

SYNTHESE

L'orientation des pigeons est basée en partie sur une carte olfactive¹

par

Agnès FOIDART et Jacques BALTHAZART²

Mots clés : Orientation - Carte olfactive - Olfaction des oiseaux - Pigeon - Migration

SUMMARY : Pigeon orientation relies partly on an olfactory map.

Homing pigeons are able to return to their loft when released at distances as long as several hundred or even thousand kilometers. To reach this goal, they must have available a « compas » giving directional orientation but also a « map » that provides information concerning the actual location of the release site with regard to the loft. For many years, it has been known that pigeons have a magnetic and a solar compas that provides them with accurate directions but the nature of the map was unknown until recently.

In 1971, Floriano PAPI from the University of Pisa suggested that pigeons use an olfactory map to navigate. Since then, many experiments have been performed on this topic and most of them support the theory. In particular, predictable changes in orientation can be observed when pigeons are made anosmic, when the wind direction (and the associated odors) are deflected in their home loft, when they breathe just before being released an air that has been filtered from its odors or does not correspond to the release site, or when the environmental odors are masked by placing on the beak of the pigeon a drop of a substance that has a very strong smell. In addition, it is possible to condition pigeons to associate a wind direction with an artificial odor and their orientation at a release site will then be different depending on whether or not the artificial odor is present.

Taken together, these data strongly suggest that pigeons use an olfactory map to navigate but many questions are still open at present regarding namely the nature of the natural odors that are used by the birds to return to their loft.

¹ Manuscrit reçu le 27 septembre 1993 ; accepté le 27 octobre 1993.

² Laboratoire de Biochimie Générale et Comparée, Université de Liège, 17 place Delcour, B-4020 LIEGE, Belgique.

Correspondance pour cet article : Agnès FOIDART, même adresse.
Tél. : 32-41-43.44.41 — Fax : 32-41-44.14.05.

1. Introduction

Les mécanismes qui permettent aux oiseaux migrateurs de s'orienter sont difficiles à étudier. La migration ne se produit en effet que de façon saisonnière et les études sont donc forcément limitées à cette courte période. De plus, les taux de recapture des oiseaux marqués sont souvent très bas, ce qui rend fort aléatoire la réalisation d'expériences systématiques. Pour des raisons pratiques, la plupart des chercheurs ont donc choisi d'utiliser le pigeon voyageur (*Columba livia*) comme modèle expérimental pour étudier les mécanismes d'orientation chez les oiseaux.

Le pigeon est, en effet, caractérisé par la faculté extraordinaire de pouvoir revenir à son pigeonnier lorsqu'il est lâché à des distances relativement grandes, pouvant atteindre quelques milliers de kilomètres. Pour réaliser cette performance, l'oiseau doit obligatoirement avoir eu l'occasion de voler aux alentours de son pigeonnier. Il n'est cependant pas nécessaire qu'il ait eu connaissance de la région du lâcher et du parcours à effectuer. Ceci implique donc que le pigeon possède un système d'orientation extrêmement précis.

On pense généralement que le pigeon utilise un système de navigation en deux étapes pour s'orienter lorsqu'il est relâché en un site inconnu (KRAMER, 1952). La première étape implique l'utilisation d'une « carte » qui permettrait à l'oiseau de déterminer sa position par rapport au pigeonnier. Dans une seconde étape, celui-ci utiliserait alors une « boussole » qui lui permettrait de choisir une direction de vol appropriée.

De nombreuses expériences prouvent que l'oiseau possède une boussole solaire (KRAMER, 1953). Le pigeon utilise le soleil comme un simple compas, en combinant l'heure et la position du soleil dans le ciel. L'oiseau observe la position du soleil et combine cette information avec l'heure fournie par son horloge interne.

Les pigeons restent cependant capables de s'orienter si le soleil est caché par un épais plafond nuageux. Ils doivent donc disposer d'autres modes d'orientation. Les travaux de KEETON et d'autres chercheurs américains et allemands montrent que le pigeon utilise également une boussole magnétique pour s'orienter (KEETON, 1971, WALCOTT et GREEN, 1974 ; WILTSCHKO, 1980 ; WILTSCHKO *et al.*, 1981). Le champ magnétique terrestre fournirait donc une information directionnelle au pigeon lorsque le soleil n'est pas disponible (voir SCHUMACHER, 1986, pour une revue en français).

Comme déjà évoqué ci-dessus, ces deux boussoles ne sont pas suffisantes pour expliquer les performances du pigeon. Elles indiquent la direction des points cardinaux, mais ne fournissent au pigeon aucune information sur sa position par rapport à son pigeonnier. Lâché en un lieu inconnu, l'oiseau ne sait pas où il est, ni la direction qu'il doit suivre pour rejoindre son lieu de départ. Le pigeon doit donc d'abord déterminer sa position par rapport au pigeonnier avant de pouvoir utiliser sa boussole. Cette information supplémentaire est communément appelée « la carte ». Le problème est similaire pour un sujet humain : il est impossible de se rendre à un endroit précis, si on dispose uniquement d'une boussole et si on ne sait pas où on est par rapport au lieu à atteindre.

Divers types de signaux présents dans l'environnement peuvent en théorie fournir à l'oiseau des informations concernant l'endroit où il se trouve (voir ABLE, 1980 pour une revue plus complète). De nombreuses « cartes » potentielles ont été proposées: elles seraient basées soit sur la perception du champ magnétique (GOULD, 1980), soit sur la détection des infra-sons présents dans l'environnement (KREITHEN et QUINE, 1979 ; QUINE et KREITHEN, 1981), soit sur l'analyse des odeurs transportées par les vents (PAPI, 1976). Au cours de la dernière décennie, c'est sans aucun doute l'hypothèse de la carte olfactive qui a retenu la plus grande attention des chercheurs.

C'est en 1971 que Floriano PAPI et ses collaborateurs de l'Université de Pise en Italie ont, pour la première fois, proposé une théorie selon laquelle la navigation des pigeons serait basée sur l'olfaction (PAPI *et al.*, 1971). Selon ce modèle déjà formalisé dans un article publié l'année suivante (PAPI *et al.*, 1972), les jeunes oiseaux apprendraient au pigeonnier à associer des odeurs particulières et la direction du vent qui les apporte. Ainsi, une odeur X pourrait être systématiquement associée au vent du nord alors que l'odeur Y serait toujours présente en présence de vent de l'ouest. Le pigeon déplacé dans un endroit inconnu serait capable de déterminer la direction de son pigeonnier en fonction de l'odeur prédominante perçue au lieu de lâcher (voir **fig. 1**). La détection d'une forte concentration de l'odeur X indiquerait à l'oiseau qu'il se trouve au nord du pigeonnier et il volerait vers le sud en utilisant un de ses systèmes de boussole (solaire, magnétique, ...).

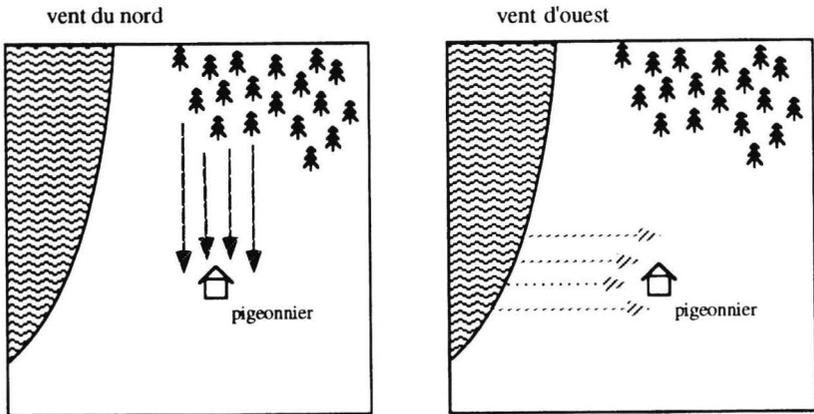


Fig. 1. Représentation schématique de la théorie impliquant une carte olfactive dans l'orientation du pigeon.

Au pigeonnier, l'odeur d'une forêt de sapin serait perçue quand le vent vient du nord et l'odeur de la mer (en hachuré) s'il vient de l'ouest. La perception d'une odeur de sapin signalerait au pigeon, lorsqu'il est libéré en un endroit inconnu, qu'il se trouve au nord de son pigeonnier. L'oiseau devrait donc voler vers le sud, ce qu'il ferait à l'aide d'une de ses boussoles.

Redessiné d'après PAPI (1975) et ALCOCK (1993).

Pendant les vingt dernières années, cette théorie olfactive de l'orientation a été testée au cours de nombreuses expériences. Bien que quelques résultats négatifs aient été obtenus (voir notamment WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1987 ; WALDVOGEL *et al.*, 1991), l'essentiel des expériences réalisées est en faveur de

la théorie olfactive (voir PAPI, 1982, 1989, 1990, pour des synthèses plus détaillées de ces résultats publiées en anglais). Quelques informations ont même pu être obtenues suggérant que l'olfaction joue également un rôle dans l'orientation d'une autre espèce d'oiseau, le martinet (*Apus apus*; FIASCHI *et al.*, 1974). La revue qui suit est consacrée à une description succincte des données suggérant que le pigeon utilise une carte olfactive pour s'orienter. Celles-ci qui peuvent être regroupées en quatre catégories en fonction de l'approche expérimentale utilisée.

2. Pigeons anosmiques

En supprimant l'odorat des pigeons, soit par section des nerfs olfactifs soit par utilisation d'un anesthésique local, des chercheurs italiens (PAPI *et al.*, 1971, 1972, 1980; BENVENUTI, 1979; BENVENUTI et BROWN, 1989; BENVENUTI *et al.*, 1992; HARTWICK *et al.*, 1977) et allemands (WALLRAFF, 1980, 1981) ont démontré que les informations olfactives sont apparemment nécessaires à la navigation de l'oiseau lorsqu'il est lâché loin de son pigeonnier (voir **fig. 2**).

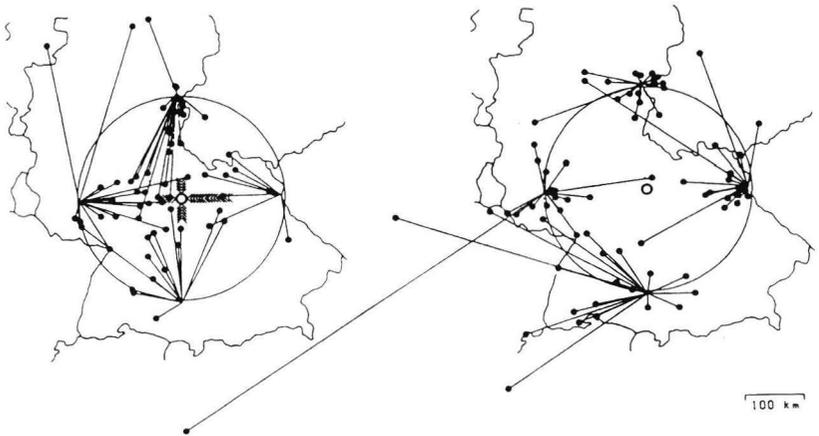


Fig. 2. Effet de la section des nerfs olfactifs sur les facultés d'orientation du pigeon. Sur les deux cartes de l'Allemagne présentées, on a reporté par des points les lieux de recapture de pigeons dont les nerfs olfactifs avaient été sectionnés (partie droite) ou laissés intacts (partie gauche). Le pigeonnier est chaque fois placé au centre du cercle et les sites de lâcher sont situés aux 4 points cardinaux, à une distance de 180 km. On peut voir que les pigeons anosmiques (à droite) sont désorientés et partent dans des directions aléatoires alors que les contrôles (à gauche) sont bien orientés vers le pigeonnier.

Redessiné d'après WALLRAFF (1980) et PAPI (1989).

La désorientation observée après section des nerfs olfactifs pourrait cependant ne pas être directement liée à la perte des informations olfactives. Cette section provoque, en effet, une dégénérescence rétrograde du bulbe olfactif et cette structure joue un rôle important dans divers processus comportementaux. Un effet non spécifique dû, par exemple, à une modification de

la motivation de l'animal à rentrer au pigeonnier pourrait dès lors expliquer le manque d'orientation des pigeons expérimentaux (PAPI *et al.*, 1971, 1972). Cet argument peut cependant être réfuté grâce aux expériences réalisées par PAPI et ses collaborateurs (PAPI *et al.*, 1972, 1980). Au cours de celles-ci, ces chercheurs ont sectionné un des deux nerfs olfactifs chez tous les pigeons d'un groupe. Au site de lâcher, les oiseaux contrôles ont été libérés avec la narine ipsilatérale bouchée tandis que les oiseaux expérimentaux étaient libérés après occlusion de la narine contralatérale. En théorie, les pigeons expérimentaux étaient donc complètement anosmiques alors que chez les contrôles, un côté de l'appareil olfactif était fonctionnel. En accord avec la théorie, les pigeons expérimentaux étaient incapables de s'orienter et de déterminer la direction de leur pigeonnier alors que les contrôles n'étaient pas affectés par des manipulations identiques concernant un seul coté du système olfactif.

Ces expériences suggèrent donc fortement que la perception des odeurs est critique pour la navigation du pigeon.

3. Modification de l'association vent-odeur au pigeonnier

Une confirmation indépendante de cette théorie a été obtenue par des expériences au cours desquelles la direction des vents perçus par les oiseaux au pigeonnier a été expérimentalement modifiée. Ceci devait en principe affecter leur carte olfactive: selon la théorie olfactive de PAPI, en conditions expérimentales, l'association apprise par les pigeons entre les odeurs et la direction du vent qui les véhicule devrait être faussée. Lorsqu'ils seront relâchés en un lieu inconnu, les oiseaux devraient donc être incapables de s'orienter correctement et ils devraient être déviés d'un angle correspondant à la déflexion du vent dans les pigeonniers expérimentaux.

Une expérience de ce type est illustrée dans la **figure 3**. BALDACCINI et ses collaborateurs (1975) ont élevé des sujets dans des cages munies de déflecteurs (partie supérieure de la figure 3) constitués par des panneaux vitrés fixés aux 4 coins du pigeonnier. Ces déflecteurs ont modifié la direction des vents perçue par les pigeons (ligne pointillée).

Selon le type de cage utilisée, les vents porteurs des odeurs présentes dans le milieu ambiant ont été déviés dans le sens de rotation des aiguilles d'une montre (schéma de droite) ou dans le sens inverse (schéma de gauche). Le pigeonnier représenté au centre était normal et abritait des oiseaux servant de contrôles. Les 3 diagrammes présentés dans la partie inférieure de la figure présentent la direction choisie par les oiseaux élevés dans ces 3 pigeonniers lors d'un lâcher en un point inconnu. Chaque point correspond à la direction, observée sur l'horizon, qu'a pris un des pigeons. Le centre du cercle représente le site de lâcher et la flèche indique la direction moyenne choisie par les oiseaux. La direction du pigeonnier est indiquée en pointillé.

Lorsqu'ils sont lâchés dans un site inconnu, les oiseaux élevés dans ces 3 types de pigeonniers vont prendre l'orientation prédite par la théorie de PAPI. Quand, dans le pigeonnier, le vent est détourné dans le sens de rotation des

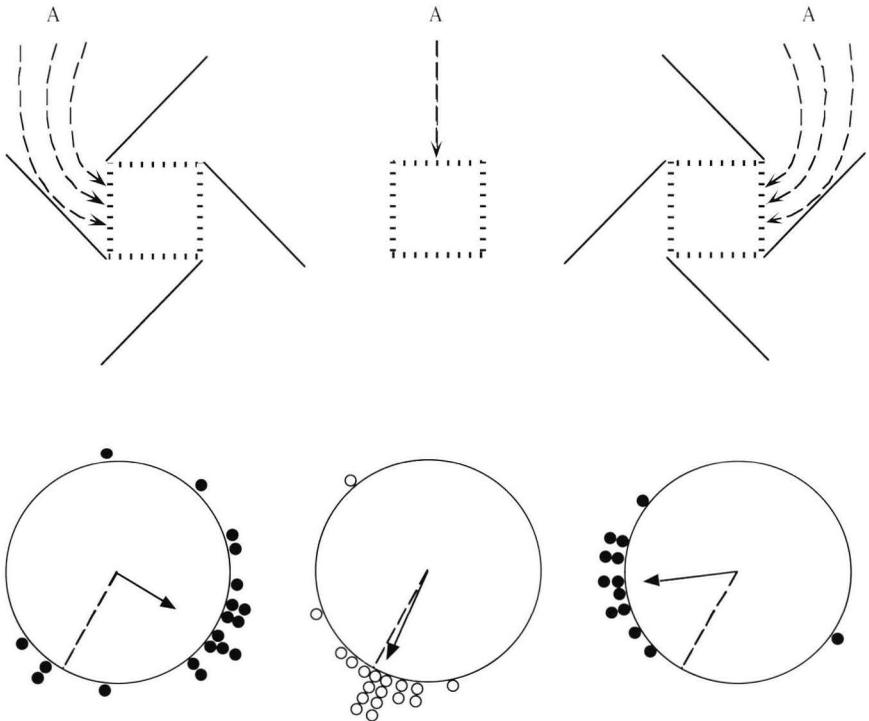


Fig. 3. Schéma illustrant la disposition des cages à déflecteurs et orientation des oiseaux ayant été élevés dans ce type de cage.

Les 3 dessins du haut représentent les cages utilisées et le trajet du vent éventuellement dévié. Les 3 dessins du bas représentent l'orientation des oiseaux lors d'un lâcher. Dans les cercles de la partie inférieure, chaque point représente la direction de disparition sur l'horizon d'un pigeon quelques minutes après sa libération. La direction moyenne prise par l'ensemble des pigeons est représentée par une flèche. La ligne pointillée indique la direction du pigeonnier.

Redessiné d'après BALDACCINI *et al.* (1975)

aiguilles d'une montre, les pigeons sont déviés dans le même sens. Quand le vent est détourné dans le sens inverse, la déviation des pigeons suit cette même déviation. Les oiseaux contrôles sont en moyenne bien orientés. Ce type d'expérience a été reproduit de façon indépendante par d'autres chercheurs (WALDVOGEL *et al.*, 1978). Des expériences ultérieures du groupe de PAPI ont aussi démontré que la déflexion d'orientation acquise suite à l'élevage dans des cages à déflecteurs peut être renversée par un séjour dans une cage où les déflecteurs sont également inversés (passage du sens horlogique au sens anti-horlogique). De plus, l'erreur d'orientation initiale des pigeons élevés dans des cages à déflecteurs ne se corrige pas même après une série de lâchers (BALDACCINI *et al.*, 1978).

Dans une autre expérience du même type, IOALÉ (1978) analyse l'orientation de pigeons soumis à des vents artificiels dans leur cage de résidence. Les oiseaux sont élevés dans un pigeonnier constitué de 3 couloirs (**fig. 4**) dont les 2 grands côtés sont fermés tandis que les 2 petits côtés sont munis de

ventilateurs. Ceux-ci permettent de produire un vent artificiel qui soit soufflé dans la même direction que le vent naturel, par exemple du nord, comme illustré dans la partie gauche de la figure, soit dans la direction opposée à celle du vent naturel, par exemple du sud comme illustré dans la partie droite de la figure. Le couloir illustré au centre de la figure ne comporte pas de ventilateur et laisse passer le vent naturel.

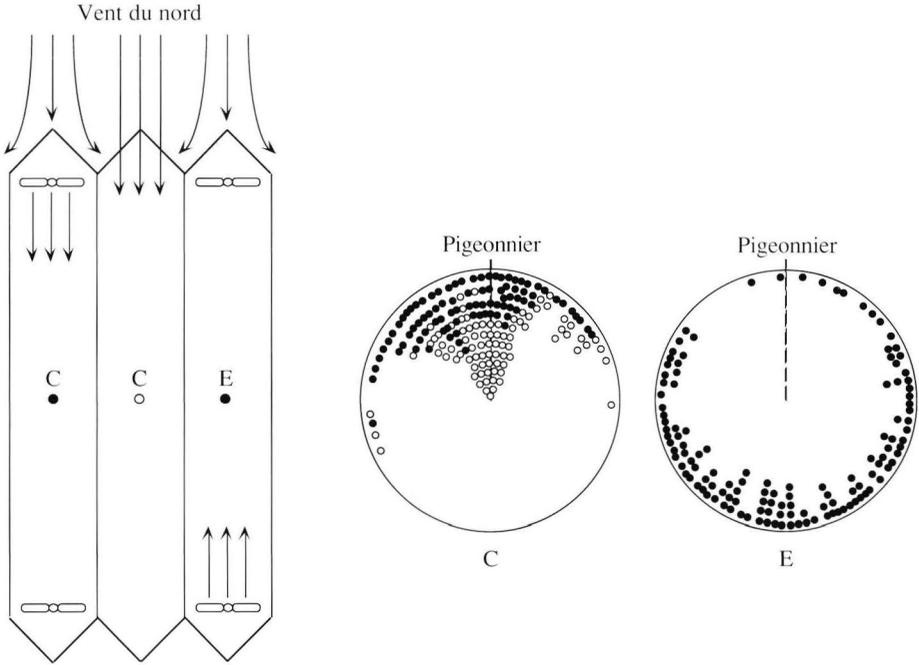


Fig. 4. Schéma illustrant les cages à ventilation forcée et orientation des pigeons élevés dans ce type de dispositif.

Le dessin de gauche schématise la cage d'élevage avec les ventilateurs permettant de produire un vent artificiel (dans la même direction que le vent naturel pour la partie gauche, dans la direction opposée pour la partie droite). Les deux cercles indiquent la direction de disparition sur l'horizon des pigeons quelques minutes après leur libération (oiseaux contrôles au milieu et oiseaux expérimentaux à droite). La ligne pointillée indique la direction du pigeonnier.

Redessiné d'après IOALÉ *et al.* (1978), IOALÉ (1980) et GRIER et BURK (1992).

Lorsqu'ils sont relâchés dans un endroit inconnu, mais situé dans l'axe des couloirs, pratiquement tous les oiseaux élevés dans les deux couloirs de gauche (oiseaux C) s'orientent correctement vers le pigeonnier. Sur le diagramme central (oiseaux C), les points blancs représentent les pigeons contrôles soumis au vent naturel et les points noirs les oiseaux soumis au vent artificiel de même direction. L'orientation moyenne de ces oiseaux est correcte par rapport au pigeonnier. Par contre, nous voyons sur le diagramme de droite (E) que les pigeons expérimentaux, soumis à un vent artificiel de direction opposée à celle du vent naturel, prennent une direction opposée à celle du pigeonnier.

Ces résultats suggèrent aussi très fortement que des informations véhiculées par les vents, probablement de nature olfactive, sont nécessaires à l'orientation du pigeon ; elle participeraient à la construction de sa carte olfactive. Cette idée est confirmée par d'autres manipulations de l'expérience acquise au pigeonnier (port de masques empêchant la respiration par le nez et/ou élevage dans des cages imperméables au vent ; BALDACCINI *et al.*, 1974).

4. Modifications des odeurs au site de lâcher ou pendant le transport

Plusieurs études ont aussi démontré que les odeurs perçues par les pigeons pendant leur transport et/ou au site de lâcher influencent la direction de départ des oiseaux. En accord avec cette idée, l'orientation d'un pigeon rendu anosmique pendant son trajet du pigeonnier au site de lâcher est nettement perturbée. De plus, l'orientation initiale d'un pigeon lors d'un lâcher à un site inconnu est affectée de façon significative par le trajet qui a été parcouru pour l'y conduire (PAPI *et al.*, 1978 ; WALLRAFF et SINSCH, 1988). Ce type d'effet a été reproduit de nombreuses fois.

La version la plus convaincante de ce type d'expérience a été réalisée par BENVENUTI et WALLRAFF (1985) et est illustrée dans la **figure 5**.

La partie supérieure de la figure décrit le schéma expérimental utilisé. Il consiste à exposer les oiseaux à des odeurs autres que celles présentes au site de lâcher. Durant tous les trajets, les pigeons sont enfermés dans des boîtes étanches et peuvent uniquement respirer de l'air filtré sur charbon de bois et donc en théorie dépourvu de toute odeur. L'expérience se déroule comme suit : les oiseaux contrôles (C) sont conduits directement au site de lâcher où ils peuvent respirer l'air ambiant et donc percevoir les odeurs atmosphériques pendant 3 heures. Les oiseaux du groupe E1 sont transportés à un premier endroit (*site intermédiaire*) situé à l'opposé du site de lâcher où ils peuvent respirer les odeurs atmosphériques pendant 3 heures. Les oiseaux du groupe E2 sont conduits à ce même endroit, mais ils y restent enfermés dans leur boîte et ne peuvent donc pas y respirer l'air ambiant. Les oiseaux des groupes E1 et E2 sont ensuite transportés au site de lâcher, où ils sont libérés sans avoir pu respirer les odeurs présentes à cet endroit. Les muqueuses nasales de tous ces oiseaux sont anesthésiées avant le lâcher.

La partie inférieure de la figure présente la comparaison des directions de départ des trois groupes d'oiseaux traités de cette façon. Les vecteurs représentent la direction moyenne choisie par chaque groupe d'oiseaux. Les pigeons contrôles sont significativement orientés dans la direction du pigeonnier. Par contre, les pigeons du groupe E1 prennent une orientation moyenne à peu près opposée. Ils réagissent donc comme s'ils avaient été lâchés au site intermédiaire. Les pigeons E2 sont orientés aléatoirement puisqu'ils n'ont eu, en principe, accès à aucune information olfactive.

Ce type d'expérience montre que le pigeon est continuellement attentif aux odeurs ambiantes et qu'il s'en sert pour calculer sa position par rapport à son pigeonnier.

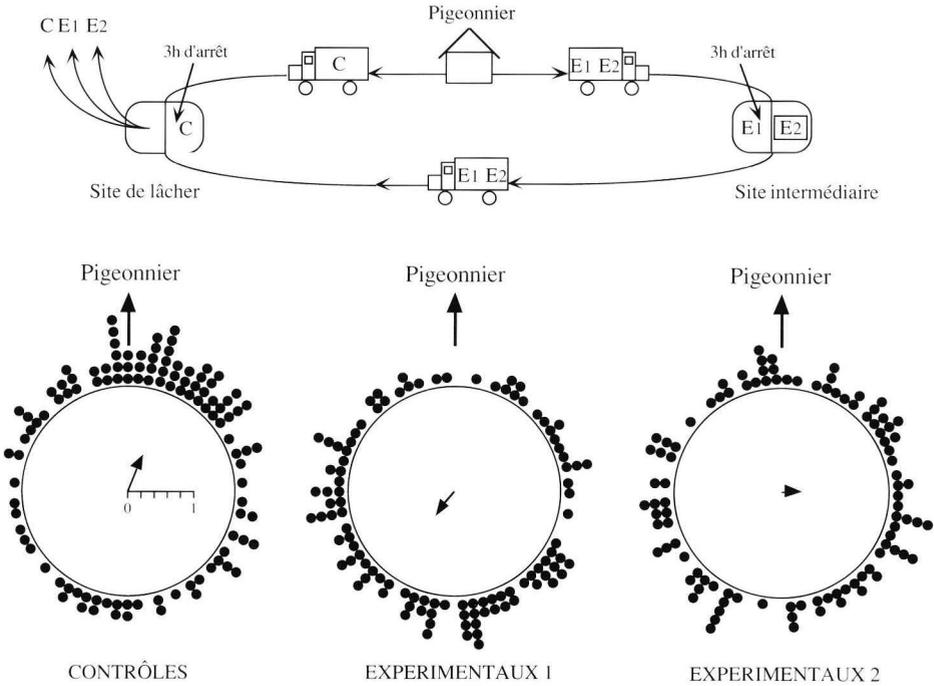


Fig. 5. Schéma illustrant l'expérience visant à fournir à des pigeons des informations olfactives fausses concernant le site de lâcher et orientation des pigeons soumis à ce type de manipulation.

La partie supérieure de la figure schématise le protocole expérimental (voir texte pour plus de détail). La partie de droite illustre les directions de disparition sur l'horizon des pigeons quelques minutes après leur libération (chaque point représente un oiseau). La direction moyenne prise par l'ensemble des pigeons est représentée par une flèche. La ligne pointillée indique la direction du pigeonnier.

Redessiné d'après PAPI (1989).

Le rôle des odeurs au site de lâcher vient par ailleurs d'être récemment confirmé par une expérience ingénieuse (WALLRAFF *et al.*, 1992). Au cours de celle-ci, des pigeons ont été transportés dans deux boîtes fermées qui étaient approvisionnées en air à travers des filtres de charbon de bois qui empêchaient donc la perception des odeurs ambiantes. Le site de lâcher était situé au bord d'un champ de maïs (*Zea mays*) qui, au moment où l'expérience a été réalisée, était couvert de plantes à maturité mesurant deux à trois mètres de haut. Les boîtes ont été déposées au bord de ce champ et les filtres de charbon de bois ont alors été remplacés par un tube flexible en aluminium de 5 cm de diamètre et d'une longueur de 20-30 mètres. Pour une des boîtes (groupe expérimental), l'extrémité du tube a été déposée sur le sol au milieu du champ de maïs. Le tube de l'autre boîte (groupe contrôle) a été replié vers le haut et son extrémité a été placée à 2-4 mètres au-dessus du niveau du sol. Le flux d'air dans les deux boîtes a été maintenu à des valeurs semblables de l'ordre de 150-300 ml/min. Les pigeons ont été gardés dans cette situation pendant une à deux heures puis ils ont été lâchés après que leur muqueuse nasale ait été anesthésiée par de la Xylocaine de manière à les empêcher de percevoir les odeurs présentes dans

l'environnement. L'orientation initiale de ces deux groupes d'oiseaux s'est révélée être significativement différente. Les pigeons du groupe contrôle étaient significativement orientés en direction de leur pigeonnier (bien que cette tendance soit de faible amplitude suite aux limitations importantes imposées dans la perception de l'information de l'environnement) alors que les pigeons expérimentaux étaient complètement désorientés.

Cette expérience démontre donc que l'orientation des pigeons est significativement affectée si on les empêche de respirer de l'air circulant librement dans l'atmosphère et qu'on les force à respirer un air situé au niveau du sol parmi une végétation dense qui selon toute probabilité représente uniquement l'environnement immédiat. Cette observation est en accord direct avec la théorie de la carte olfactive même si il reste possible que la cause réelle de la modification comportementale ne soit pas celle considérée par les chercheurs (la perte des informations olfactives distantes) mais plutôt un autre facteur associé et non identifié jusqu'à présent.

5. Perception d'odeurs artificielles

Enfin, un dernier type d'expérience consiste à manipuler de façon directe les informations olfactives perçues par le pigeon en exposant l'oiseau à des odeurs artificielles. Ce type de manipulation modifie, comme attendu en fonction de la théorie, l'orientation et donc probablement la carte de l'oiseau.

IOALÉ et collaborateurs (1990) ont ainsi montré que les oiseaux peuvent inclure dans leur carte des odeurs qui n'ont pas une origine naturelle, à condition qu'elles aient été perçues au pigeonnier et aient été associées à la direction d'un vent. La présence artificielle de cette fausse odeur au site de lâcher provoque alors une orientation erronée du pigeon. Une expérience de ce type est illustrée dans la **figure 6**.

Dans un pigeonnier standard, 2 groupes d'oiseaux perçoivent les odeurs naturellement amenées par les vents. Les oiseaux expérimentaux sont, en plus, soumis de façon régulière à un vent de NNO qui porte une forte odeur de benzaldéhyde (figure 6, partie supérieure). Les oiseaux contrôles sont élevés dans un pigeonnier semblable mais ne sont pas exposés au benzaldéhyde. Ces deux groupes d'oiseaux sont ensuite lâchés dans un lieu inconnu soit en présence, soit en l'absence de l'odeur artificielle (un goutte de benzaldéhyde est éventuellement placée sur leur bec juste avant le lâcher).

Les 2 diagrammes du milieu (A,B) représentent la direction choisie par les oiseaux lorsqu'ils sont lâchés dans des conditions normales c'est à dire en l'absence de benzaldéhyde. Les oiseaux contrôles, représentés en noir (A) et les expérimentaux, représentés en blanc (B), s'orientent tous de façon correcte vers le pigeonnier. En bas de la figure est représentée la direction choisie par les oiseaux quand ils sont exposés à l'odeur du benzaldéhyde au site de lâcher. L'orientation des contrôles (C) n'est pas affectée. Par contre, les oiseaux expérimentaux (D) prennent la direction du sud. Comme prévu par la théorie de PAPI, l'odeur de benzaldéhyde indique à ces oiseaux qu'ils ont été lâchés au nord-ouest de leur pigeonnier. Ces pigeons s'orientent donc comme s'ils avaient inclus l'odeur de benzaldéhyde dans leur carte. Ces résultats confirment ceux

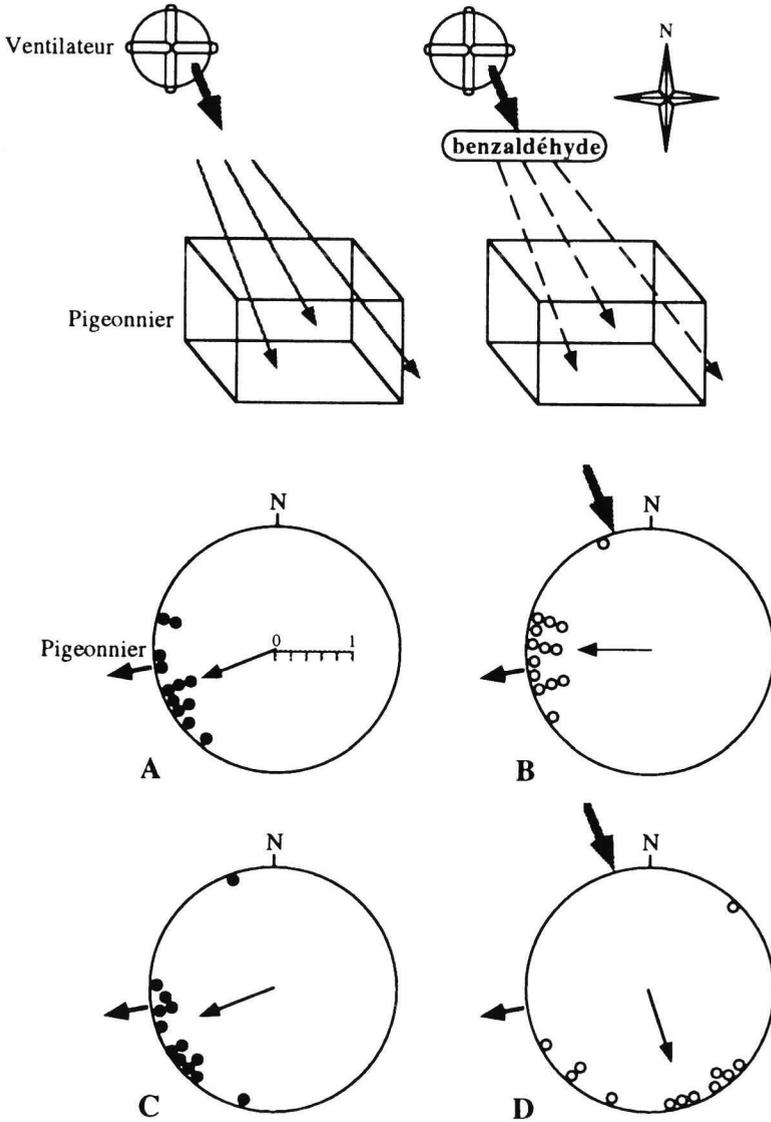


Fig. 6. Dispositif permettant d'associer au pigeonnier une odeur artificielle à un vent de direction particulière et effet de ce type d'expérience sur l'orientation des oiseaux lors d'un lâcher à un site inconnu.

Les conditions d'élevage des deux groupes d'oiseaux sont schématisées dans la partie supérieure de la figure. Les quatre cercles indiquent les directions de disparition sur l'horizon des pigeons quelques minutes après leur libération (chaque point représente un oiseau). La direction moyenne prise par l'ensemble des oiseaux est représentée par une flèche. La flèche située à l'extérieur du cercle indique la direction du pigeonnier. Les cercles A et B représentent les directions prises par les oiseaux en l'absence de benzaldéhyde. Les cercles C et D correspondent aux directions prises après qu'une goutte de benzaldéhyde ait été placée sur le bec des oiseaux (A,C : oiseaux contrôles; B,D : oiseaux ayant associé le benzaldéhyde à un vent de direction NNO).

Redessiné d'après PAPI (1989).

d'expériences antérieures qui avaient montré que, d'une part, l'application d'une odeur forte sur le bec des oiseaux au moment du lâcher induit une désorientation complète (BENVENUTI *et al.*, 1997) et d'autre part, que l'association pendant l'élevage au pigeonnier d'une odeur artificielle avec une direction de vent induit une orientation erronée basée probablement sur une carte olfactive faussée (PAPI *et al.*, 1974).

6. Conclusions

Comme le montre la brève revue présentée ci-dessus, il existe donc une masse imposante de données qui suggèrent fortement que les oiseaux utilisent au moins en partie une carte olfactive pour s'orienter. On observe toujours une modification de l'orientation initiale des pigeons lors d'un lâcher en un endroit inconnu si :

- on rend les oiseaux anosmiques soit par section des nerfs olfactifs soit par anesthésie,
- on modifie la direction des vents perçus au pigeonnier,
- on affecte les odeurs disponibles pendant le trajet jusqu'au site de lâcher ou au site de lâcher lui-même et enfin,
- on expose le pigeon à de fortes odeurs artificielles au site de lâcher ou on associe des odeurs artificielles à un vent de direction précise dans le pigeonnier.

Il faut bien noter que toutes ces manipulations modifient la direction initiale prise par le pigeon lorsqu'il disparaît sur l'horizon et retardent éventuellement son retour mais, dans un grand nombre de cas, l'oiseau parvient malgré tout à rejoindre son pigeonnier. Il possède donc des mécanismes de rattrapage qui lui permettent de résoudre le problème posé. Les mécanismes qui sous-tendent l'orientation des pigeons sont largement redondants.

Toutes les expériences décrites ci-avant suggèrent que le pigeon utilise des informations olfactives pour sa navigation. Certaines d'entre elles ont cependant reçu une explication alternative. Par exemple, la modification d'orientation des oiseaux élevés dans des cages munies de déflecteurs à vent (partie 3) pourrait résulter d'une interférence avec la boussole solaire plutôt que d'un effet olfactif. Il a en effet été suggéré que le soleil se reflète dans ces déflecteurs et que sa position apparente en est donc modifiée (ou en tous cas sa perception en lumière polarisée ; voir WALDVOGEL et PHILLIPS, 1991). Les oiseaux élevés dans ces conditions apprendraient une relation fautive entre heure du jour et position du soleil. Ceci expliquerait l'erreur d'orientation observée. Ce cas représente cependant une exception et la plupart des expériences décrites ici n'ont, à ce jour, pas reçu d'interprétation alternative. Elles supportent donc fortement la théorie olfactive.

Celle-ci a été combattue par divers chercheurs qui ont plusieurs fois apporté des arguments expérimentaux suggérant que les effets observés par PAPI, WALLRAFF et collaborateurs n'étaient pas reproductibles (voir notamment SCHMIDT-KOENIG, 1987). Pour tenter de résoudre ces discordances, des expériences en commun ont été réalisées par les chercheurs italiens et allemands

partisans de la théorie olfactive (essentiellement F. PAPI, N.E. BALDACCINI, S. BENVENUTI, P. IOALÉ et H.G. WALLRAFF) et un de ses opposants principaux travaillant aux Etats-Unis (W.T. KEETON). Aucune solution claire n'est vraiment sortie de cette entreprise mais il semblerait que l'importance accordée par les pigeons aux informations de nature olfactive varie sensiblement d'un pays à l'autre (PAPI *et al.*, 1978b ; BENVENUTI et IOALÉ, 1988 ; BENVENUTI *et al.*, 1990).

Considérées dans leur ensemble, toutes les données décrites ici ainsi que les nombreuses autres expériences qui ont été publiées, constituent une masse quasiment incontournable de résultats qui supportent la théorie olfactive de l'orientation émise par Floriano PAPI il y a maintenant plus de vingt ans. La controverse reste cependant ouverte. De façon ironique, nous possédons à l'heure actuelle de nombreux arguments théoriques basés sur la physique qui suggèrent que le champ magnétique terrestre pourrait fournir des informations détaillées permettant à l'oiseau d'établir une carte magnétique. Cependant les données biologiques sont très contradictoires et ne permettent pas de mettre en évidence un rôle du champ magnétique dans l'orientation du pigeon. La situation inverse se retrouve si l'on considère l'olfaction : les arguments expérimentaux basés sur l'observation des pigeons semblent démontrer que l'olfaction est très importante pour l'orientation des oiseaux jusqu'à des distances de plusieurs centaines de kilomètres mais il est très difficile au niveau théorique de concevoir quel est le type d'information qui est perçue et comment elle peut être détectée à de si grandes distances (WALLRAFF et FOÀ, 1982). Une analyse théorique de ce problème a été publiée en 1989 : elle suggère qu'une orientation basée sur l'olfaction devrait être possible dans un système perturbé par les vents et ne fournissant que des informations relativement grossières (WALLRAFF, 1989, 1989b). De nombreuses questions restent cependant posées.

RÉSUMÉ

Les pigeons voyageurs sont capables de retrouver leur pigeonnier lorsqu'on les libère dans un lieu inconnu situé à des distances pouvant atteindre des centaines voire des milliers de kilomètres. Pour réaliser cette performance, ils doivent disposer d'une « boussole » qui leur indique la direction des quatre points cardinaux mais aussi d'une « carte » qui leur permet de savoir où est situé le lieu de lâcher par rapport au pigeonnier. On sait depuis plusieurs années que ces oiseaux disposent d'une boussole magnétique et d'une boussole solaire qui leur fournissent des indications directionnelles précises. L'origine de la carte est restée inconnue jusqu'il y a peu.

En 1971, Floriano PAPI de l'Université de Pise a proposé que les pigeons utilisent une carte olfactive pour naviguer. De nombreuses expériences ont depuis été réalisées qui, en majeure partie, soutiennent la théorie. En particulier on a pu démontrer que des pigeons sont désorientés si on les rend anosmiques, si on modifie pendant leur élevage au pigeonnier la direction des vents (et des odeurs) qu'ils perçoivent, si on leur fait respirer avant le lâcher un air filtré de toutes ses odeurs ou provenant d'un endroit qui ne correspond pas au site de libération, ou si on masque les odeurs ambiantes en plaçant sur leur bec une substance très odorante. On peut aussi apprendre à des pigeons à associer une odeur artificielle à un vent de direction donnée et lors du lâcher, ils s'orienteront alors de façon différente selon que cette odeur artificielle est ou non présente sur leur bec.

Toutes ces données suggèrent que les pigeons utilisent une carte olfactive pour retrouver leur pigeonnier mais de nombreuses questions restent posées concernant notamment la nature des stimuli qui sont spontanément utilisés par les oiseaux pour s'orienter.

REMERCIEMENTS

Le travail expérimental des auteurs est supporté financièrement par des crédits du FRFC belge (contrat n° 2.9003.91), de l'Université de Liège (Fonds spéciaux pour la recherche), du National Institute of Mental Health, Bethesda, Maryland (MH 50388) et par une Action Concertée.

RÉFÉRENCES

- ABLE, K.P. (1980). — Mechanisms of orientation, navigation, and homing. Dans *Animal migration, orientation, and navigation*. (S. Gautheraux, ed.), New York, Academic Press.
- ALCOCK, J. (1993). — *Animal Behavior, An Evolutionary Approach* 5th edition, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- BALDACCINI, N.E., BENVENUTI, S., FIASCHI, V., IOALÉ, P. et PAPI, F. (1974). — Pigeon homing : effects of manipulation of sensory experience at home site. *J. Comp. Physiol.*, **94** : 85-96.
- BALDACCINI, N.E., BENVENUTI, S., FIASCHI, V. et PAPI, F. (1975). — Pigeon navigation : effects of wind deflection at the home cage on homing behavior. *J. Comp. Physiol.*, **99** : 177-186.
- BALDACCINI, N.E., BENVENUTI, S., FIASCHI, V., IOALÉ, P. et PAPI, F. (1978). — Investigation of pigeon homing by means of « deflector cages ». Dans *Animal migration, navigation and homing*, pp 78-91 (K. Schmidt-Koenig et W.T. Keeton, eds), Springer Verlag, Berlin.
- BENVENUTI, S. (1979). — Impaired homing ability in anosmatic pigeons. *Z. Tierpsychol.*, **51** : 406-414.
- BENVENUTI, S. et BROWN, I.A. (1989). — The influence of olfactory deprivation on homing of experienced and inexperienced American pigeons. *Behaviour*, **111** : 113-128.
- BENVENUTI, S. et IOALÉ, P. (1988). — Initial orientation of homing pigeons : different sensitivity to altered magnetic field of different countries. *Experientia*, **44** : 358-359.
- BENVENUTI, S. et WALLRAFF, H.G. (1985). — Pigeon navigation : site simulation by means of atmospheric odours. *J. Comp. Physiol.*, **156** : 737-746.
- BENVENUTI, S., FIASCHI, V. et FOÀ, A. (1977). — Homing behaviour of pigeons disturbed by application of an olfactory stimulus. *J. Comp. Physiol.*, **120** : 173-179.
- BENVENUTI, S., BALDACCINI, N.E., FIASCHI, V., IOALÉ, P. et PAPI, F. (1980). — Pigeon homing : a comparison between recent results obtained in different countries. Dans *Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologicae*. (R. Nöhring, ed.), Deutsche Ornithologen Gesellschaft, Berlin.
- BENVENUTI, S., BROWN, A.I., GAGLIARDO, A. et NOZZOLINI, M. (1990). — Are American homing pigeons genetically different from Italian ones ? *J. Exp. Biol.*, **148** : 235-243.
- BENVENUTI, S., IOALÉ, P., GAGLIARDO, A. et BONADONNA, F. (1992). — Effects of zinc sulphate-induced anosmia on homing behaviour of pigeons. *Comp. Biochem. Physiol.*, **103A**, n° 3 : 519-526.
- FIASCHI, V., FARINA, A. et IOALÉ, P. (1974). — Homing experiments on swifts *Apus apus* (L.) deprived of olfactory perception. *Monitore Zool. Ital. (N.S.)*, **8** : 23-244.
- GOULD, J.L. (1980). — The case for magnetic sensitivity in birds and bees (such as it is). *American Scientist*, **68** : 256-267.

- GRIER, J.W. et BURK, T. (1992). — *Biology of Animal Behavior*. 2nd Edition. Mosby Year Book, St Louis, Baltimore, Boston, Chicago, London, Philadelphia, Sydney, Toronto.
- HARTWICK, R.F., FOÀ, A. et PAPI, F. (1977). — The effect of olfactory deprivation by nasal tubes upon homing behavior in pigeons. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **2** : 81-89.
- IOALÉ, P. (1980). — Further investigation on homing behaviour of pigeons subjected to reversing of wind direction at the loft. *Monit. Zool. Ital.*, **14** : 77-87.
- IOALÉ, P., PAPI, F., FIASCHI, V. et BALDACCINI, N.E. (1978). — Pigeon navigation : effects upon homing behaviour by reversing wind direction at the loft. *J. Comp. Physiol.*, **128** : 285-295.
- IOALÉ, P., NOZZOLINI, M. et PAPI, F. (1990). — Homing pigeons do extract directional information from olfactory stimuli. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **26** : 301-305.
- KEETON, W.T. (1980). — Avian orientation and navigation : new developments in an old mystery. Dans *Acta XVII Congressus Internationalis Ornithologicae*. (R. Nöhring, ed.), Deutsche Ornithologen Gesellschaft, Berlin.
- KEETON, W.T. (1981). — Magnets interfere with pigeon homing. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, **68** : 102-106.
- KRAMER, G. (1952). — Experiments on bird orientation. *Ibis*, **94** : 265-285.
- KRAMER, G. (1953). — Die Sonnenorientierung der Vögel. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg*, **1952** : 72-84.
- KREITHEN, M.L. et QUINE, D.B. (1979). — Infrasonic detection by the homing pigeon : a behavioral audiogram. *J. Comp. Physiol. A.*, **129** : 1-4.
- PAPI, F. (1975). — La navigazione dei colombi viaggiatori. *Le Scienze (edizione italiana di Scientific American)*, **78** : 66-75;
- PAPI, F. (1976). — The olfactory navigation system of the homing pigeon. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Stuttgart*, **1976** : 184-205.
- PAPI, F. (1982). — Olfaction and homing in pigeons : ten years of experiments. Dans *Avian navigation*, pp 149-159. (F. Papi et H.G. Wallraff ed.), Springer Verlag, Berlin.
- PAPI, F. (1989). — Pigeons use olfactory cues to navigate. *Ethology Ecology & Evolution*, **1** : 219-231.
- PAPI, F. (1990). — Olfactory navigation in birds. *Experientia*, **46** : 351-363.
- PAPI, F., FIORE, L., FIASCHI, V., et BENVENUTI, S. (1971). — The influence of olfactory nerve section on the homing capacity of carrier pigeons. *Monitore Zool. Ital. (N.S.)*, **5** : 265-267.
- PAPI, F., FIORE, L., FIASCHI, V. et BENVENUTI, S. (1972). — Olfaction and homing in pigeons. *Monitore Zool. Ital. (N.S.)*, **6** : 85-95.
- PAPI, F., IOALÉ, P., FIASCHI, V., BENVENUTI, S. et BALDACCINI, N.E. (1974). — Olfactory navigation of pigeons : the effect of treatment with odorous air currents. *J. Comp. Physiol.*, **94** : 187-193.
- PAPI, F., IOALÉ, P., FIASCHI, V., BENVENUTI, S., et BALDACCINI, N.E. (1978). — Pigeon homing : cues detected during the outward journey influence initial orientation. Dans *Animal migration, navigation and homing*, pp 65-77 (K. Schmidt-Koenig et W.T. Keeton, eds), Springer Verlag, Berlin.
- PAPI, F., KEETON, W.T., BROWN, A.I. et BENVENUTI, S. (1978b). — Do American and Italian pigeons rely on different homing mechanisms. *J. Comp. Physiol.*, **128** : 303-317.
- PAPI, F., MARIOTTI, G., FOÀ, A. et FIASCHI, V. (1980). — Orientation of anosmatic pigeons. *J. Comp. Physiol.*, **135** : 227-232.
- QUINE, D.B. et KREITHEN, M.L. (1981). — Frequency shift discrimination : can homing pigeons locate infrasounds by Doppler shifts. *J. Comp. Physiol. A.*, **141** : 153-155.
- SCHMIDT-KOENIG, K. (1987). — Bird navigation : has olfactory orientation solved the problem ? *Quarterly Review of Biology*, **62** : 31-47.

- SCHUMACHER, M. (1986). — L'orientation des systèmes biologiques d'après le champ magnétique terrestre. *Cah. Ethol. Appl.*, **6** : 403-434.
- WALCOTT, C. et GREEN, R.P. (1974). — Orientation of homing pigeons is altered by a change in the direction of an applied magnetic field. *Science*, **184** : 180-182.
- WALDVOGEL, J.A., et PHILLIPS, J.B. (1991). — Olfactory cues perceived at the home loft are not essential for the formation of a navigational map in pigeons. *J. Exp. Biol.*, **155** : 643-660.
- WALDVOGEL, J.A., BENVENUTI, S., KEETON, W.T. et PAPI, F. (1978). — Homing pigeon orientation influenced by deflected winds at the home loft. *J. Comp. Physiol.*, **128** : 297-301.
- WALLRAFF, H.G. (1980). — Olfaction and homing in pigeons : nerve-section experiments, critique, hypotheses. *J. Comp. Physiol.*, **139** : 209-224.
- WALLRAFF, H.G. (1981). — The olfactory component of pigeon navigation : steps of analysis. *J. Comp. Physiol.*, **143** : 411-422.
- WALLRAFF, H.G. (1989). — Simulated navigation based on unreliable sources of information (models on pigeon homing. Part 1). *J. Theor. Biol.*, **137** : 1-19.
- WALLRAFF, H.G. (1989b). — Simulated navigation based on assumed gradients of atmospheric trace gases (models on pigeon homing, part 2). *J. Theor. Biol.*, **138** : 511-528.
- WALLRAFF, H.G. et FOÀ, A. (1982). — The roles of olfaction and magnetism in pigeon homing. *Naturwissenschaften*, **69** : 504-504.
- WALLRAFF, H.G. et SINSCH, U. (1988). — The role of « Outward-journey information » in homing experiments with pigeons : new data on ontogeny of navigation and general survey. *Ethology*, **77** : 10-27.
- WALLRAFF, H.G., KIEPENHEUER, J., NEUMANN, M.F. et SINSCH, U. (1992). — Microclimatic origin of inhaled air affects olfactory navigation of homing pigeons. *Experientia*, **48** : 1153-1158.
- WILTSCHKO, R. et WILTSCHKO, W. (1987). — Pigeon homing. Olfactory experiments with inexperienced birds. *Naturwissenschaften*, **74** : 94-95.
- WILTSCHKO, R., NOHR, D. et WILTSCHKO, W. (1981). — Pigeons with a deficient sun compass use the magnetic compass. *Science*, **214** : 343-345.
- WILTSCHKO, W. (1980). — The earth's magnetic field and bird orientation. *Trends in Neuroscience*, pp 140-144.