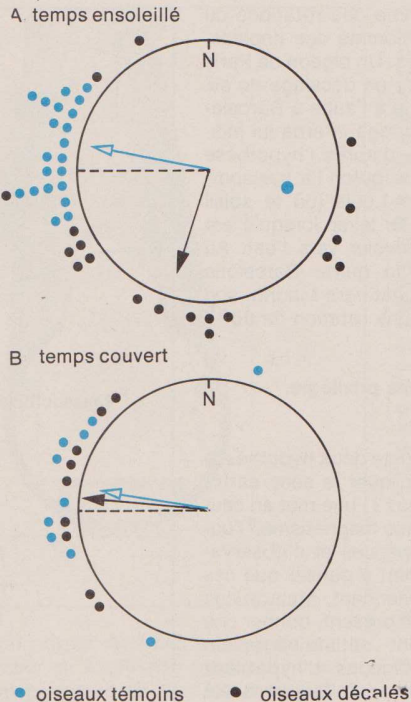
Les pigeons sont-ils capables de reconnaître les odeurs de leur environnement ?

pris, les odeurs perçues en route ayant introduit un biais dans la localisation des oiseaux. Les pigeons élevés au milieu d'odeurs fortes, artificielles que l'on a ajoutées à l'air de leur pigeonnier (en introduisant une certaine odeur quand le vent vient du sud, et une autre quand il souffle du nord) sont, au moment du lâcher, totalement déviés de la route qu'ils devraient prendre pour rentrer au pigeonnier. Si, par exemple, on a ajouté de la térébenthine au vent venant du sud, les oiseaux lâchés à l'est voleront dans la direction nord-ouest, alors que ceux lâchés à l'ouest voleront vers le nord-est. Dans chacun des deux cas, l'odeur de térébenthine semble signifier pour les pigeons qu'ils ont été transportés vers le sud. D'astucieux pigeonniers « à déflecteur » qui dévient l'arrivée du vent, de sorte que, par exemple, une brise soufflant du sud, semble venir de l'ouest, modifient de la même façon les capacités d'orientation des pigeons : un oiseau emmené au sud interprétera l'odeur locale comme venant de l'ouest et s'envolera donc vers l'est (fig.6). Enfin, des oiseaux élevés dans des pigeonniers équipés de ventilateurs qui inversent l'arrivée de l'air ou bien sont désorientés au moment du lâcher ou bien ont tendance à s'éloigner de leur pigeonnier.

Des faits troublants.

Quand on considère l'ensemble des expériences de Papi, on les trouve parfaitement convaincantes. Cependant, il existe un certain nombre de problèmes concernant non seulement l'hypothèse, mais aussi plusieurs de ces expériences. En tout premier lieu, on ne voit pas très bien comment les oiseaux pourraient reconnaître les odeurs caractérisant des lieux de lâchers distants de plus d'une douzaine de kilomètres. Comment un pigeon de Paris, lâché dans une forêt de sapins en Écosse, aurait-il pu déjà sentir l'odeur de cette forêt, ou être capable de la différencier des forêts de Norvège, d'Allemagne, d'Union soviétique, de Suisse ou des Pyrénées ? On peut même se demander si les pigeons, dont les muqueuses olfactives (qui leur permettent de sentir les odeurs) et les bulbes olfactifs (zone cérébrale où se traite l'information olfactive) sont de petite taille en comparaison de ceux que l'on trouve chez les animaux dotés d'un grand sens olfactif, sont capables de détecter de faibles odeurs transportées par le vent. De plus, Schmidt-Koenig a découvert avec la collaboration de John Phillips, de l'université Cornell, que les pigeons ne peuvent distinguer un air chargé des odeurs que l'on rencontre dans la nature d'un air pur, filtré, inodore.

Un autre problème de taille réside dans la difficulté qu'ont rencontrée plusieurs chercheurs à reproduire les résultats obtenus par Papi dans ses expériences. C'est ainsi, par exemple, que lorsque Keeton a sectionné les nerfs olfactifs des pigeons, il a constaté que cette opération



avait peu d'effet sur les capacités d'orientation des oiseaux. De même, ni Keeton ni Schmidt-Koenig n'ont obtenu de résultat en plaçant sur le bec des pigeons des odeurs de masquage. Keeton a émis alors l'hypothèse que les opérations chirurgicales, le bouchage des narines et l'application d'odeurs fortes (dans une grosse goutte de vaseline) pouvaient provoquer une sorte de traumatisme physique ou sensoriel affolant qui créerait chez certains oiseaux (ceux de Papi) un état de confusion, alors que d'autres, plus stoïques ou moins traumatisés (ceux observés par les autres chercheurs) seraient moins perturbés. Keeton a essayé de ré-

soudre le problème en introduisant dans les narines des pigeons des tubes minuscules qui empêchent l'air d'atteindre les muqueuses olfactives tout en laissant l'oiseau respirer normalement. Les pigeons ainsi testés par Keeton ont su parfaitement retourner à leur pigeonnier. Mais lorsque Papi a équipé ses oiseaux de tubes nasaux d'un autre type, il a constaté que les oiseaux étaient incapables de s'orienter.

Schmidt-Koenig et Phillips ont essayé une autre méthode pour éviter au maximum de traumatiser les pigeons : ils leur ont vaporisé les muqueuses olfactives avec un anesthésique puissant, la xylocaïne. Des expériences antérieures avaient montré que les oiseaux traités à la xylocaïne étaient incapables de détecter les odeurs, même les plus fortes, pendant les quatre-vingt-dix minutes qui suivaient la vaporisation de l'anesthésique. Et pourtant, les oiseaux traités à la xylocaïne s'orientaient aussi bien que les autres. De toute évidence, la perte de l'odorat n'affectait en rien ni leur sens cartographique ni leur compas. De même, lorsque les oiseaux de Papi sont élevés sans aucune expérience olfactive, beaucoup d'entre eux sont malgré tout parfaitement capables de retrouver leur pigeonnier.

Les expériences de détour ont été elles aussi difficiles à reproduire : Keeton n'a pu observer presque aucun effet dans la plupart des cas, et Schmidt-Koenig n'a obtenu de déviations constantes que pour un seul des douze lieux testés. Bien sûr, n'importe quel sens cartographique, qu'il soit ou non olfactif, utilisant l'information obtenue pendant le parcours jusqu'au lieu du lâcher, est susceptible de montrer un effet de détour.

Toutefois, l'une des expériences les plus cruciales de Papi a donné du fil à retordre à bien des chercheurs : les pigeonniers à « déflecteur » créent de manière constante une rotation dans l'orientation de l'oiseau au moment du lâcher. Mais Phillips et Jerry Waldvogel, de Cornell, ont remarqué deux faits troublants : d'une part, les animaux sont conditionnés très rapidement, en l'espace de deux semaines, et, d'autre part, la déviation obtenue est beaucoup plus faible, ou même inexistante, par temps couvert. Ils ont donc examiné l'un de ces pigeonniers et ont constaté avec étonnement que les déflecteurs en plexiglass ou en verre renvoyaient des reflets parfaits du soleil, du ciel et de l'horizon (le verre et le plexiglass ont également tous deux pour effet de supprimer la lumière ultraviolette et de modifier les configurations de polarisation de la lumière). Phillips et Waldvogel se sont alors demandé si ces pigeonniers n'entraînaient pas une rotation du compas céleste des pigeons plutôt que de leur sens cartographique. Cela expliquerait à la fois pourquoi l'effet de déviation apparaissait si rapidement, et pourquoi il s'évanouissait dès que le ciel était couvert, c'est-à-dire au moment où les oiseaux abandonnent les indices fournis par le ciel pour utiliser leur compas ma-

(8) W.T. Keeton, *Scientific American*, 231, 96, 1974.

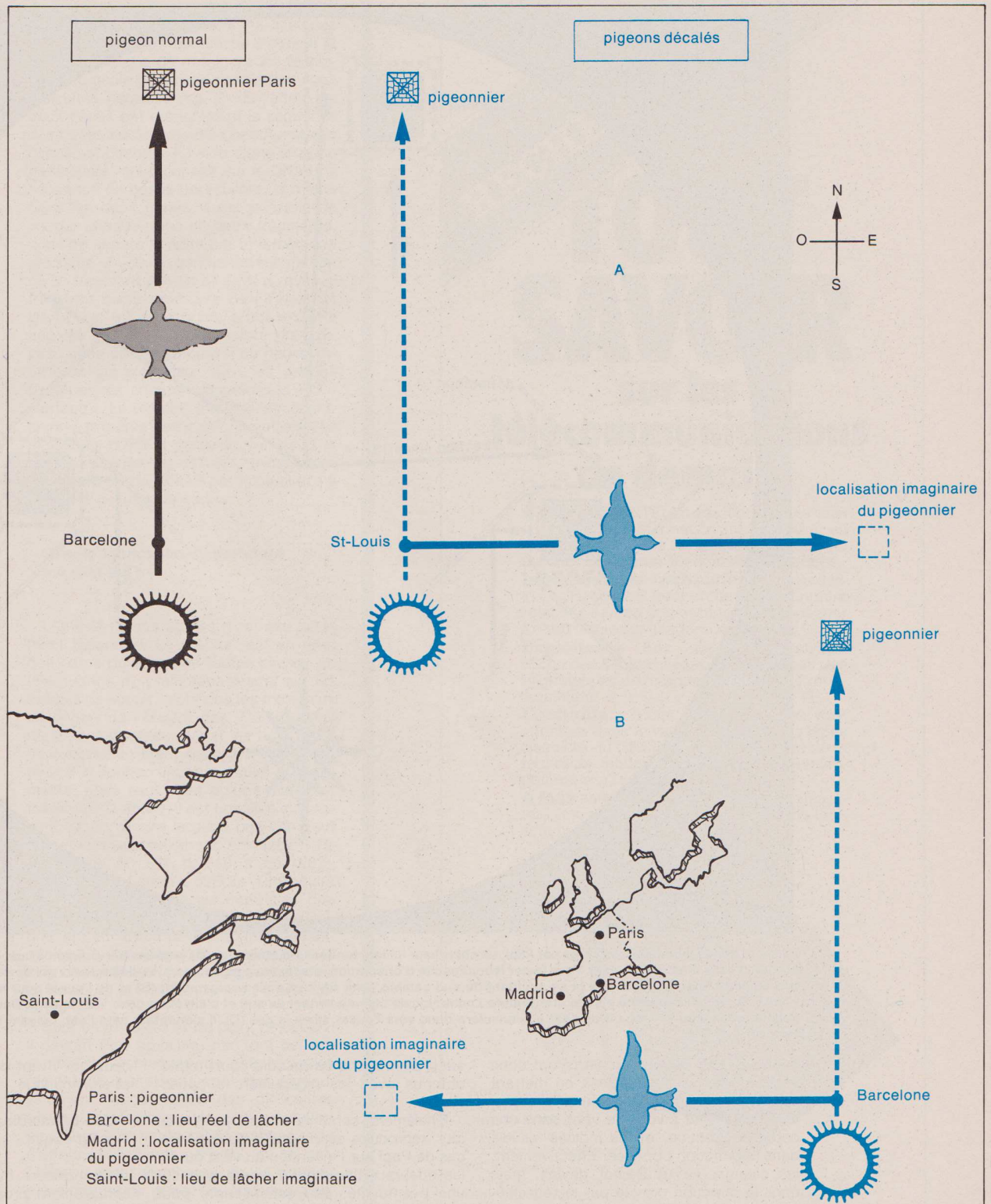


Figure 5. Selon certaines hypothèses, les pigeons utiliseraient leur horloge interne et la position du soleil pour s'orienter, comme le font d'ailleurs les navigateurs. Un oiseau élevé à Paris, dont l'horloge interne a été artificiellement avancée de 6 heures, et lâché à l'aube à Barcelone (donc au sud sur le même méridien), croira qu'il est midi dans son lieu d'origine. S'il utilisait effectivement l'arc solaire pour se guider, il interpréterait le décalage observé comme un déplacement du soleil de 90° de longitude à l'ouest : c'est comme si, par exemple, on l'avait transporté du côté de Saint Louis aux États-Unis où le soleil commence juste à se lever lorsqu'il est midi à Paris. Il devrait donc s'envoler vers l'est (A). Au lieu de cela, l'oiseau quitte Barcelone pour s'envoler à l'ouest vers Madrid (B) : son horloge interne indique midi, donc le soleil est au sud ; comme le soleil est en réalité à l'est, il s'envole à l'ouest, pensant que c'est là la direction du nord, donc de son pigeonnier.

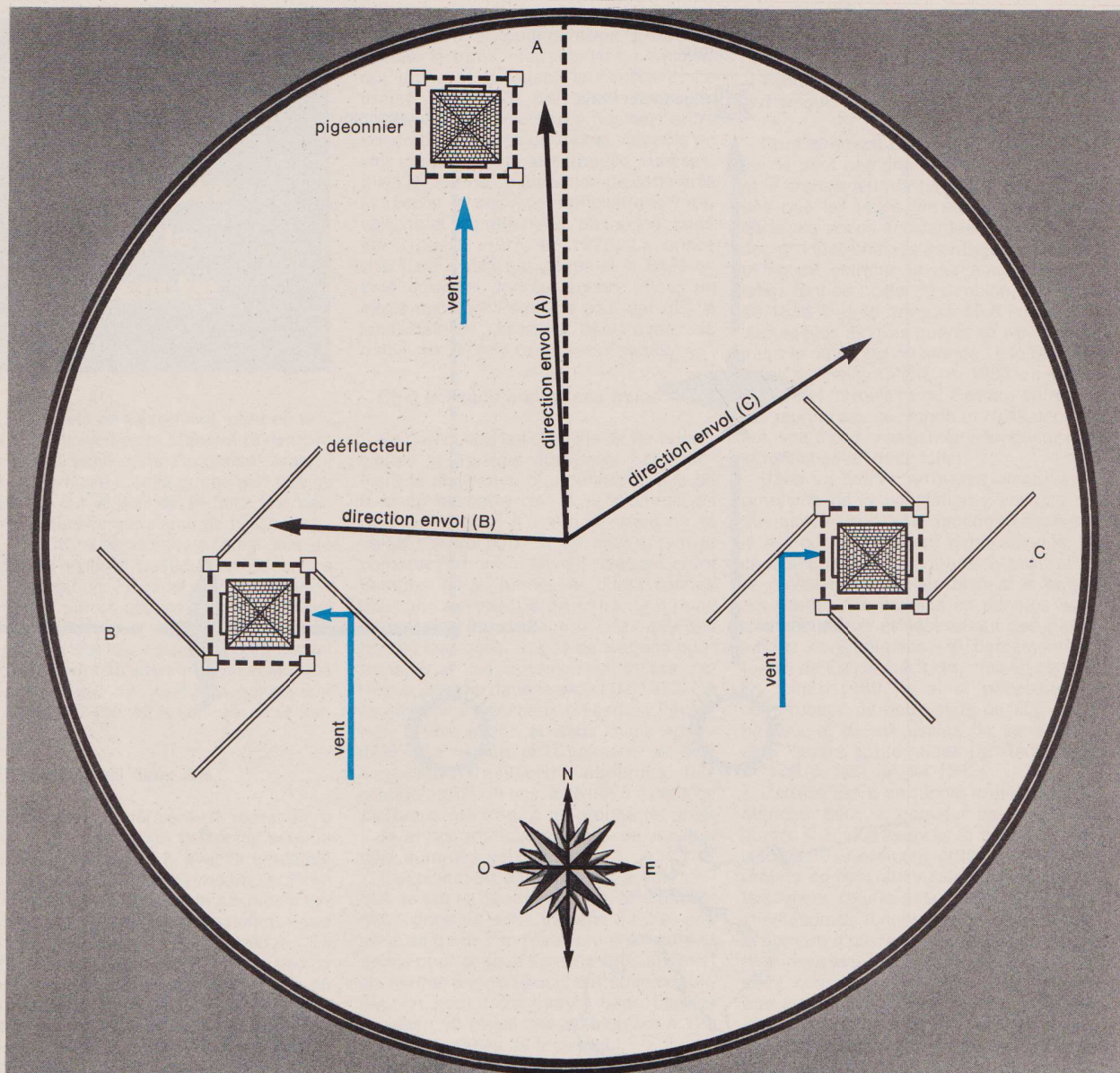


Figure 6. Les expériences réalisées par Papi, un chercheur italien, tendent à prouver que les pigeons parviennent à associer les odeurs portées par le vent avec la direction du vent. Pour tester leur capacité d'orientation, d'astucieux pigeonniers à « déflecteur » qui dévient l'arrivée du vent ont été mis au point : par exemple une brise soufflant du sud semble venir de l'est pour le pigeonnier (B) et de l'ouest pour le pigeonnier (C). En temps normal (A), un oiseau lâché au sud interprétera l'odeur locale comme venant du sud et s'envolera donc vers le nord. Dans le cas (B), il interprétera l'odeur locale comme venant de l'est et s'envolera donc vers l'ouest, dans le cas (C), il s'orientera vers l'est, croyant que l'odeur locale vient de l'ouest⁽⁹⁾.

gnétique. Les deux chercheurs ont donc voulu vérifier leur hypothèse en mettant au point un astucieux pigeonnier à déflecteur, qui faisait pivoter le vent dans une certaine direction, et les indices visuels dans la direction opposée. Effectivement, les oiseaux se trouvaient déviés, mais dans la direction prévue par le réfléchissement visuel, et non dans celle prévue par le réfléchissement olfactif. Pour Papi, cependant, les pigeons ne seraient pas restés suffisamment longtemps dans les pigeonniers pour acquérir, selon son hypothèse, la rotation cartographique. Pour ma part, le réétalonnage du compas explique parfaitement tous les résultats,

aussi bien à long terme qu'à court terme, obtenus avec les pigeonniers à déflecteur.

Finalement, personne n'a pu, jusqu'à ce jour, reproduire avec succès les expériences de Papi sur l'inversion du vent ou sur les odeurs artificielles. Il existe bien sûr une éventualité, peu satisfaisante pour l'esprit, selon laquelle les pigeons voyageurs d'Italie se fieraient essentiellement aux odeurs, alors qu'il en irait autrement pour les pigeons vivant ailleurs dans le monde. Peut-être est-ce le cas ? De toutes façons, nous devons chercher d'autres indices pour expliquer le sens cartographique des pigeons, au moins pour

ceux qui vivent dans le nord de l'Europe et en Amérique.

Une extraordinaire sensibilité magnétique.

La meilleure hypothèse que l'on peut actuellement proposer à la place de la théorie de l'olfaction a été émise indépendamment par trois chercheurs américains, Walcott, Bruce Moore de l'université de Dalhousie à Nova Scotia, et moi-même en 1980. Tout comme Yeagley, mais en disposant de beaucoup plus d'éléments, nous avons pensé que le changement graduel et régulier de l'inten-

(9) J.L. Gould, *Nature*, 296, 205, 1982.

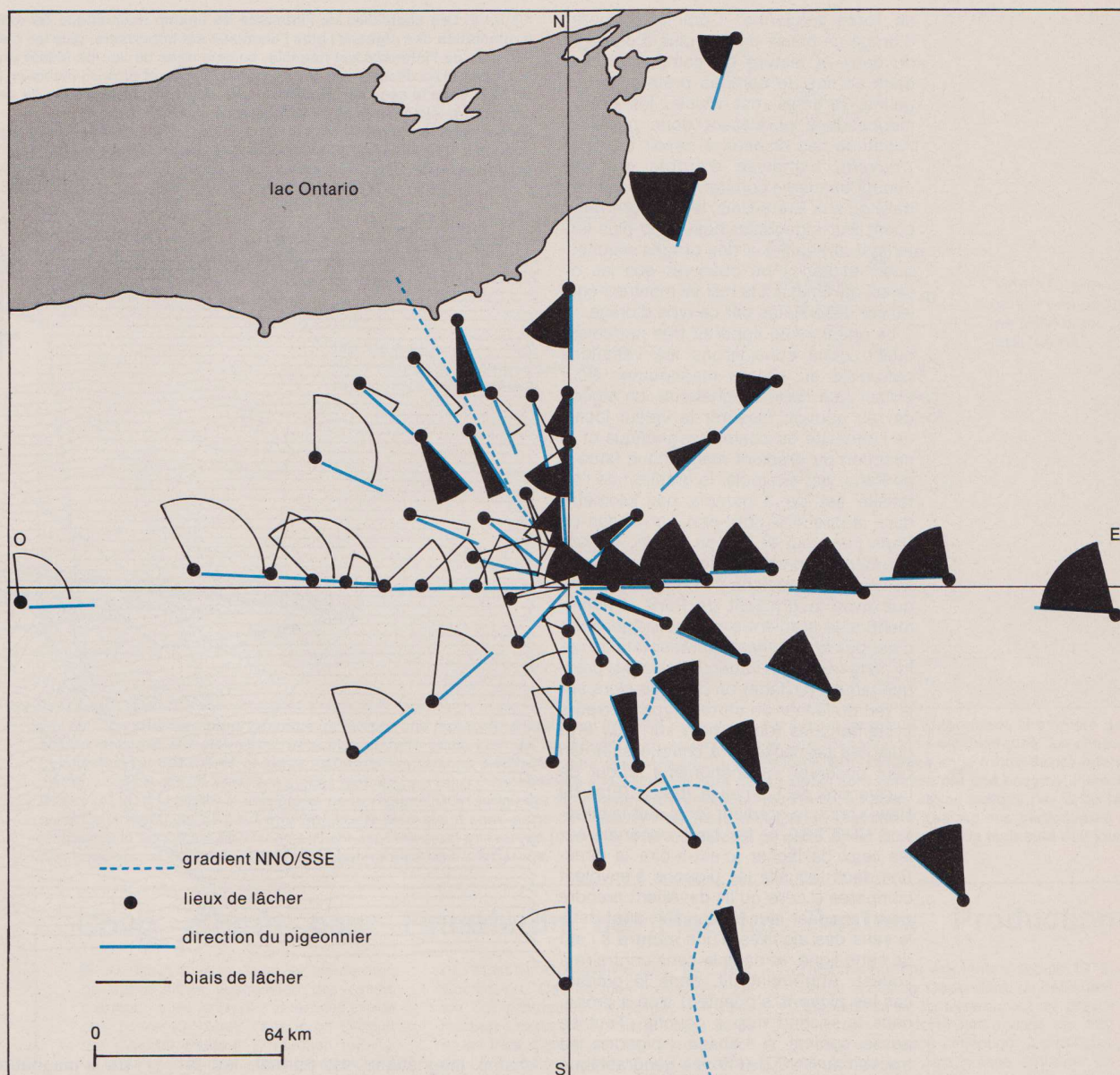


Figure 7. Les irrégularités naturelles du champ magnétique s'accompagnent d'erreurs systématiques dans l'orientation des pigeons. Autour de l'université de Cornell à Ithaca (au centre de la carte), le gradient local du champ magnétique suit la direction NNO/SSE (ligne en pointillé couleur). On constate alors que la direction dans laquelle les pigeons s'envolent, comparée à celle qu'ils devraient prendre pour regagner leur pigeonnier (on parle de « biais » sur les lieux de lâcher), sont déviés dans le sens des aiguilles d'une montre (angles noirs) pour les pigeons à l'est de la ligne NNO/SSE et dans le sens contraire (angles blancs) à l'ouest de cette ligne. Dans le premier cas, les pigeons s'orientent donc trop à droite, dans le second cas, trop à gauche⁽¹⁰⁾.

sité ou de l'inclinaison du champ magnétique entre l'équateur et le pôle devait d'une manière ou d'une autre fournir une information cartographique (rappelons que le champ terrestre n'est pas horizontal, sa direction est inclinée d'un angle I , l'inclinaison magnétique ; par exemple, à Paris, cet angle est d'environ 64°). Le champ magnétique terrestre a plusieurs sources, la plus forte étant de très loin celle qui vient, on ne sait pas très bien comment, du centre de la terre. Ce champ mesure environ 0,24 Gauss ou 24 000 gamma à l'équateur et augmente d'environ 3 à 5 gamma par kilomètre jusqu'au pôle où il mesure 62 000 gamma. Le mou-

vement des ions dans les courants aériens induit aussi un champ magnétique plus faible. Comme l'atmosphère se réchauffe et se refroidit chaque jour, les courants circulent entre le nord et le sud, modifiant de façon régulière l'intensité du champ magnétique de 30 à 50 gamma.

Pour expliquer la précision des pigeons équipés de lentilles de contact dépolies, il faut admettre que les oiseaux sont capables de détecter des variations de 10 à 30 gamma dans l'intensité du champ magnétique, ou des changements de $0,03^\circ$ dans l'angle d'inclinaison. A première vue, cela semble à peu près impossible que de respirer depuis Pise les odeurs d'une

forêt écossaise. Et pourtant le comportement des oiseaux permet de penser qu'ils sont effectivement doués d'une telle sensibilité. Les éruptions solaires, par exemple, à la suite desquelles d'énormes quantités d'ions sont injectées dans les courants aériens, provoquent des changements irréguliers de l'intensité du champ magnétique terrestre, pouvant atteindre 10 000 gamma. Ces « orages magnétiques » semblent gêner le retour au gîte des oiseaux. Ainsi, l'orientation de pigeons originaires de Cornell et lâchés à Campbell (New York) est, au départ, déviée de 40° même par grand beau temps, lorsqu'il y a des « orages magnétiques »

(10) D.M., Windsor, *Animal Behaviour*, 23, 334, 1975.

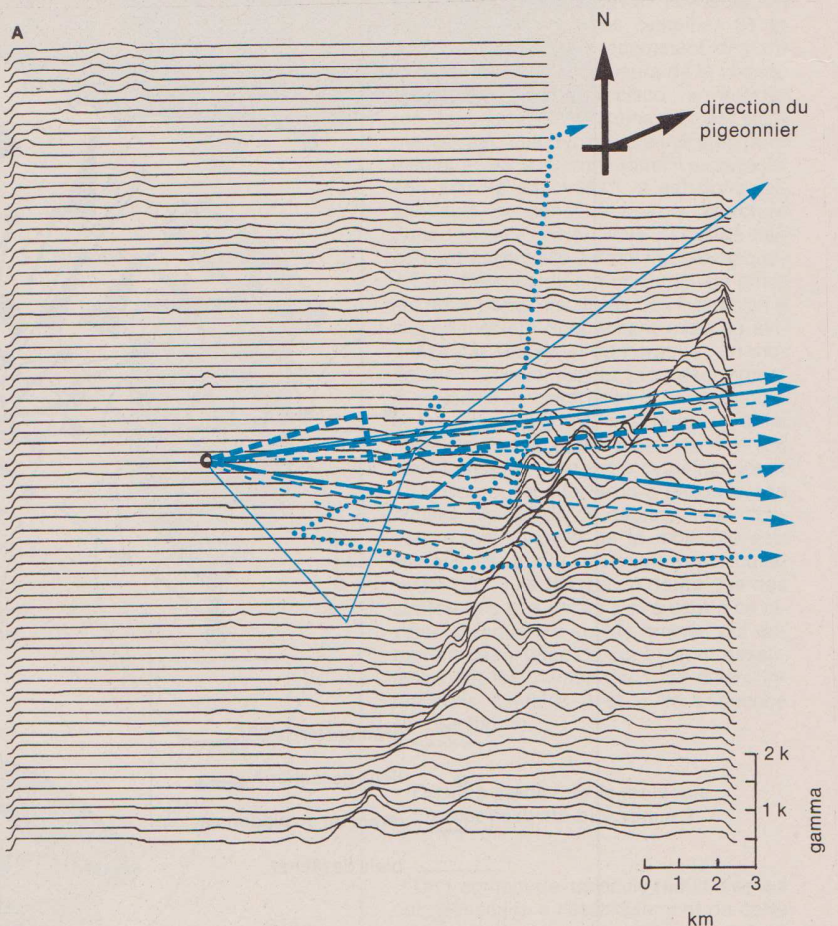
de force moyenne. Comme ce genre d'orage ne biaise pas de plus d'un degré ou deux la lecture du compas et que, dans ce cas, le compas préféré des pigeons, le soleil, est visible, les orages magnétiques paraissent donc perturber l'aptitude des oiseaux à savoir où ils se trouvent. L'analyse d'autres données aboutit au même constat. Qu'ils soient en Italie ou aux États-Unis, les pigeons regagnent leur pigeonnier beaucoup plus lentement lorsqu'il y a des orages magnétiques, et l'on a pu observer que les oiseaux qui émigrent la nuit se montrent également désorientés par ce type d'orage.

Le phénomène apparaît très nettement quand nous considérons les variations naturelles du champ magnétique. Pour utiliser une carte magnétique, un pigeon devrait pouvoir mesurer la valeur locale de l'intensité du champ magnétique et la direction du gradient magnétique (autour de Paris, par exemple, le gradient de l'intensité est de 3 gamma par kilomètre dans la direction nord-est). Un pigeon de Paris peut, sur le lieu du lâcher, évaluer son déplacement en comparant la variation totale d'intensité du champ magnétique avec le gradient de Paris. Évidemment, si le gradient proche du pigeonnier n'est pas absolument représentatif de celui de la région (et l'adéquation n'est presque jamais parfaite) on observe alors sur le lieu du lâcher un certain type d'erreurs systématiques (dues, bien sûr, aux irrégularités particulières à chaque site). On peut observer ce phénomène autour de l'université de Cornell à Ithaca (État de New York) : le gradient local suit la direction NNO/SSE et les biais observés sur les lieux de lâcher (c'est-à-dire la direction dans laquelle les pigeons s'envolent comparée à celle qu'ils devraient prendre pour regagner leur pigeonnier) sont dans le sens des aiguilles d'une montre à l'est de cette ligne, et dans le sens contraire à l'ouest. Autrement dit, dans le premier cas les pigeons s'orientent trop à droite, dans le second trop à gauche. Tout se passe comme si l'Ithaca « pigeon » se trouvait au NNO de l'Ithaca géographique (fig.7). De même, on a constaté des biais de ce type près du pigeonnier de Schmidt-Koenig à Francfort (où le gradient est orienté E/O), près de celui de Walcott à Boston, et près de plusieurs pigeonniers de Wallraff en Allemagne. (Les hirondelles de rivage que l'on sépare de leur colonie et qu'on lâche dans différents lieux montrent elles aussi ce genre de biais, prouvant ainsi que ce phénomène n'est pas spécifique des pigeons voyageurs).

Le champ magnétique terrestre présente également des anomalies permanentes, locales, généralement créées par des masses métalliques. On peut donc s'attendre à voir les pigeons commettre des erreurs. Walcott a opéré une série de lâchers dans des lieux comportant des anomalies de ce type et a constaté l'existence d'une relation évidente entre l'amplitude de l'anomalie et le degré de perturbation manifesté par les oiseaux. Là où le

champ magnétique est normal, les pigeons s'envolent plus ou moins en ligne droite (fig.8A), mais si les anomalies magnétiques sont importantes, ils semblent errer, comme s'ils se demandaient où ils se trouvent (fig.8B). Dans toutes ces expériences, le soleil est parfaitement visible et l'anomalie magnétique la plus importante ne dépasse que de 6 % l'intensité magnétique normale (elle ne peut donc modifier un compas magnétique que de quelques degrés seulement) : la confusion manifestée par les oiseaux semble donc concerner leur sens cartographique.

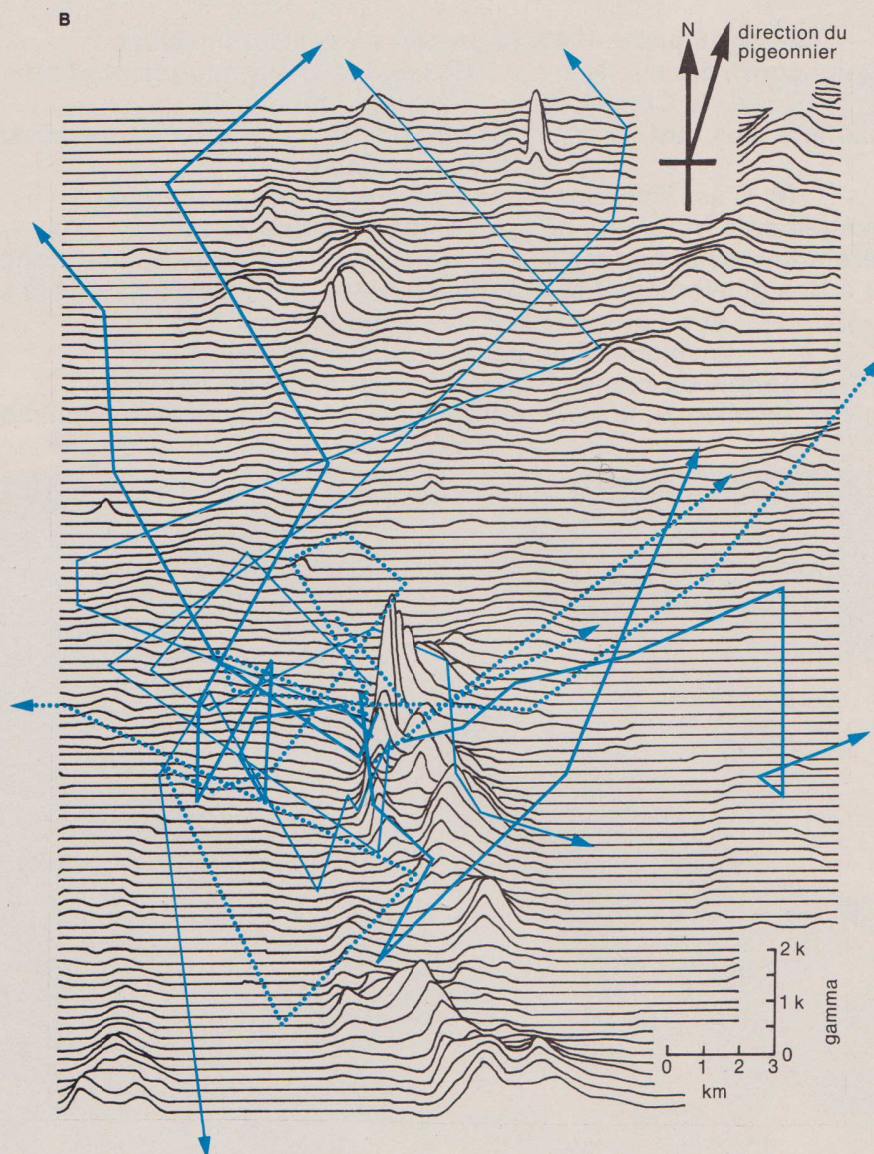
Les orages magnétiques, mais aussi des anomalies très faibles, de l'ordre de 10 à 30 gamma, peuvent créer cette confusion. Cette très grande sensibilité explique la précision de l'orientation chez les oiseaux porteurs de lentilles dépolies. D'autres expériences menées en Suisse sur les effets d'une topographie magnétique inhabituelle indiquent un seuil du



même ordre.

De la magnétite chez le pigeon, comme chez la bactérie, l'abeille, etc.

Bien que la présence chez les animaux d'une carte magnétique permette d'expliquer quantité de données qui, autrement, paraissent assez troublantes, il n'est pas sûr que cette hypothèse ne soulève pas plus de questions qu'elle ne donne de réponses. Parmi les nombreux problèmes que l'on doit résoudre pour admettre l'hypothèse d'une carte magnétique, le premier qui vient à l'esprit est celui-ci : l'intensité du champ magnétique total ne fournit qu'un seul axe, et toute carte exige qu'il y ait au moins deux coordonnées (la latitude et la longitude, par exemple). Comme les gradients des composantes verticale et horizontale du champ magnétique ne sont pas absolument parallèles dans la plupart des endroits (ils diffèrent de 20° dans l'est des États-Unis), on peut admettre qu'ils forment une sorte de grille. Mais il se peut fort bien aussi que l'au-



tre coordonnée ne soit pas magnétique.

Une autre difficulté réside dans le fait que les oiseaux sont parfaitement capables, quand il y a du soleil, de regagner leur pigeonnier même s'ils sont porteurs d'aimants puissants. On peut donc supposer que les pigeons évaluent l'information donnée par la carte magnétique en ne tenant pas compte du puissant champ magnétique de base (sur lequel se fonde leur compas de secours) et qu'ils prêtent plutôt attention au changement intervenant dans l'intensité du champ entre le pigeonnier et le lieu du lâcher. Comme les oiseaux porteurs d'aimants ont l'air désorientés quand on les lâche par beau temps dans des endroits où il existe une anomalie magnétique, c'est que sans doute ils sont capables de percevoir ces faibles changements de champ à travers un puissant champ magnétique de base.

Autre problème majeur que soulève l'hypothèse d'une carte magnétique : nous n'avons aucune idée de la manière

dont le système nerveux peut mesurer la direction d'un compas, et encore moins quand il s'agit d'évaluer de minuscules changements d'intensité magnétique. Toutefois, des progrès ont été accomplis depuis peu dans ce domaine. En 1975, Richard Blakemore, de l'université du New Hampshire, a découvert l'existence de bactéries magnétotactiques : ce sont des organismes qui suivent les lignes d'inclinaison du champ magnétique pour trouver la vase dans laquelle ils se développent (*la Recherche*, n° 128, p. 1317, nov. 1981). On a également découvert depuis peu des algues magnétotactiques (*la Recherche*, n° 131, p. 365, mars 1982). Soupçonnant que les cristaux noirs trouvés dans les bactéries étaient de la magnétite (connue aussi sous le nom de pierre d'aimant), comme on en a d'ailleurs eu la confirmation quatre ans plus tard, Joseph Kirschvink, de Caltech, et moi-même avons commencé en 1978 à rechercher ce minéral chez l'abeille. Nous

avons découvert dans l'abdomen des abeilles la présence de plus d'un million de cristaux de magnétite (c'est-à-dire beaucoup plus que ce qui nous semblait nécessaire pour que ces animaux disposent d'un compas). Benjamin Walcott, de Stony Brook, a découvert depuis quantité de cristaux teintés de fer dans le système nerveux de l'abdomen. Par la suite, en collaboration avec Charles Walcott, nous avons découvert que les pigeons voyageurs possédaient encore davantage de magnétite, localisée dans la partie antérieure de la tête. Depuis, on a pu constater que des dépôts magnétiques existaient dans cette même zone chez des animaux aussi divers que les papillons monarques, les thons, les dauphins, les mulots, les chauves-souris et les tortues de mer. Kirschvink a effectué des calculs théoriques qui indiquent qu'avec de telles concentrations la sensibilité magnétique dépasse un gamma, c'est-à-dire qu'elle est bien supérieure au niveau théoriquement nécessaire à la possession d'une sensibilité cartographique. Reste à savoir maintenant si la magnétite découverte a quelque chose à voir avec les cartes ou les compas que les animaux utilisent pour s'orienter.

Actuellement, donc, les faits indiquent que l'olfaction et/ou le magnétisme jouent peut-être un rôle dans le sens cartographique des oiseaux. On sait depuis peu que les pigeons sont capables de percevoir non seulement des sons de très basse fréquence, mais également la lumière ultraviolette et polarisée, des variations de pression très faibles et peut-être même des changements de gravitation (éventualité gênante, d'ailleurs, car la plupart des anomalies magnétiques sont également des anomalies de la gravitation) : tout cela doit nous rappeler qu'il existe peut-être dans le monde sensoriel des animaux (et dans leur sens cartographique) beaucoup plus de choses que ce que nous sommes en mesure d'imaginer. J'ai cependant pour ma part la conviction que nous avons maintenant en notre possession probablement presque toutes les pièces du puzzle (et même quelques pièces de trop, qui n'ont sans doute rien à voir avec la question). Il ne nous reste plus qu'à assembler correctement tous ces morceaux. En attendant, la nature du sens cartographique demeure sans doute actuellement l'un des mystères les plus étranges du comportement animal. ■

Pour en savoir plus :

- K. Schmidt-Koenig et W.T. Keeton (eds.), *Animal migration, navigation, and homing*, Springer Verlag, Berlin, 1978.
- F. Papi et H.G. Wallraff, *Avian navigation*, Springer Verlag, Berlin, 1982.
- J.L. Gould, « The map sense of pigeons », *Nature*, 296, 205, 1982.