

SYNTHESE

L'orientation des systèmes biologiques d'après le champ magnétique terrestre

par
Michaël SCHUMACHER *

**SUMMARY : The orientation of biological systems according to the
geomagnetic field**

Experiments performed during the last 20 years show that some biological systems use the geomagnetic field for their orientation. Thus, the motility of many species of anaerobic bacteria is directed by the local geomagnetic field. Salmon fry, pigeons and some migratory birds have a magnetic compass. However, these animals possess several orientation systems which they use in a hierarchical manner. Some fishes and birds use preferentially their sun compass or their star compass and the magnetic compass is only used when adverse weather conditions prevent their use.

However, the magnetic compass is the bird's primary orientation system and secondary orientation systems like the star compass and the sun compass, which are used preferentially during migration, need first to be calibrated on the magnetic compass. Thus birds transfer directional information from the magnetic field to the stars and the sun.

During their migrations, birds need a compass sense and a map sense. Although the existence of a magnetic, solar or stellar compass has been demonstrated in birds, the map sense is still an enigma. However, some behavioural experiments show that a certain amount of map information is theoretically available from the earth's magnetic field.

The mechanism of magnetic sensitivity is unknown. A promising line is the discovery of particules of magnetite in many organisms which are sensitive to the geomagnetic field. However, a causal link between the presence of magnetic material and magnetotaxis has only been shown in bacteria.

* Aspirant au Fonds National Belge de la Recherche Scientifique.
Université de Liège, Laboratoire de Biochimie Générale et Comparée,
Place Delcour, 17, 4020 Liège, Belgique.

1. INTRODUCTION

L'univers d'un système biologique (Procaryotes, Protistes, Animaux et Végétaux pluricellulaires) est construit à partir des stimuli qu'il reçoit. Ceci a été compris très tôt par les Ethologistes (VON UEXKULL, 1921). Chaque espèce vit dans son propre monde sensoriel auquel nous sommes souvent partiellement ou totalement insensibles. Ainsi, les abeilles perçoivent la lumière ultraviolette et distinguent entre lumière polarisée et non-polarisée (voir EIBL-EIBESFELD pour revue). Alors que nous sommes probablement peu sensibles au champ magnétique terrestre, il permet à de nombreuses espèces de s'orienter dans le temps et dans l'espace (GOULD, 1980).

Avant la fin des années soixante, la notion de sensibilité magnétique des systèmes biologiques était largement rejetée. Ce n'est que durant les vingt dernières années qu'on a accumulé de nombreuses données comportementales et physiologiques qui permettent d'affirmer actuellement que certaines bactéries, algues, insectes, poissons, amphibiens, oiseaux et probablement même certains mammifères s'orientent d'après le champ magnétique terrestre. Au début des années soixante, on avait montré que l'orientation des algues vertes (*Volvox aureus*), des planaires (*Dugesia dorotocephala*) et de certains mollusques était influencée par le champ magnétique ambiant (BROWN, 1966; BROWN et al., 1964). WILTSCHKO a montré en 1968 que les rouges-gorges (*Erithacus rubecula*) utilisent le champ magnétique de la terre dans l'orientation de leurs déplacements. De même, des pigeons porteurs d'aimants fixés au niveau de la nuque, sont incapables de s'orienter par temps couvert (KEETON, 1969; 1971). En 1975, BLAKEMORE observait que certaines bactéries sont sensibles au champ géomagnétique. Depuis lors, la découverte de magnétite naturelle chez de nombreux organismes a permis l'élaboration d'hypothèses sur le mécanisme de perception du champ magnétique terrestre (KIRSCHVINK, 1982).

2. LE CHAMP MAGNETIQUE TERRESTRE

Le champ magnétique terrestre (\vec{M}) a son origine pour sa partie principale à l'intérieur du globe, la terre se comportant comme un énorme aimant. Il est probablement induit par le déplacement de matières conductrices dans le noyau. Par contre, des variations transitoires de l'intensité de \vec{M} sont dues à des causes extérieures au globe, comme l'émission de particules chargées par le soleil sur l'ionosphère.

Le champ géomagnétique d'un endroit donné est caractérisé par son intensité (\vec{F}), son inclinaison (I) et sa déclinaison (D) (figure 1). En effet, le méridien magnétique forme avec le méridien géographique (\vec{OX}) un angle D qui est appelé déclinaison du champ magnétique. Ceci est dû au fait que le pôle magnétique nord est situé au nord du Canada dans l'île de Bathurst tandis que le pôle magnétique sud est situé au voisinage de Terre Adélie, dans l'Antarctique. De plus, dans le plan du méridien magnétique, une aiguille aimantée ne se place pas horizontalement (\vec{OF}) mais s'incline d'un certain angle I qu'on appelle inclinaison. La mesure de l'intensité (\vec{F}) du champ géomagnétique se fait actuellement grâce à des magnétomètres à résonance atomique ou nucléaire (voir LE BORGNE, 1977). Elle correspond au module du vecteur \vec{OF} et est également appelée force totale pour la distinguer de sa projection sur les axes géographiques \vec{OX} , \vec{OY} et \vec{OZ} (figure 1). Au cours de cette revue, nous exprimerons F en gammas. Le gamma est une unité dérivée du système c.g.s., dans lequel la perméabilité magnétique du vide $\mu_0 = 1$. Par conséquent, les intensités de l'induction magnétique (\vec{B}) et du champ magnétique (\vec{F}) ne sont réellement distinctes que dans la matière aimantée (1 gamma = 1 nanotesla = 10^{-5} Gauss ou Oe).

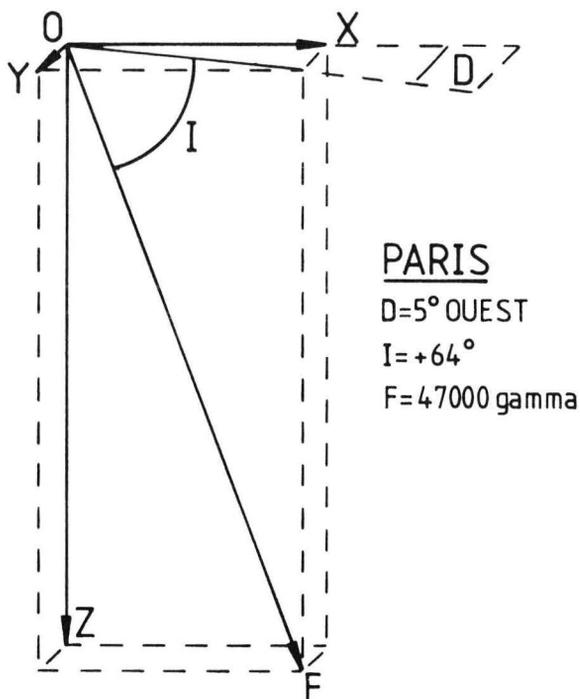


Figure 1. Le champ géomagnétique (\vec{OF}) en un endroit donné forme avec le méridien géographique (\vec{OX}) un angle D qui est appelé déclinaison. De plus, dans le plan du méridien magnétique, une aiguille aimantée s'incline d'un angle I appelé inclinaison. La force totale du champ géomagnétique (F) correspond au module du vecteur \vec{OF} .

Les valeurs de F , D et I dépendent du lieu considéré à la surface du globe. Ainsi, F est maximal au voisinage des pôles magnétiques et minimal à l'équateur magnétique qui correspond approximativement à l'équateur géographique. La valeur de la composante verticale du champ géomagnétique (\vec{OZ}) est nulle à l'équateur magnétique et maximale aux pôles magnétiques tandis que la composante horizontale suit une relation inverse.

Dans l'hémisphère nord, une aiguille aimantée est dirigée vers le bas et on dit que l'inclinaison est positive (+I). par contre, dans l'hémisphère sud, une aiguille aimantée est dirigée vers le haut et l'inclinaison est dite négative (-I). Au niveau de l'équateur magnétique, $I = 0$ et la valeur de I augmente en s'approchant des pôles magnétiques. Ainsi, au niveau de notre latitude, $I = \pm 64^\circ$ (voir LE BORGNE, 1977).

En un point donné, \vec{F} subit des variations incessantes (\vec{DF}) qui dépendent de la position du point à la surface du globe. Un réseau de 200 observatoires magnétiques répartis dans le monde entier enregistrent de manière continue ces variations temporelles. Durant des jours calmes, on observe des variations régulières de \vec{F} (seulement quelques dizaines de gammas; au niveau de notre latitude $F = + 50\ 000$ gammas !). Le matin, les radiations solaires chauffent l'ionosphère et créent des courants d'ions qui augmentent l'intensité du champ géomagnétique (de 10-50 gammas le matin et de 20-100 gammas à midi). Cette augmentation est suivie par une diminution lors du coucher du soleil. L'arrivée de corpuscules électrisés

provenant des vents solaires au voisinage de la terre cause cependant des variations importantes et irrégulières de F pouvant atteindre 1000 gammas. Il s'agit d'orages magnétiques.

A ces variations transitoires régulières et irrégulières s'ajoute une variation lente et continue, dite variation séculaire, dont l'origine se trouve à l'intérieur du globe. Ainsi, le champ géomagnétique s'inverse tous les quelques milliers d'années (voir LE BORGNE, 1977). La mesure de la polarisation magnétique rémanente dans les roches volcaniques a montré que F s'est inversé presque 200 fois depuis les dernières 160.10^6 d'années (voir également ROGERS et al., 1979; WALTON, 1979).

3. LE SENS MAGNETIQUE CHEZ LES SYSTEMES BIOLOGIQUES

A. BACTERIES

a.1. Etudes comportementales

Ces dernières années, on a découvert un nouveau type de réponse tactique chez les bactéries. Certaines bactéries anaérobiques des vases se déplacent dans la direction du champ géomagnétique (\vec{M}) vers le nord. De même, ces bactéries migrent vers le pôle nord d'un aimant et fuient les régions proches du pôle sud (BLAKEMORE, 1975).

Pour étudier la réponse des bactéries magnétotactiques aux fluctuations du champ magnétique, BLAKEMORE et son équipe ont créé un champ magnétique uniforme à l'aide de deux bobines de Helmholtz placées de part et d'autre de la platine d'un microscope. Les bactéries se déplacent alors le long des lignes de force du champ magnétique vers le pôle magnétique nord. Lorsqu'on inverse le sens du courant dans les bobines, la polarité du champ magnétique s'inverse et les bactéries effectuent un virage de 180° (pour revue : BLAKEMORE et FRANKEL, 1982).

La magnétotaxie représente une adaptation importante des bactéries à leur milieu. Nous avons vu que \vec{M} est dirigé vers le nord et incliné vers le bas dans l'hémisphère nord (chapitre 2). En s'orientant vers le nord magnétique, les bactéries magnétotactiques de l'hémisphère nord migrent donc vers le bas, c'est-à-dire vers le fond des vases. Comme il s'agit de bactéries anaérobiques ne pouvant survivre que dans un milieu dépourvu ou pauvre en oxygène, elles évitent ainsi les couches superficielles des sédiments qui sont plus riches en oxygène libre (BLAKEMORE et FRANKEL, 1982). Dans l'hémisphère sud, le champ géomagnétique est dirigé vers le haut et les bactéries en-dessous de l'équateur s'orientent, contrairement aux bactéries de l'hémisphère nord, vers le sud (BLAKEMORE et al., 1980). Au niveau de l'équateur magnétique, où $I = 0$, des populations de bactéries s'orientant vers le nord ou vers le sud magnétique cohabitent en nombre égal et se déplacent horizontalement dans les sédiments (FRANKEL et al., 1981).

a.2. Adaptation aux inversions du champ magnétique terrestre

Une série d'expériences réalisées en laboratoire suggère que la polarité des populations de bactéries magnétotactiques change lors des inversions de polarité du champ géomagnétique. Les populations bactériennes qui s'orientent vers le nord (actuellement dans l'hémisphère nord) deviennent "orientées au sud" tandis que les bactéries qui s'orientent vers le sud (actuellement dans l'hémisphère sud) deviennent "orientées au nord".

Ainsi, lorsqu'on élève des populations de bactéries de l'hémisphère nord ("orientées au nord") dans un système de bobines qui reproduit le champ géomagnétique de l'hémisphère sud (incliné vers le haut), on constate que les bactéries "orientées au sud" deviennent prédominantes après quelques semaines (BLAKEMORE et FRANKEL, 1982). De même, lorsqu'on isole une population de bactéries magnétotactiques "orientées au nord" dans un flacon peu perméable à l'oxygène libre dans une enceinte qui les isole du champ géomagnétique ambiant, on retrouve après un grand nombre de générations (quelques semaines) autant de bactéries "orientées au nord" que de bactéries "orientées au sud" dans le récipient. Il suffit alors de laisser pénétrer l'air dans le flacon pour faire disparaître en quelques jours toutes les bactéries vivant en surface (BLAKEMORE et FRANKEL, 1982).

A chaque génération, un petit nombre de bactéries acquiert une polarité opposée à celle observée initialement dans la population. Dans des conditions normales, ces bactéries sont éliminées car elles se déplacent vers les couches superficielles des sédiments riches en oxygène et donc toxiques. Cependant, quand la polarité du champ magnétique ambiant change, les bactéries à polarité opposée colonisent alors le fond des vases et supplantent en quelques générations leurs congénères (BLAKEMORE et FRANKEL, 1982).

a.3. Mécanisme de perception

On a observé que les cadavres de bactéries magnétotactiques gardent une orientation parallèle au champ magnétique créé sur la platine d'un microscope. Lorsqu'on inverse ce champ magnétique, ils tournent sur eux-mêmes, sans cependant se déplacer. Ainsi, les bactéries mortes se comportent comme des dipôles magnétiques ! (BLAKEMORE, 1975; BLAKEMORE et FRANKEL, 1982).

L'étude au microscope électronique de la structure interne d'une espèce de bactérie magnétotactique, *Aquaspirillum magnetacticum*, a permis de mettre en évidence une série de grains opaques au faisceau d'électrons, enroulés d'une membrane et formant une chaîne disposée suivant le grand axe de la bactérie. Ces particules, également mises en évidence chez d'autres espèces de bactéries, ont été appelées magnétosomes. En effet, l'analyse spectroscopique de la composition chimique de ces grains a montré qu'il s'agit de grains de magnétite (Fe_3O_4) (BALKWILL et al., 1980; pour revue : BLAKEMORE et FRANKEL, 1982).

Une série d'expériences a permis de montrer que ces grains de magnétite sont responsables de la réponse magnétotactique d'*Aquaspirillum magnetacticum*. Cette bactérie synthétise les magnétosomes elle-même à partir du fer qui se trouve en solution dans le milieu (la biosynthèse de magnétite a été mise en évidence pour la première fois au niveau de la radula des Chitons par LOWENSTAM en 1967; pour revue : LOWENSTAM, 1982). Lorsqu'on cultive une population d'*A. magnetacticum* dans un milieu de culture contenant du Fe sous forme d'un complexe organique soluble à la concentration de 2 mg/litre, l'espèce continue à se reproduire en synthétisant de nouveaux magnétosomes. Ces bactéries seront magnétotactiques. Cependant, dans un milieu de culture pauvre en Fe (inférieur à 0,5 mg/l), les bactéries continuent à se multiplier sans synthétiser des magnétosomes. Comme conséquence, leur comportement magnétotactique disparaît (voir BLAKEMORE et FRANKEL, 1982).

La taille des grains de magnétite est constante et de l'ordre de 50 nm. Cette observation est importante lorsqu'on considère les propriétés de la matière aimantée. La source du magnétisme est liée aux moments magnétiques élémentaires associés au moment angulaire de spin de chaque atome de Fe maintenu dans un réseau cristallin. Ces moments magnétiques élémentaires sont disposés parallèlement les uns aux autres et s'ajoutent dans les régions élémentaires appelées domaines de WEISS. Les moments magnétiques des différents domaines de WEISS à l'intérieur d'un cristal de magnétite s'annulent partiellement, ce qui entraîne une diminution du moment magnétique total. Si par contre, un cristal de magnétite est composé d'un seul domaine magnétique, le moment magnétique total est proche du maximum. Pour des cristaux plus petits, le moment magnétique total est réduit par un phénomène appelé super-paramagnétisme. Dans ce cas, l'énergie thermique devient supérieure à l'énergie magnétique et par conséquent, l'orientation des bipôles magnétiques tend à devenir aléatoire. Ainsi, une particule de magnétite formée d'un seul domaine et trop grande pour être superparamagnétique possède un moment magnétique maximal. C'est le cas des particules de magnétite dont la dimension se situe entre 40 et 80 nm, ce qui correspond à la taille des magnétosomes d'*A. magnetotacticum* (environ 50 nm) ! C'est probablement la membrane qui entoure les magnétosomes qui bloque leur croissance (BLAKEMORE et FRANKEL, 1982; voir également KIRSCHVINK, 1982).

B. INSECTES

b.1. Etudes comportementales

De nombreuses études montrent que certains insectes sont sensibles au champ géomagnétique et à ses fluctuations. Ainsi, des populations de mouches domestiques (*Musca domestica*) adoptent au moment de l'atterrissage et au repos une orientation préférentielle suivant les directions cardinales. Cette orientation est modifiée par des changements artificiels de la composante horizontale du champ magnétique ambiant (BECKER, 1965). De même, en l'absence d'attractants chimiques particuliers, les termites des genres *Reticulitermes* et *Heterotermes* construisent leurs galeries le plus fréquemment dans la direction N-S ou O-E ou le long des lignes de force d'un champ magnétique artificiel (BECKER, 1971; 1976).

C'est cependant la sensibilité magnétique des abeilles (*Apis mellifica*) qui est la mieux étudiée actuellement. A la recherche du nectar, les abeilles s'éloignent parfois à des kilomètres de leur ruche. Lorsqu'une ouvrière a découvert une source de nourriture, elle retourne directement vers la ruche sans les détours qu'elle a pu faire en partant (von FRISCH, 1967). Par temps ensoleillé, les abeilles prennent le soleil comme compas. Lorsque le ciel est partiellement caché, les abeilles s'orientent par rapport à la lumière polarisée qui converge vers le soleil (von FRISCH, 1954) et par temps couvert, les abeilles retournent à la ruche grâce à une carte mentale des alentours de la ruche (DYER et GOULD, 1981).

Une fois rentrée, l'ouvrière indique aux autres abeilles la direction et la distance de la source de nourriture découverte en exécutant la "danse frétilante". La danseuse décrit un huit aplati dont l'axe principal fait avec la verticale un angle qui correspond à l'angle que fait la direction de la nourriture avec la direction du soleil (**figure 2**, à gauche). Au cours de la danse, l'ouvrière corrige l'orientation de la danse en fonction du mouvement du soleil. Plus la source de nourriture est éloignée, plus la danse est lente (von FRISCH, 1954). Même lorsque le ciel est complètement couvert, les abeilles expérimentées continuent à orienter leur danse correctement en déterminant l'azimut du soleil grâce à la mémoire qu'elles ont du trajet du soleil par rapport à des repères locaux et à l'aide d'une horloge interne (DYER et GOULD, 1981).

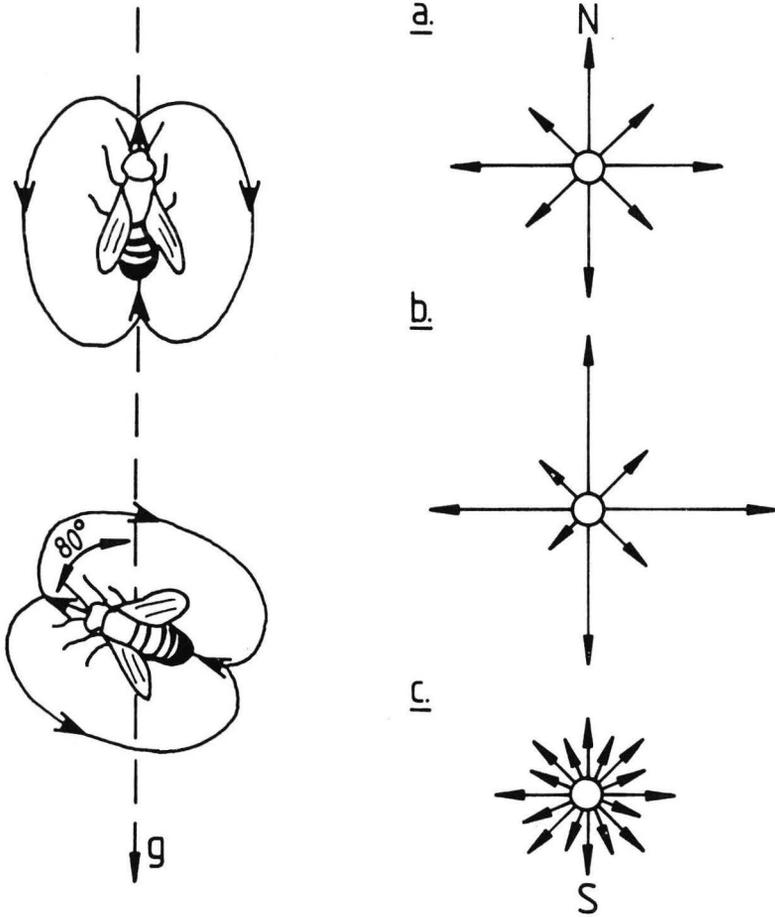


Figure 2. A gauche : une abeille qui a découvert une source de nourriture indique aux autres ouvrières la direction en exécutant la "danse frétilante". La danseuse décrit un huit aplati dont l'axe principal forme avec la verticale \vec{g} un angle qui correspond à l'angle que fait la direction du soleil avec la direction de la nourriture. En haut : la source de nourriture se trouve dans la direction du soleil. En bas : la source de nourriture se trouve 80 degrés à gauche de la direction ruche-soleil. A droite : au dessus d'une ruche placée horizontalement pendant plusieurs semaines, les danses sont orientées suivant les directions cardinales (a). Lorsqu'on augmente l'intensité du champ magnétique ambiant (b), on augmente la préférence des abeilles pour ces directions. L'annulation du champ géomagnétique (c) supprime l'orientation préférentielle (d'après LINDAUER et MARTIN, 1972).

Cependant, les expériences réalisées par LINDAUER et MARTIN (1968) montrent que les abeilles sont également très sensibles au champ magnétique terrestre. Celui-ci pourrait ainsi constituer une boussole et/ou une horloge de secours par temps couvert. Au cours de la danse frétilante, les abeilles commettent une erreur systématique (jusqu'à 20°) lors de la conversion de l'angle horizontal, entre la direction du soleil et la direction de la nourriture, en angle vertical, entre la verticale et l'axe du huit aplati (= "Missweisung", von FRISCH, 1948). Cette erreur systématique est identique pour toutes les ouvrières. Son amplitude ainsi que sa direction changent au cours de la journée et dépendent de l'orientation de la ruche par rapport aux lignes de force du champ magnétique. Cette erreur d'orientation est annulée lorsqu'on réduit le champ géomagnétique à 4 % de sa valeur initiale (LINDAUER et MARTIN, 1968) après une latence d'environ 40 minutes (LINDAUER et MARTIN, 1972; voir également GOULD, 1980b). Ce sont les variations journalières de l'intensité du champ magnétique local qui déterminent les variations journalières de la Missweisung (LINDAUER et MARTIN, 1977). En observant presque 750 000 danses frétilantes, MARTIN et LINDAUER (1977) ont élaboré une formule qui permet de déterminer la direction et l'ampleur de l'erreur en fonction des variations du champ magnétique ambiant. Ces deux chercheurs (MARTIN et LINDAUER, 1972) ont également observé qu'au-dessus d'une ruche placée horizontalement pendant deux semaines, plus de 80 % des danses sont orientées suivant les directions cardinales (figure 2, à droite). Lorsqu'on augmente l'intensité du champ magnétique ambiant, on augmente la préférence des abeilles pour ces directions tandis que l'annulation du champ géomagnétique supprime l'orientation préférentielle (pour revue : GOULD, 1980). Une troisième observation importante de MARTIN et LINDAUER (1977) est la capacité des abeilles à synchroniser leurs rythmes circadiens internes sur les faibles fluctuations journalières de l'intensité du champ géomagnétique. Lorsqu'on place une ruche dans une pièce fermée dans laquelle règnent un éclairage, une humidité et une température constants, les abeilles maintiennent avec précision leur rythme circadien de nutrition (mesuré par le nombre d'abeilles qui arrivent auprès d'un distributeur d'eau sucrée). Ce rythme journalier de nutrition est cependant aboli lors des orages magnétiques et lorsqu'on perturbe le champ magnétique ambiant à l'aide de bobines de HELMHOLTZ (pour revue : KIRSCHVINK, 1982).

b.2. Mécanisme de perception

Un mécanisme possible de perception du champ géomagnétique par les animaux terrestres pourrait faire intervenir des aimants permanents mobiles autour d'un axe. En s'alignant le long du champ magnétique terrestre, ces aimants exerceraient un moment de force mesurable (ISING, 1945). Cette hypothèse a été renforcée par l'observation que les abeilles possèdent une rémanence magnétique (GOULD et al., 1978). Grâce à des magnétomètres ultrasensibles (SQUID = Superconducting Quantum Interference Device), constitués de bobines beignant dans l'hélium liquide, GOULD et ses collaborateurs (1978) de l'Université de Princeton ont montré qu'il est possible d'induire une rémanence magnétique dans des abeilles mortes et que les abeilles ainsi que les nymphes vivantes présentent une aimantation naturelle correspondant à approximativement 10^6 cristaux de magnétite (pour une description détaillée du SQUID : PETLEY, 1982). La magnétite est localisée dans la partie antérieure de l'abdomen et ses moments magnétiques sont orientés transversalement. Par contre, des oeufs et des larves ne possèdent pas de rémanence magnétique, ce qui suggère que les abeilles synthétisent la magnétite au stade nymphal (GOULD et al., 1978; pour revue : GOULD, 1980). Cependant, ces résultats montrent uniquement que les abeilles possèdent du matériel magnétique mais ne prouvent pas que ces aimants sont à la base de leur sensibilité magnétique.

C. POISSONS

c.1. Poissons possédant des récepteurs électriques

De nombreux groupes de poissons possèdent des organes de sens particuliers. Ce sont des récepteurs électriques, sensibles à des stimuli électriques très faibles ($\mu\text{V}/\text{cm}$) et communiquant avec le système nerveux central (eg. les ampoules de LORENZINI des Sélaciens; FIELDS et LANGE, 1980; SMITH, 1985). Parmi les poissons électriques, on distingue les actifs et les passifs. Les poissons électriques actifs génèrent des courants électriques à l'aide d'organes électriques spécialisés. Les poissons électriques passifs, comme les poissons-chats, les raies et les requins, sont incapables de produire de l'électricité et possèdent uniquement des récepteurs électriques. Ces récepteurs leur permettent de détecter des champs électriques (\vec{E}) naturels générés par des proies, des prédateurs, des courants d'eau ou le mouvement du poissons lui-même à travers le champ magnétique terrestre (SMITH, 1985).

En effet, un conducteur qui se déplace à travers un champ magnétique (\vec{H}) crée un champ électrique (\vec{E}). L'importance de \vec{E} créé par un courant océanique dépend de sa vitesse, de l'intensité de \vec{H} , de l'angle entre la direction du courant et celle de \vec{H} , de l'influence de la proximité du fond et de la conductivité de celui-ci (KALMIJN, 1974). Dans la Manche, le gradient de potentiel engendrée est de $0,25 \mu\text{V}/\text{cm}$. Un tel gradient est détectable par les ampoules de Lorenzini des sélaciens marins et pourrait donc permettre à ces poissons de s'aligner dans la direction du courant d'eau. Cependant, comme les gradients de potentiels sont surtout engendrés par la composante verticale (\vec{OZ}) du champ géomagnétique, cette information est pratiquement inexistante au niveau de l'équateur magnétique où $\vec{OZ} = 0$ (KALMIJN, 1974; pour revue : SMITH, 1985).

C'est une équipe de chercheurs russes (BROWN et al., 1979) qui a montré que des raies (*Raja radiata*) perçoivent les \vec{E} dues aux interactions entre le champ géomagnétique et les courants océaniques. Ils ont placé les poissons (un à la fois) dans un bassin (100 x 30 cm), placé en contact électrique avec la Mer de Barents (figure 3). Deux électrodes d'Ag-AgCl plongeant dans la mer et distantes de 400 m étaient connectées par câbles à deux électrodes distantes de 2 m et plongeant dans le bassin expérimental. L'activité des nerfs innervant les ampoules de Lorenzini était enregistrée simultanément avec l'intensité du champ géomagnétique. Durant un orage magnétique (\vec{DF} de la composante verticale du champ magnétique terrestre était de 2168 gammas) créant un gradient de voltage de plus ou moins $0,6 \mu\text{V}/\text{cm}$ dans la mer et par conséquent dans le bassin expérimental, l'activité des récepteurs électriques était clairement affectée. Cette expérience prouve que les poissons électriques passifs perçoivent les champs électriques engendrés par les variations d'intensité du champ géomagnétique (BROWN et al., 1979).

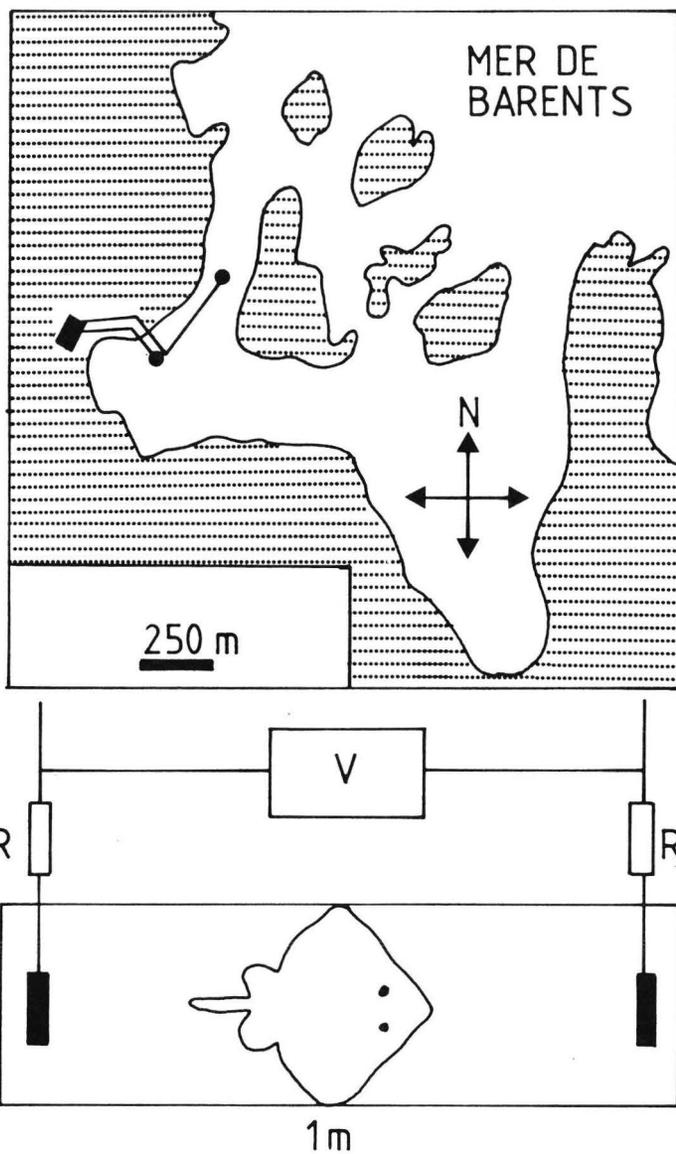


Figure 3. Dispositif expérimental permettant d'étudier les réponses des ampoules de LORENZINI au champ électrique engendré dans la Mer de Barents par des variations de l'intensité du champ géomagnétique lors des orages magnétiques. Les raies étaient placées dans un bassin (en bas) qui était en contact électrique avec la mer (en haut). V : voltmètre; R = résistance électrique. (d'après BROWN et al., 1979).

c.2. Poissons dépourvus de récepteurs électriques

La question de savoir si les poissons dépourvus de récepteurs électriques sont capables d'utiliser des informations électriques lors de leurs déplacements est toujours controversée actuellement (pour revue : SMITH, 1985). Par contre, un système sensoriel basé sur la magnétite pourrait être, comme chez les abeilles, à l'origine de la sensibilité magnétique de ces poissons (pour revue, voir SMITH, 1985). En effet, des particules de magnétite ont été découvertes dans le massif ethmoidien du thon (WALKER et al., 1982) et dans l'utricule des *Rhinobatos rhinobatos* et de *R. productus* (O'Leary et al., 1981).

Récemment, QUINN (1980) a montré que des jeunes saumons (*Oncorhynchus nerka*) possèdent un compas magnétique. Chez cette espèce de saumon d'Amérique, les larves (forme parr) sortent des nids de graviers au printemps et descendent les rivières vers des lacs. Les saumons passent généralement un an dans ces lacs avant que les larves de forme smolt nagent vers la mer (QUINN, 1980; QUINN et al., 1981). QUINN (1980) a examiné l'orientation de deux races de larves de forme parr d'*Oncorhynchus nerka*. Les larves du Cedar River (Etat de Washington) migrent dans le sens du courant durant la nuit vers le Lac de Washington (direction N-NO) tandis que les larves du Chilko River (Colombie britannique, ouest du Canada) nagent en amont au cours de la journée vers le Lac de Chilko (direction S-SE) (figure 4). Les larves de ces deux races ont été testées au cours de leur migration dans un bassin de 76 cm de diamètre en leur laissant le choix entre quatre directions (figure 4, à droite). Des groupes de plus ou moins 30 larves étaient maintenus dans une enceinte au centre du bassin pendant cinq minutes. Cette enceinte était alors enlevée et après 45 minutes, le nombre des saumons piégés dans chacun des quatre bras du bassin était déterminé. Avec ou sans vue sur le ciel, les larves s'orientaient correctement dans la direction caractérisant leur race (N-NE pour les larves du Cedar River et S-SE pour les larves du Chilko River). Cependant, après rotation de la composante horizontale du champ géomagnétique de 90° dans le sens trigonométrique à l'aide de bobines de RUBENS (120 cm de diamètre), l'orientation des larves changeait d'approximativement 90° au cours de la nuit ou lorsque le bassin était recouvert. Par contre, les poissons testés durant la journée avec vue sur le ciel, ne changeaient pas leur orientation lorsque le champ magnétique ambiant était altéré (QUINN, 1980). Cette situation est semblable à celle que l'on rencontre chez les pigeons : les oiseaux utilisent le compas magnétique lorsque le ciel est couvert mais préfèrent le compas solaire au compas magnétique lorsque les deux informations sont en conflit (KEETON, 1979; voir chap. e). Ceci montre que les animaux utilisent différents mécanismes d'orientation d'une façon hiérarchique. Lorsque le soleil est visible, les larves de saumon utilisent le compas solaire et en son absence, ils utilisent le compas magnétique.

Ceci a été confirmé pour les larves de forme smolt de la même espèce de saumon, capturés au moment de leur migration vers l'Océan Atlantique, à la sortie de Babine Lake au Canada. Avec vue sur le ciel, les larves smolt s'orientaient vers la sortie du lac lorsqu'elles étaient testées dans un bassin circulaire en présence d'un champ magnétique normal ou tourné de 90°. Lorsque le bassin était recouvert, les larves s'orientaient correctement en présence d'un champ magnétique normal. Cependant, lorsque la composante horizontale du champ magnétique ambiant était modifiée de 90°, l'orientation des larves changeait d'approximativement 56° (QUINN et BRANNON, 1982). L'utilisation d'une boussole magnétique est une adaptation utile pour ces larves qui effectuent souvent leurs migrations au Canada en-dessous d'épaisses couches de glace (QUINN et BRANNON, 1982).

Contrairement aux oiseaux (voir chapitre e), les larves de saumon utilisent la composante horizontale \vec{OX} du champ géomagnétique lors de leurs migrations. En effet, l'inversion de 180° de la composante verticale (\vec{OZ}) du champ magnétique ambiant n'affecte pas l'orientation des larves de saumon tandis que des modifications de la composante horizontale (\vec{OX}) ont les effets décrits plus haut (QUINN et al., 1981). Il n'est cependant pas exclu que les saumons adultes tiennent compte de l'inclinaison I du champ géomagnétique lors de leurs migrations océaniques (pour revue : SMITH, 1985). Le mécanisme par lequel les larves de saumon mesurent l'orientation de \vec{OX} n'est pas encore élucidé. Observation surprenante : QUINN et ses collaborateurs (1981) étaient incapables de détecter du matériel magnétique dans le corps de trente larves de saumon de l'espèce *Oncorhynchus nerka*.

D. AMPHIBIENS

Une étude montre que les salamandres cavernicoles (*Eurycea lucifuga*) utilisent le champ magnétique terrestre au cours de leur orientation (PHILLIPS, 1977). Cette salamandre, qui habite l'ouest et le centre des Etats-Unis (BISHOP, 1943), passe les mois d'été dans des grottes calcaires crépusculaires. Au moment de la reproduction, elle recherche les endroits obscurs de la grotte. A ce moment, le champ magnétique terrestre pourrait constituer un repère au cours de ses déplacements (PHILLIPS, 1977).

Ainsi, PHILLIPS (1977) a conditionné 2 groupes d'*Eurycea lucifuga* à se déplacer dans deux corridors séparés en alternant l'administration d'humidité aux deux extrémités. Les corridors étaient placés parallèlement au méridien magnétique N-S. Un des deux corridors (corridor A) était installé à l'intérieur d'une bobine qui tournait l'orientation du champ magnétique ambiant de 90° dans le plan horizontal. De cette façon, les salamandres habitant le corridor A se déplaçaient perpendiculairement à l'axe N-S du champ magnétique. L'autre corridor (corridor B) se trouvait dans le champ magnétique normal de façon telle que les animaux de ce groupe se déplaçaient parallèlement à l'axe N-S. Durant les observations comportementales, les deux corridors étaient assemblés en croix, permettant ainsi aux animaux de s'orienter selon deux directions (parallèlement ou perpendiculairement à l'axe magnétique N-S). Au cours de ces tests, les deux groupes de salamandres se déplaçaient selon l'axe du conditionnement : les animaux du groupe B parallèlement et les animaux du groupe A perpendiculairement aux lignes de champ N-S (PHILLIPS, 1977).

E. OISEAUX

Parmi les animaux qui effectuent des migrations à grande distance, les oiseaux réalisent des performances impressionnantes. Ainsi la sterne arctique (*Sterna paradisaea*) qui niche au nord des Etats-Unis et au Canada, traverse d'abord l'Atlantique Nord au cours de sa migration automnale. En prenant une direction S-SO, elle longe la côte africaine et passe l'équateur. Certaines sternes poursuivent leur chemin le long de la côte africaine tandis que d'autres oiseaux retraversent l'Atlantique et descendent le long de la côte d'Amérique du Sud vers l'Antarctique où ils passent l'hiver (SCHMIDT-KOENIG, 1980).

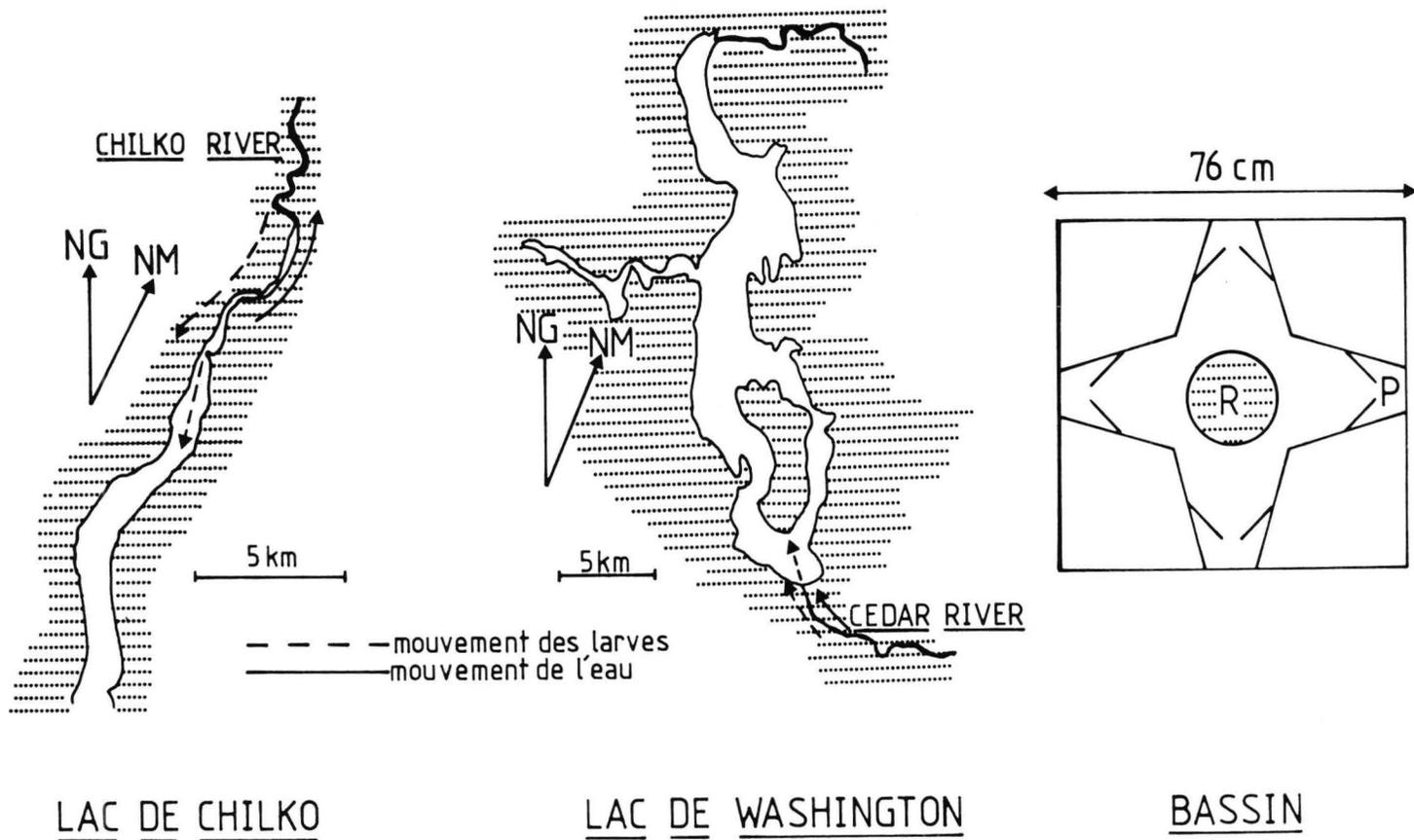


Figure 4. Migration des larves parr d'*Oncorhynchus nerka* vers le Lac de Chilko ou vers le Lac de Washington. A droite : Schéma du bassin permettant d'étudier l'orientation des larves au cours de leur migration. R = enceinte servant à relâcher des larves; P = pièges (d'après QUINN, 1980). NG = nord géographique; NM = nord magnétique.

Un sens magnétique devrait donc être particulièrement utile aux oiseaux migrateurs. Trois termes demandent cependant à être définis au préalable. Le terme orientation réfère à tous les types de comportements orientés tandis que la navigation constitue une orientation particulière. Elle implique la capacité d'atteindre un endroit précis à partir d'un lieu distant et peu familier. La migration constitue un déplacement qui peut correspondre à une navigation (SCHMIDT-KOENIG, 1980). La navigation implique donc à la fois un compas (choix de la direction) et un sens cartographique (localisation de la position). Les études effectuées sur des oiseaux migrateurs et sur des pigeons domestiques montrent que les oiseaux possèdent un compas magnétique et éventuellement une carte magnétique.

De nombreuses expériences concernant les mécanismes de la navigation ont été réalisées sur le pigeon domestique. Cet oiseau, qui peut être facilement élevé en grand nombre, retourne directement au pigeonnier lorsqu'il est lâché à un endroit distant et inconnu. De plus, le pigeon navigue durant toute l'année. Même si le pigeon n'est probablement pas un modèle complet pour étudier la migration des oiseaux, cet oiseau possède certaines caractéristiques comme la mesure du temps et l'utilisation du soleil et du champ géomagnétique comme compas.

e.1. Compas magnétique

e.1.1. Pigeons

Pour étudier la navigation des pigeons, on lâche les oiseaux à quelques dizaines de kilomètres du pigeonnier et on observe la direction de départ des oiseaux jusqu'à ce qu'ils disparaissent à l'horizon. Ces données sont alors reportées sur un histogramme polaire (e.g. **figure 5**), chaque point correspondant à un oiseau. En outre, on indique sur le graphique la direction moyenne de départ (flèche) et la direction du pigeonnier (ligne pointillée). Certains chercheurs utilisent des émetteurs radio afin de suivre les pigeons pendant des trajets plus longs. Cependant, on ignore généralement ce qui se passe entre le moment où les pigeons disparaissent et le moment où ils arrivent au pigeonnier.

Lorsqu'on lâche des pigeons, ils cherchent leur direction durant les 3 premières minutes. Puis, ils utilisent un système de navigation jusqu'aux alentours du pigeonnier (voir GOULD, 1980). La précision de ce système de navigation a été déterminée en couvrant les yeux des pigeons avec des lentilles dépolies. Ces lentilles empêchaient toute vision détaillée de l'environnement, mais laissaient passer la lumière. Les pigeons munis de telles lentilles atterrissaient dans les environs du pigeonnier (de 0,5 à 5 km) sans pour autant être capables de rentrer (SCHMIDT-KOENIG et WALCOTT, 1978). Pour cela, ils ont besoin de voir où ils se trouvent.

Au cours de leur navigation, les pigeons utilisent le soleil comme compas par temps clair (KRAMER, 1953). Si les oiseaux peuvent utiliser le soleil comme compas, en tenant compte de sa course vers l'ouest, c'est qu'ils possèdent comme les abeilles une horloge interne. Cette hypothèse a été confirmée par KEETON (1969). Lorsqu'on lâche des pigeons élevés sous un éclairage décalé de 6 heures par rapport à la lumière naturelle, ils interprètent mal la position du soleil et en conséquence se trompent dans la direction du pigeonnier. Ainsi, lorsqu'on lâche ces oiseaux à midi, ils s'orientent comme si le soleil se trouvait à l'ouest (**figure 5**, en haut).

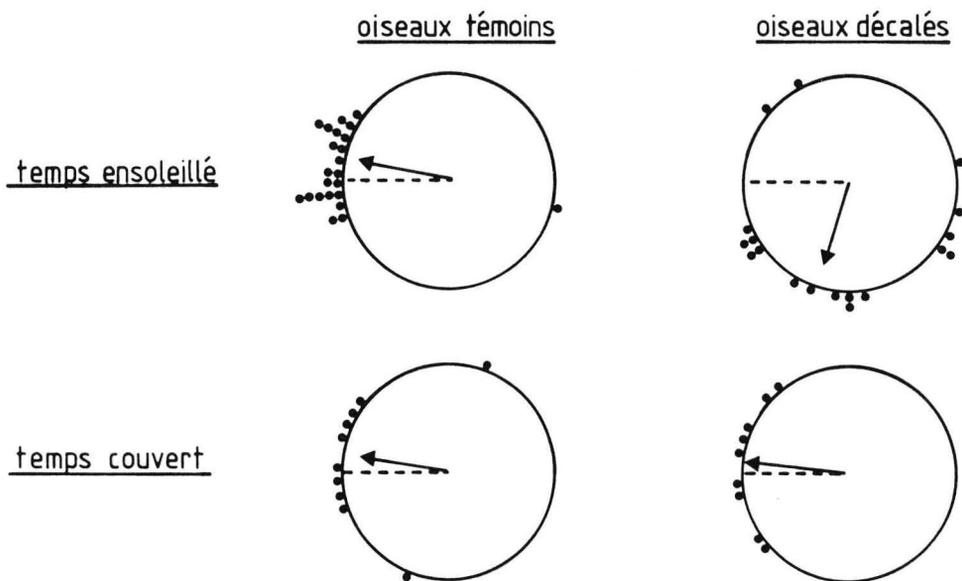


Figure 5. Histogrammes polaires montrant la direction de départ pour chaque pigeon (points noirs), la direction moyenne de départ (flèche) et la direction du pigeonnier (ligne pointillée). Les pigeons étaient lâchés par temps ensoleillé (en haut) ou par temps couvert (en bas). Les oiseaux décalés étaient élevés sous un éclairage décalé de 6 heures par rapport à la lumière naturelle (d'après GOULD, 1983).

Lorsque le ciel est couvert, les pigeons rentrent au pigeonnier sans tenir compte de la position du soleil. En effet, des pigeons élevés en éclairage décalé ne sont pas désorientés par temps couvert (**figure 5**, en bas) (KEETON, 1969). Ainsi, le compas solaire est remplacé par un autre système d'orientation lorsque le soleil n'est pas visible.

Les expériences de KEETON (1971) et de WALCOTT et GREEN (1974) ont montré qu'il s'agit d'un compas magnétique. Les pigeons munis d'aimants fixés sur leur nuque sont incapables de s'orienter par temps couvert. Par contre, par temps clair, les aimants ne perturbent pas l'orientation (KEETON, 1971) (**figure 6**). Lorsqu'on équipe la tête des pigeons avec de minuscules bobines magnétiques alimentées par piles, on observe un résultat semblable (WALCOTT et GREEN, 1974). Ainsi, exactement comme les larves de saumons (chapitre c.2), les pigeons utilisent différents mécanismes d'orientation de façon hiérarchique. Lorsque le soleil est visible, ils utilisent celui-ci comme compas. Lorsque le ciel est couvert, les pigeons s'orientent d'après le champ magnétique terrestre.

Cependant, le champ géomagnétique est la première information disponible aux jeunes. Des jeunes pigeons qui n'ont jamais vu le soleil matinal s'orientent correctement lorsqu'ils sont lâchés pour la première fois le matin par temps clair. Lorsqu'on fixe des aimants sur le dos de ces pigeons naïfs, ils sont désorientés, même lorsque le soleil est visible (contrairement à ce qu'on observe chez les pigeons adultes expérimentés; WILTSCHKO et al., 1981). Tout se passe donc comme si les jeunes oiseaux étaient obligés d'étalonner le mouvement du soleil sur leur compas magnétique (compas primaire) avant de pouvoir utiliser le soleil comme repère préférentiel (compas secondaire).

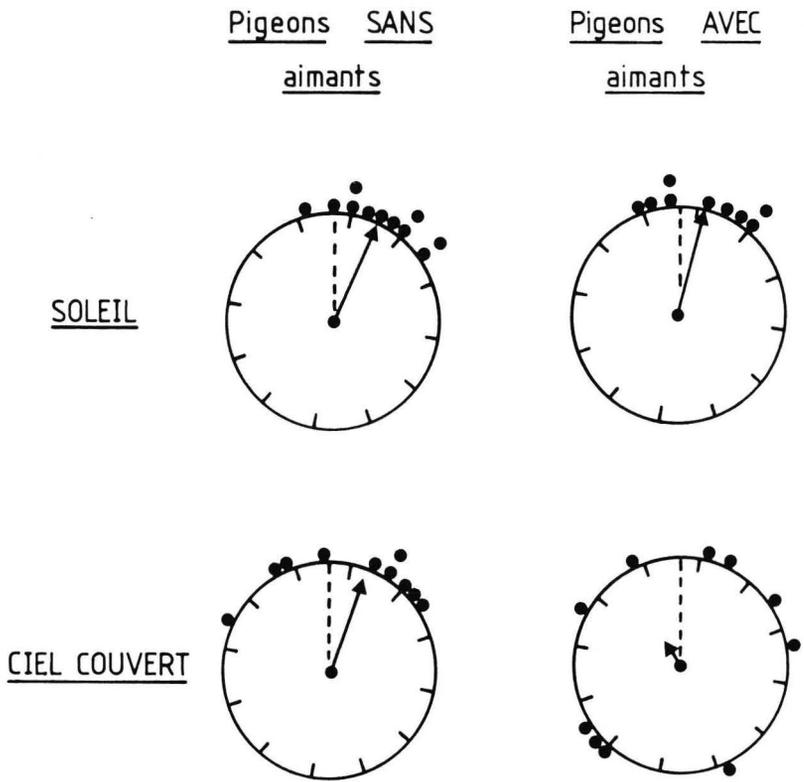


Figure 6. Histogrammes polaires montrant la direction de départ pour chaque pigeon (points noirs), la direction moyenne de départ (flèche) et la direction du pigeonnier (ligne pointillée). Les pigeons étaient lâchés par temps ensoleillé (en haut) ou par temps couvert (en bas) et étaient porteurs d'aimants ou de barres non-aimantées fixés sur leur nuque (d'après KEETON, 1972).

e.2.2. Oiseaux migrateurs

Les migrateurs nocturnes, comme le rouge-gorge (*Erithacus rubecula*), les fauvettes (du genre *Sylvia*) et le bruant indigo (*Passerina cyanea*), s'orientent par rapport aux étoiles (SAUER, 1957; EMLÉN, 1967; 1970). Cependant, des expériences réalisées dans des cages particulières (cages de KRAMER) ont montré que ces oiseaux sont également sensibles aux orientations du champ magnétique terrestre (WILTSCHKO, 1969; WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1975a et b; WILTSCHKO et al., 1971). Cette cage d'orientation a été décrite en détail (WILTSCHKO, 1968). Il s'agit d'une cage orthogonale, ayant 1 m de diamètre et 35 cm de hauteur (figure 7, en haut). Les parois sont en plastique opaque et lisse, obligeant ainsi les oiseaux à utiliser les 8 perchoirs (30 cm) disposés de façon radiale autour d'une tour orthogonale centrale. Chaque perchoir est relié à un interrupteur, permettant d'enregistrer automatiquement la position et l'activité de l'oiseau. La tour centrale contient 8 ouvertures autorisant l'oiseau à s'orienter suivant 8 directions. La cage est installée entre des bobines de HELMHOLTZ (2 m de diamètre) qui permettent de contrôler les différents paramètres du champ magnétique ambiant.

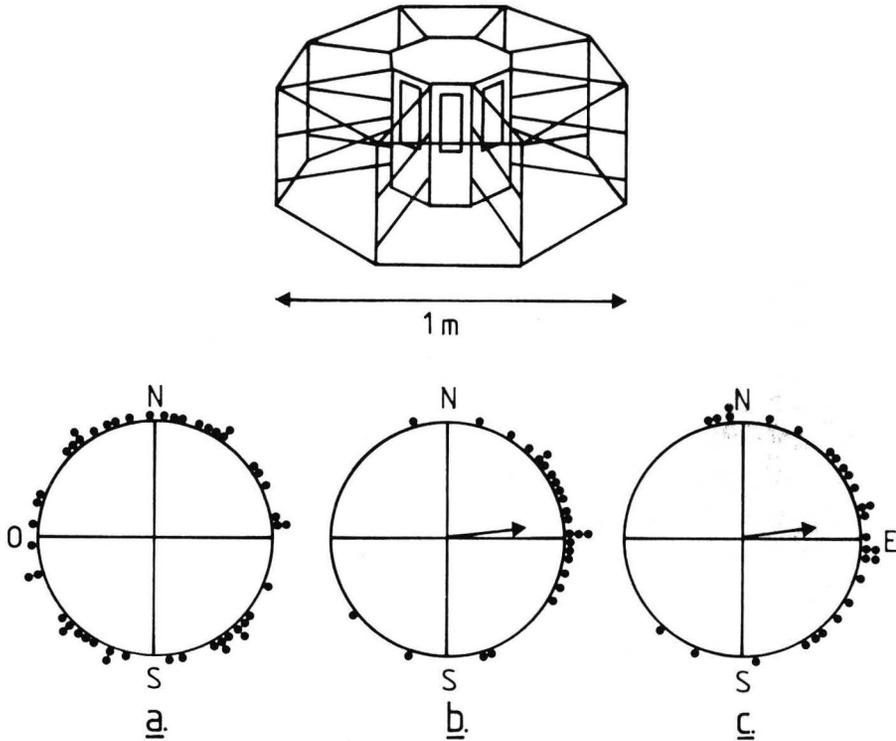


Figure 7. En haut : Cage de KRAMER.

En bas : Orientation des rouges-gorges dans une cage de KRAMER avec vue sur des étoiles artificielles : (a) en absence d'un champ magnétique, (b) en présence d'un champ magnétique et (c) après avoir calibré la boussole stellaire sur la boussole magnétique. Pour plus de détails, voir texte (d'après WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1976 et WILTSCHKO, 1968).

Afin de déterminer l'importance relative du compas magnétique et du compas stellaire, 45 rouges-gorges ont été capturés au cours de leur migration printanière et testés durant la nuit dans des cages d'orientation avec vue sur le ciel. Rappelons que les rouges-gorges européens nichent dans toutes les parties de l'Europe (excepté le nord de la Scandinavie) et le long des côtes de la Méditerranée (Maroc, Algérie et Tunisie). Certaines populations nordiques comprennent des migrateurs qui passent l'hiver dans les régions méditerranéennes et le nord du Sahara (voir WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1975b).

Placés dans le champ magnétique terrestre normal, les oiseaux sélectionnaient leur direction de migration habituelle (vers le nord au cours de la migration printanière). Lorsque le champ magnétique ambiant était tourné de 120° vers l'ESE, les rouges-gorges répondaient à cette modification avec un retard de trois nuits. Ils continuaient d'abord à s'orienter vers le nord géographique en s'orientant d'après les étoiles et changeaient seulement leur direction vers le nouveau nord magnétique (ESE géographique) après deux tests. Dans un champ magnétique partiellement annulé, les oiseaux testés préalablement dans le champ géomagnétique continuaient à s'orienter vers le nord tandis que les oiseaux testés préalablement dans le champ magnétique orienté vers l'ESE préféraient la direction ESE (WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1975b).

Tout se passe donc comme si les rouges-gorges préféraient le compas stellaire au compas magnétique au moment de leur capture. Puis, après quelques nuits, ils détectent la discordance entre ces deux systèmes d'orientation et recalibrent leur compas stellaire sur la nouvelle orientation du champ magnétique. Que le compas magnétique est le système d'orientation primaire et probablement inné et que la signification directionnelle attribuée à la position des étoiles provient du compas magnétique a été montré par une autre série d'expériences réalisées en laboratoire. Des rouges-gorges étaient testés dans des cages d'orientation avec vue sur un ciel artificiel comprenant 16 "étoiles artificielles". Celui-ci était constitué d'une planche circulaire d'1,5 m de diamètre et suspendue 85 cm au-dessus de la cage d'orientation. Seize trous faiblement illuminés constituaient les seize étoiles (WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1976). En l'absence d'un champ magnétique ambiant, les oiseaux ne montraient pas d'orientation préférentielle, ce qui montre que la position relative des étoiles artificielles ne contenait pas d'information sur la direction de migration (figure 7, a). L'expérience principale comprenait deux tests. Lorsque les oiseaux étaient testés en présence des étoiles artificielles et d'un champ magnétique adéquat (test 1), ils s'orientaient suivant le nord magnétique (figure 7, b). Au cours d'un deuxième test (test 2), la position des étoiles artificielles était maintenue identique tandis que le champ magnétique était annulé. Cette fois-ci, les oiseaux s'orientaient correctement vers le nord en utilisant comme référence la position des étoiles (figure 7, c). Ces expériences confirment que le compas magnétique est le système d'orientation primaire et que les oiseaux transfèrent l'information directionnelle du champ magnétique sur la position des étoiles, utilisée par la suite comme référence (système d'orientation secondaire). Ceci est en accord avec les données obtenues chez le pigeon domestique. Les jeunes pigeons sont en effet obligés d'étalonner le mouvement du soleil sur leur compas magnétique (voir chapitre e.1.1.). Une fois calibrée, la boussole solaire plus précise devient alors dominante. Cette utilisation hiérarchique du compas céleste et du compas magnétique implique l'existence d'un système de calibrage. Seul le système d'orientation primaire doit être inné tandis que tous les autres systèmes d'orientation (soleil, étoiles, vent, repères géographiques, etc...) peuvent être étalonnés grâce à celui-ci (pour revue : WILTSCHKO, 1980).

L'importance relative du compas stellaire et du compas magnétique peut varier d'une espèce à l'autre. Tandis que les rouges-gorges attribuent une nouvelle information directionnelle aux étoiles suite à une modification du champ magnétique seulement après quelques nuits (voir plus haut), la réponse des fauvettes du genre *Sylvia* (*Sylvia borin* et *Sylvia communis*) est pratiquement instantanée (WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1975a). Cette différence entre les deux espèces pourrait s'expliquer par le fait que les rouges-gorges n'effectuent que des courtes migrations et que les fauvettes étudiées migrent sur des grandes distances. Ainsi, la fauvette des jardins, *Sylvia borin*, migre de l'Europe centrale vers l'Afrique tropicale et certains individus de la Fauvette grisette, *Sylvia communis*, passent au-delà de l'équateur lors de leurs migrations (voir WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1975a). Les migrants parcourant de telles distances ont besoin d'ajuster régulièrement leur compas stellaire car la configuration des étoiles change complètement au cours de leur migration. Par contre, les rouges-gorges peuvent utiliser la même configuration des étoiles pendant leur court trajet (WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1975b).

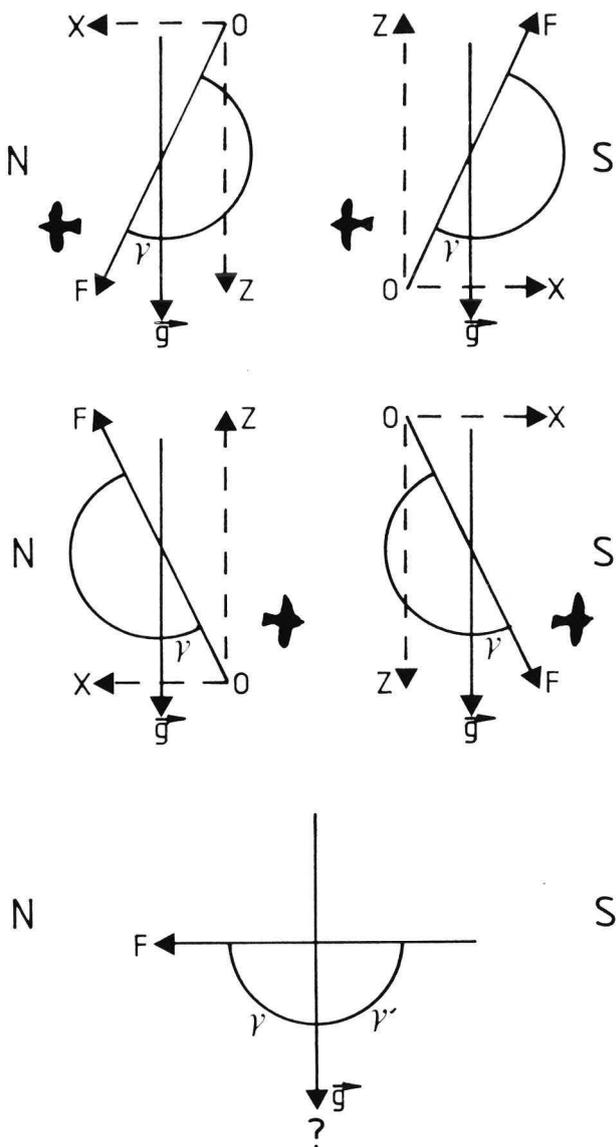


Figure 8. Section à travers le champ magnétique, parallèlement à la force de gravité \vec{g} et à l'axe N-S créé à l'intérieur d'une cage de Kramer. \vec{OF} = vecteur magnétique expérimental et ses projections horizontale (\vec{OX}) et verticale (\vec{OZ}). Gamma est l'angle le plus petit entre le vecteur de gravité et le vecteur magnétique. Les rouges-gorges, testés durant leur migration printannière, prennent comme nord la direction dans laquelle \vec{OF} et \vec{g} forment le plus petit angle gamma (d'après WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1972).

e.2. Adaptations aux inversions du champ géomagnétique

Nous avons vu que l'orientation du champ magnétique terrestre s'est inversé de nombreuses fois depuis l'apparition et la diversification des oiseaux au début du tertiaire (chapitre 2). Cette inversion de polarité n'affecte cependant pas l'orientation des oiseaux. En effet, ceux-ci ne détectent pas l'orientation N-S du champ géomagnétique mais son inclinaison I .

Ceci a été montré en étudiant l'orientation des rouges-gorges dans des cages de KRAMER (WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1972). L'orientation ainsi que l'intensité du champ magnétique dans les cages étaient contrôlées grâce à des bobines de HELMHOLTZ de 2 m de diamètre. Les résultats obtenus sont résumés dans la **figure 8** et montrent que les rouges-gorges déterminent la direction du nord magnétique en mesurant l'inclinaison (I) du champ magnétique (\vec{F}) sans tenir compte de sa polarité. Comme nous venons de le voir, le champ géomagnétique est incliné vers le bas dans l'hémisphère nord et I augmente en s'approchant des pôles magnétiques (chapitre 2). Les oiseaux prennent alors comme nord la direction dans laquelle les lignes de champ (\vec{F}) forment avec le vecteur de gravité (\vec{g}) le plus petit angle gamma, quelle que soit l'orientation de \vec{F} et de sa projection horizontale ou verticale. Ainsi, lorsque $I = 0$, c'est-à-dire $\gamma = 90^\circ$, le rouge-gorge est incapable de s'orienter. Ces résultats ont été confirmés pour la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) (VIEHMANN, 1978).

Un système d'orientation basé sur la mesure de I du champ magnétique terrestre n'est évidemment pas fonctionnel à l'équateur où $I = 0$. Au sud de l'équateur, le plus petit angle gamma indique alors la direction sud. On ne sait pas quel système d'orientation certaines espèces de fauvettes utilisent lorsqu'elles traversent l'équateur (WILTSCHKO et WILTSCHKO, 1972).

L'expérience réalisée par WALCOTT et GREEN (1974) chez le pigeon domestique suggère que ces oiseaux déterminent également le nord en mesurant l' I du champ géomagnétique. Comme décrit au chapitre e.1.1., ces chercheurs avaient fixé des bobines sur la tête des pigeons. Ces bobines étaient alimentées par un courant électrique provenant de piles fixées sur le dos des animaux. Par temps couvert, les pigeons retournaient au pigeonnier si le champ magnétique (\vec{H}) créé par la bobine pointait vers le bas (comme c'est le cas dans l'hémisphère nord où toutes les expériences décrites ont été réalisées). Cependant, lorsque \vec{H} pointait vers le haut, les pigeons s'en-voaient dans le sens opposé au pigeonnier (WALCOTT et GREEN, 1974; pour revue et figures : GOULD, 1983).

e.3. Carte magnétique

La navigation implique à la fois le choix d'une direction (compas) et la localisation de la position où se trouve l'oiseau (carte comprenant au minimum deux coordonnées). Alors que l'existence d'une boussole magnétique, solaire ou stellaire est maintenant démontrée chez les oiseaux (chapitres e.1. et e.2.), le sens cartographique reste une énigme (pour revue : GOULD, 1982, 1983; MOORE, 1980 et SCHMIDT-KOENIG, 1980). Déjà en 1947, YEAGLEY proposait que les pigeons pourraient localiser leur position en mesurant à la fois l'intensité du champ magnétique terrestre (F) et la force de *Coriolis* liée à la rotation du globe (YEAGLEY, 1947, 1951). Comme le pôle magnétique se trouve à environ 2300 km du pôle géographique (= axe de rotation) (chapitre 2), les isoclines de F et de la force de *Coriolis* forment une grille bidirectionnelle.

Cette hypothèse a été invalidée par des considérations expérimentales et théoriques (GOULD, 1983). D'autres mécanismes permettant à l'oiseau de déterminer sa position ont alors été proposés. Il s'agit d'infrasons, de la lumière polarisée, de l'olfaction et du mouvement du soleil (pour revue et discussion : GOULD, 1982, 1983; SCHMIDT-KOENIG, 1980; ainsi que la section spéciale consacrée à l'orientation du pigeon dans le vol. 76A de Comparative Physiology, 1983). Actuellement, presque trente ans après YEAGLEY, on ne possède que quelques données qui suggèrent que le sens cartographique des oiseaux est magnétique et basé sur les faibles variations locales du champ magnétique terrestre. Rappelons que $\vec{F} = + 24\ 000$ gammas à l'équateur et augmente d'environ 3 à 5 gammas/km jusqu'au pôle où $\vec{F} = 62\ 000$ gammas et que la valeur de I augmente de 0° à 90° de l'équateur vers le pôle magnétique. Pour expliquer la précision avec laquelle les pigeons munis de lentilles dépolies naviguent (SCHMIDT-KOENIG et WALCOTT, 1978; voir chapitre e.1.1), les oiseaux devraient être capables de détecter des variations aussi faibles que 10 à 30 gammas pour F et de $0,03^\circ$ pour I. Aussi invraisemblable que cela puisse paraître, de nombreuses études comportementales suggèrent que les pigeons (et d'autres oiseaux) sont en effet doués d'une telle sensibilité.

En utilisant une soufflerie aménagée en tunnel de vol, BOOKMAN (1977) a été capable de conditionner des pigeons à discriminer entre la présence et l'absence d'un champ magnétique de 50 000 gammas (= \vec{F} du champ géomagnétique; voir cependant KREITHEN et al., 1974; BEAUGRAND, 1976). De même, les orages magnétiques (variations de \vec{F} de 10 à 1000 gammas) affectent l'orientation des pigeons (jusqu'à 40°) et retardent leur retour au gîte (KEETON et al., 1974; WALCOTT, 1978). Les migrations nocturnes des passeraux sont également perturbées par des orages magnétiques (MOORE, 1977).

Ces observations impliquent une sensibilité magnétique des oiseaux de 10 à 30 gammas. Comme les orages magnétiques n'affectent pratiquement pas l'orientation du champ magnétique terrestre et comme la désorientation des pigeons était observée par temps clair lorsque la boussole solaire était disponible (le compas solaire domine le compas magnétique, voir chapitre e.1.1), le phénomène observé affecte probablement le sens cartographique des oiseaux et pas leur sens compas (GOULD, 1980).

En plus, on connaît un certain nombre de sites géographiques qui présentent des anomalies importantes du champ magnétique terrestre dues, par exemple, à des masses métalliques. Lorsqu'on lâche les pigeons à ces endroits, leur direction de disparition est complètement aléatoire, même lorsque le soleil est parfaitement visible et que ces variations de l'intensité du champ géomagnétique par rapport à son intensité moyenne sont faibles (0,1 à 6 %). La désorientation des oiseaux semble donc plutôt concerner leur sens cartographique (WALCOTT, 1978; GOULD, 1982, 1983; voir également LEDNOR et WALCOTT, 1984; YORKE, 1981).

LARKIN et KEETON (1976) ont montré que ce sont réellement les anomalies du champ magnétique terrestre qui causent la désorientation des pigeons. Lorsqu'ils lâchaient des pigeons munis ou dépourvus d'aimants, l'orientation des oiseaux dépourvus d'aimant était corrélée négativement avec l'indice K mesurant les perturbations magnétiques tandis que la présence d'un aimant masquait l'influence de K.

e.4. Mécanisme de perception

Comme chez les bactéries magnétotactiques, les abeilles et certaines espèces de poissons, on a découvert récemment chez le pigeon grâce au SQUID de la magnétite en quantité correspondant à environ 10^7 à 10^8 cristaux (WALCOTT et al., 1979). Ceux-ci sont composés d'un seul domaine (80 à 100 nm) et possèdent donc comme chez les autres systèmes biologiques étudiés un moment magnétique maximal (voir chapitre a.3). Leur composition a été déterminée par microscopie, spectroscopie aux rayons X et mesure du point de CURIE. Les cristaux étaient toujours localisés dans un petit morceau de tissu richement innervé de plus ou moins 2 mm d'épaisseur et situé entre le cerveau postérieur et la nuque (WALCOTT et al., 1979). Les expériences montrant que les pigeons sont désorientés par temps couvert par des bobines fixées sur leurs têtes suggèrent en effet que le compas magnétique se trouve au niveau de la tête ou au niveau de la nuque des animaux (WALCOTT et GREEN, 1974). Cependant, ces résultats ne prouvent pas encore que ces structures magnétiques permettent effectivement aux pigeons de percevoir l'orientation et les variations du champ magnétique terrestre.

La localisation de la magnétite semble variable. Contrairement à WALCOTT et ses collaborateurs (1979), PRESTI et PETTIGREW (1980) ne trouvent pas de rémanence magnétique à l'intérieur de la tête mais bien au niveau de la musculature du cou. Des cristaux de magnétite, couplés à des récepteurs musculaires exerçant des mouvements de force, pourraient également être à la base de la sensibilité magnétique des pigeons. Ces auteurs ont également mis en évidence une rémanence magnétique chez d'autres espèces d'oiseaux migrateurs (PRESTI et PETTIGREW, 1980).

F. MAMMIFERES

De la magnétite a été également localisée au niveau de la tête du dauphin (*Delphinus delphis*) dans une région richement innervée et située entre le crâne et le cerveau (ZOEGER et al., 1981). Cependant, on sait peu de chose sur une éventuelle sensibilité magnétique des mammifères et peu d'études ont été consacrées aux rongeurs (cité par KIRSCHVINK, 1982) et aux êtres humains.

Des études corrélatives montrant des relations entre perturbations magnétiques (e.g. orages magnétiques) et fréquence d'attaques cardiaques (MALIN et SRIVASTAVA, 1979, voir cependant LIPA et al., 1976), le nombre d'admission et le comportement des patients dans les hôpitaux psychiatriques (FRIEDMAN et al., 1963; FRIEDMAN et al., 1965) ainsi que les performances de réactions (FRIEDMAN et al., 1967) suggèrent que l'homme lui aussi est sensible aux variations importantes de l'intensité du champ géomagnétique. En 1980, BAKER a publié des résultats suggérant que les êtres humains possèdent une boussole magnétique et sont capables de s'orienter d'après le champ magnétique terrestre. Des étudiants, à qui on avait bandé les yeux, étaient transportés par temps couvert en bus pendant des kilomètres, en suivant un circuit tortueux dans les alentours de Manchester. Avant le début de l'expérience, on fixait des barres aimantées à l'arrière de la tête de 15 individus tandis que 16 autres sujets expérimentaux étaient munis de barres semblables non-magnétiques. Tous les étudiants pensaient qu'ils étaient porteurs d'aimants. A la fin du circuit, alors qu'ils avaient toujours les yeux bandés, les sujets contrôlés étaient capables d'indiquer la direction de départ tandis que ce n'était pas le cas pour les sujets portant des aimants (BAKER, 1980). Cependant, GOULD et ABLE (1981) ont été incapables de reproduire ces résultats. Ils ont alors invité BAKER à Princeton pour qu'il les y reproduise lui-même.

Ces tentatives n'ont malheureusement pas été couronnées de succès (GOULD et ABLE, 1981).

4. CONCLUSIONS

Il y a 20 ans, la plupart des scientifiques ne prenaient pas au sérieux l'idée de la sensibilité magnétique des systèmes biologiques. Il existait tout d'abord la difficulté de démontrer de façon convaincante l'existence d'une réponse magnétique chez les animaux et d'autre part, on ne connaissait pas de récepteur suffisamment sensible permettant de détecter les faibles variations du champ géomagnétique. Cette opinion a fondamentalement changé suite aux travaux de BLAKEMORE et de ses collaborateurs (1975) sur le magnétotactisme des bactéries et de KEETON (1971) et WILTSCHKO (1968) sur l'orientation des oiseaux dans le champ géomagnétique. L'intérêt considérable qu'a suscité l'étude de l'influence du champ magnétique terrestre sur l'orientation des systèmes biologiques est bien illustré par le fait que 38 % des références citées au cours de cette revue sont parues dans Science ou dans Nature.

Il est maintenant démontré que certaines bactéries et de nombreuses espèces animales possèdent une boussole magnétique. Les difficultés qu'ont éprouvé les chercheurs à prouver son existence peuvent s'expliquer par le fait que les animaux ne possèdent pas un seul, mais plusieurs systèmes d'orientation. Ceux-ci sont alors utilisés de façon hiérarchique suivant les conditions du milieu. Ainsi, les poissons et les oiseaux utilisent de préférence leur boussole solaire ou stellaire par temps clair et ce n'est que lorsque le ciel est couvert qu'ils s'orientent d'après le champ magnétique terrestre. Cependant, les données obtenues chez les oiseaux migrateurs nocturnes et chez le pigeon domestique montrent que c'est le compas magnétique qui est le système d'orientation primaire. Avant d'utiliser le soleil ou les étoiles comme indicateurs préférentiels de direction, les oiseaux doivent d'abord calibrer la position des astres sur leur compas magnétique. C'est seulement après qu'ils utilisent de préférence ces systèmes secondaires d'orientation faciles et plus précis. Cependant, depuis l'apparition et la diversification des oiseaux à la fin du tertiaire, la polarité du champ géomagnétique (\vec{M}) s'est inversée tous les quelques milliers d'années. Les oiseaux migrateurs sont adaptés à ces changements car tout simplement, ils ne tiennent pas compte de la polarité de \vec{M} . En effet, ils déterminent la direction nord en mesurant l'inclinaison I . Comme \vec{M} est incliné vers le bas dans l'hémisphère nord, les oiseaux prennent pour nord la direction dans laquelle les lignes de champ et le vecteur de gravité forment le plus petit angle. Par contre, les espèces d'insectes, de poissons (au moins les larves de saumons) et d'amphibiens, chez lesquels on a mis en évidence une sensibilité magnétique, mesurent la polarité de la composante horizontale de \vec{M} . Il est possible que, chez ces animaux, le compas magnétique ne constitue pas le système primaire mais qu'il soit calibré sur un autre système d'orientation. Chez les bactéries magnétotactiques, qui mesurent également la polarité de \vec{M} , c'est la sélection naturelle qui favorise les individus chez lesquels la polarité des magnétosomes correspond à la polarité du champ géomagnétique.

Malheureusement, le mécanisme de perception des faibles variations du champ magnétique terrestre n'est pas connu. La découverte de cristaux de magnétite chez de nombreux systèmes biologiques sensibles au champ magnétique terrestre est une voie prometteuse. Cependant, une causalité entre la présence de magnétite et l'orientation magnétique n'a été prouvée que dans le cas des bactéries du genre *Aquaspirillum*.

Lorsqu'on cultive ces bactéries dans un milieu pauvre en fer, elles cessent de synthétiser les magnétosomes (grains composés de magnétite) et comme conséquence, leur comportement magnétotactique disparaît.

La localisation variable de la magnétite, même à l'intérieur d'une même espèce reste un problème majeur. De plus, on a découvert de la rémanence magnétique dans des structures qui ne sont pas impliquées dans le contrôle de l'orientation : tumeurs des poumons chez la souris (KIRSCHVINK et al., 1982) et glande surrénale chez l'homme (KIRSCHVINK, 1981).

Les nombreuses données comportementales fournissent cependant des informations précieuses en ce qui concerne les propriétés du (ou des) récepteur(s) magnétique(s) impliqué(s) (sensibilité, précision, vitesse d'adaptation à des modifications de \vec{F} , mesure de la polarité ou de l'inclinaison, etc...) (voir KIRSCHVINK, 1982).

Alors qu'il est bien établi que de nombreux animaux qui naviguent possèdent un compas magnétique, il n'est pas encore démontré si les faibles variations locales du champ magnétique terrestre fournissent une ou même les deux coordonnées nécessaires pour permettre à l'animal de déterminer sa position (= sens cartographique). Le pigeon domestique et les oiseaux migrateurs possèdent en tout cas une sensibilité magnétique suffisante.

Finalement, les travaux de MARTIN et LINDAUER montrent que les variations de l'intensité du champ magnétique terrestre ne permettent pas seulement l'orientation des systèmes biologiques dans l'espace mais également dans le temps. Les abeilles synchronisent en effet leurs rythmes circadiens internes en utilisant les variations journalières constantes de l'intensité du champ magnétique terrestre comme facteurs de la synchronisation. (Zeitgeber).

REMERCIEMENTS

Je remercie le Professeur E. SCHOFFENIELS pour l'intérêt apporté à mon travail et le Docteur J. BALTHAZART pour la lecture critique du manuscrit. Je remercie également mon épouse Marie-Hélène pour le travail dactylographique. M. Schumacher est Aspirant au Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS).

BIBLIOGRAPHIE

- BAKER, R.R., 1980.
Goal orientation by blindfolded humans after long-distance displacement : Possible involvement of a magnetic sense.
Science, 210 : 555-557.
- BALKWILL, D.L., MARATEA, D. et BLAKEMORE, R.P., 1980.
Ultrastructure of a magnetotactic *Spirillum*.
J. Bacteriol., 141 : 1399-1408.
- BEAUGRAND, J.P., 1976.
An attempt to confirm magnetic sensitivity in the pigeon, *Columba livia*. J. Comp. Physiol., 110 : 343-355.
- BECKER, G., 1965.
Zur Magnetfeld Orientierung von Dipteren.
Z. vergl. Physiol., 51 : 135-150.
- BECKER, G., 1971.
Magnet-Einfluss auf die Galeriebau - Richtung bei Termiten.
Naturwissenschaften, 58 : 60-61.
- BECKER, G. (1976).
Reaction of termites to weak alternating magnetic fields.
Naturwissenschaften, 63 : 201-202.
- BISHOP, S.C., 1943.
Handbook of salamanders. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- BLAKEMORE, R., 1975.
Magnetotactic bacteria.
Science, 190 : 377-379.
- BLAKEMORE, R. et FRANKEL, R., 1982.
Le déplacement des bactéries dans un champ magnétique.
Pour la Science, 52 : 14-22.
- BLAKEMORE, R.P., FRANKEL, R.B. et KALMIJN, A.J., 1980.
South-seeking magnetotactic bacteria in the southern hemisphere.
Nature, 266 : 384-385.
- BOOKMAN, M.A., 1977.
Sensitivity of the homing pigeon to an earth-strength magnetic field.
Nature, 267 : 340-342.
- BROWN, F.A. jr., 1966.
Effects and after-effects on planarians of reversals of the horizontal magnetic vector. Nature, 209 : 533-535.
- BROWN, F.A., jr., BARNWELL, F.H. et WEBB, H.M., 1964.
Biol. Bull., 127 : 221.
- BROWN, H.R., ILYINSKI, O.B., MURAVEJKO, V.M., CORSHKOV, E.S. et FONAREV, G.A., 1976.
Evidence that geomagnetic variations can be detected by lorenzianic ampullae. Nature, 277 : 648-649.
- DYER, F.C. et GOULD, J.L., 1981.
Honey bee orientation : A backup system for cloudy days.
Science, 214 : 1041-1042.

- EIBL-EIBESFELD, I., 1977.
Ethologie. Biologie du comportement. NEB, Eds Scientifiques, Paris.
- EMLÉN, S.T., 1967.
Migratory orientation in the Indigo Bunting, *Passerina cyanea*. Part 1 :
The evidence for celestial cues. Auk, 84 : 309-342.
- EMLÉN, S.T., 1970.
Celestial rotation : Its importance in the development of migratory
orientation. Science, 170 : 1198-1201.
- FIELDS, R.D. et LANGE, G.D., 1980.
Electroreception in the ratfish (*Hydrolagus colliei*).
Science, 207 : 547-548.
- FRANKEL, R.B., BLAKEMORE, R.P., TORRES de ARANJO, F.F.,
ESQUIVEL, D.M.S. et DANON, J. 1981.
Magnetotactic bacteria at the geomagnetic equator.
Science, 212 : 1267-1270.
- FRIEDMAN, H., BECKER, R.O. and BACHMAN, C.H., 1963.
Geomagnetic parameters and psychiatric hospital admissions.
Nature, 200 : 626-628.
- FRIEDMAN, H., BECKER, R.O. and BACHMAN, C.H., 1965.
Psychiatric ward behaviour and geophysical parameters.
Nature, 205 : 1050-1052.
- FRIEDMAN, H., BECKER, R.O. and BACHMAN, C.H., 1967.
Effect of magnetic fields on reaction time performance.
Nature, 213 : 949-950.
- FRISCH, K. von, 1948.
Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache.
Naturwissenschaften, 35 : 12-13 et 38-43.
- FRISCH, K. von, 1954.
The dancing bees. London, Methuen.
- FRISCH, K. von, 1967.
The dance and orientation of bees. Harvard Univ. Press.
- GOULD, J.L., 1980a.
The case for magnetic sensitivity in birds and bees. (Such as it is).
American Scientist, 68 : 256-267.
- GOULD, J.L., 1980b.
Sun compensation by bees.
Science, 207 : 545-547.
- GOULD, J.L., 1982.
The map sense of pigeons.
Nature, 296 : 205-211.
- GOULD, J.L., 1983.
L'orientation des pigeons.
La Recherche, 141 : 186-197.

- GOULD, J.L. et ABLE, K.P., 1981.
Human homing : An elusive phenomenon. Science, 212 : 1061-1063.
- GOULD, J.L., KIRSCHVINK, J.L. et DEFFEYES, K.S., 1978.
Bees have magnetic remanence.
Science, 201 : 1026-1028.
- ISING, G., 1945.
Die physikalische Möglichkeit eines tierischen Orientierungssinnes auf Basis der Erdrotation. Ark. Nat. Atron. Fys., 32A : 1-23.
- KALMIJN, A.J., 1974.
The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. Dans : Handbook of sensory physiology (vol. 2), Ed. : Ed. A. Fessard, Springer-Verlag, Berlin : pp. 147-200.
- KEETON, W.T., 1969.
Orientation by pigeons : Is the sun necessary ?
Science, 165 : 922-928.
- KEETON, W.T., 1971.
Magnets interfere with pigeon homing.
Proc. Natl. Acad. Sc., 68 : 102-106.
- KEETON, W.T., 1979.
Avian orientation and navigation.
Ann. Rev. Physiol., 41 : 353-366.
- KEETON, W.T., LARKIN, T.S. et WINDSOR, D.M., 1974.
Normal fluctuations in the earth's magnetic field influence pigeon orientation. J. Comp. Physiol., 95 : 95-103.
- KIRSCHVINK, J.L., 1981.
Ferromagnetic crystals (magnetite?) in human tissue.
J. exp. Biol., 92 : 333-335.
- KIRSCHVINK, J.L., 1982.
Birds, bees and magnetism.
TINS, May 1982 : 160-167.
- KIRSCHVINK, J.L., TABRAK, F.L. et BATKIN, S., 1982.
Ferromagnetism in two mouse tumours.
J. exp. Biol., 101 : 321-326.
- KRAMER, G., 1953.
Die Sonnenorientierung der Vögel.
Verh. Deut. Zool. Ges. Freiburg, 1952 : pp. 72-84.
- KREITHEN, M.L. et KEETON, W.T., 1974.
Attempts to condition homing pigeons to magnetic stimuli.
J. Comp. Physiol., 91 : 355-362.
- LARKIN, T.S. et KEETON, W.T., 1976.
Bar magnets mask the effect of normal magnetic disturbances on pigeon orientation. J. Comp. Physiol., 110 : 227-231.

- LE BORGNE, E., 1977.
 Champ magnétique terrestre. Dans : La terre, les eaux, l'atmosphère,
 Ed. : Terrien, J., Gauthier-Villars, Paris : pp. 89-104.
- LEDNOR, A.J. et WALCOTT, C., 1984.
 The orientation of pigeons at gravity anomalies.
J. exp. Biol., 111 : 259-263.
- LINDAUER, M. et MARTIN, H., 1968.
 Die Schwereorientierung der Bienen unter dem Einfluss des Erdmagnet-
 feldes. Z. vergl. Physiol., 60 : 219-243.
- LINDAUER, M. et MARTIN, H., 1972.
 Magnetic effects on dancing bees. Dans : Animal orientation and Navi-
 gation, Ed. Galler, S.R., U.S. Govt. Printing Office : pp. 559-567.
- LIPA, B.J., STURROCK, P.A. et ROGOT, E., 1976.
 Search for correlation between geomagnetic disturbances and mortality.
Nature, 259 : 302-304.
- LOWENSTAM, H.A., 1967.
 Lepidocrocite, an apatite mineral, and magnetite in teeth of chitons
 (*Polyplocophora*). Science, 156 : 1373-1375.
- LOWENSTAM, H.A., 1981.
 Minerals formed by organisms.
Science, 211 : 1126-1131.
- MALIN, S.R. et SRIVASTAVA, B.J., 1979.
 Correlation between heart attacks and magnetic activity.
Nature, 277 : 646-648.
- MARTIN, H. et LINDAUER, M., 1977.
 Der Einfluss des Erdmagnetfeldes auf die Schwereorientierung der
 Honigbiene (*Apis mellifica*). J. Comp. Physiol., 122 : 145-187.
- MOORE, B.R., 1980.
 Is the homing pigeon's map geomagnetic ?
Nature, 285 : 69-70.
- MOORE, F.R., 1977.
 Geomagnetic disturbance and the orientation of nocturnally migrating
 birds. Science, 196 : 682-684.
- O'LEARY, D.P., VILCHES-TROYA, J., DUNN, R.F. et COMPAS-MUNOZ,
 A., 1981. Magnets in guitarfish vestibular receptors.
Experientia, 37 : 86-88.
- PALMER, J.D., 1963.
 Organismic spatial orientation in very weak magnetic fields.
Nature, 198 : 1061-1062.
- PETLEY, B.W., 1982.
 Les "squid". La Recherche, 13 : 603-613.
- PHILLIPS, J.B., 1977.
 Use of the earth's magnetic field by orienting cave salamanders
 (*Eurycea lucifuga*). J. Comp. Physiol., 121 : 273-288.

- PRESTI, D. et PETTIGREW, J.D., 1980.
 Ferromagnetic coupling to muscle receptors as a basis for geomagnetic field sensitivity in animals. Nature, 285 : 99-101.
- QUINN, T.P., 1980.
 Evidence for celestial and magnetic - compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry. J. Comp. Physiol., 137 : 243-248.
- QUINN, T.P. et BRANNON, E.L., 1982.
 The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts. J. Comp. Physiol., 147 : 547-552.
- QUINN, T.P., MERRILL, R.T. et BRANNON, E.L., 1981.
 Magnetic field detection in sockeye salmon. J. Exp. Zool., 217 : 137-142.
- ROGERS, J., FOX, J.M. et AITKEN, M.J., 1979.
 Magnetic anisotropy in ancient pottery. Nature, 277 : 644-646.
- SAUER, F., 1957.
 Die Sternorientierung nachtlich ziehender Grasmucken (*Sylvia atricapilla*, *borin* und *curruca*). Z. Tierpsychol., 14 : 29-70.
- SCHMIDT, KOENIG, K., 1980.
 Bird orientation and navigation. TINS, 3 : 137-140.
- SCHMIDT-KOENIG, K. et WALCOTT, C., 1978.
 Tracks of pigeons homing with frosted lenses. Anim. Behav., 26 : 480-486.
- SMITH, R.J.F., 1985.
 The control of fish migration. Springer Verlag, Berlin.
- UEXKULL, J. von, 1921.
 Umwelt und Innenwelt der Tiere. 2. Aufl. Berlin.
- VIEHMANN, W., 1978.
 The magnetic compass of blackcaps (*Sylvia atricapilla*). Behaviour, 68 : 24-30.
- WALCOTT, C., 1978.
 Anomalies in the earth's magnetic field increase the scatter of pigeon's vanishing bearings. Dans : Animal migration, navigation and homing, Eds. : Schmidt-Koenig, K. et Keeton, W.T., Springer-Verlag, Berlin : pp. 143-151.
- 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.
- WALCOTT, C., GOULD, J.L. et KIRSCHVINK, J.L., 1979.
 Pigeons have magnets. Science, 205 : 1027-1029.
- WALKER, N.M., DIZON, A.E. et KIRSCHVINK, J.L., 1982.
 Geomagnetic field detection by yellowfin tuna. Ocean, 82 : 855-758.

- WALTON, D., 1979.
Geomagnetic intensity in Athens between 2000 BC and AD 400.
Nature, 277 : 643-644.
- WILTSCHKO, W., 1968.
Über den Einfluss statischer Magnetfelder auf die Zugorientierung der Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*). Z. Tierpsychol., 25 : 537-558.
- WILTSCHKO, W., 1980.
The earth's magnetic field and bird orientation.
TINS, 3 : 140-143.
- WILTSCHKO, W. et WILTSCHKO, R., 1972.
Magnetic compass of european robins.
Science, 176 : 62-64.
- WILTSCHKO, W. et WILTSCHKO, R., 1975a.
The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. I. Autumn experiments with european warblers (*Gen. Sylvia*). Z. Tierpsychol., 37 : 337-355.
- WILTSCHKO, W. et WILTSCHKO, R., 1975b.
The interaction of stars and magnetic field in the orientation system of night migrating birds. II. Spring experiments with european robins (*Erithacus rubecula*). Z. Tierpsychol., 39 : 265-282.
- WILTSCHKO, W. et WILTSCHKO, R., 1976.
Interrelation of magnetic compass and star orientation in night-migrating birds. J. Comp. Physiol., 109 : 91-99.
- WILTSCHKO, W., HOCK, H. et MERKEL, F.W., 1971.
Outdoor experiments with migrating european robins in artificial magnetic fields. Z. Tierpsychol., 29 : 409-415.
- WILTSCHKO, R., NOHR, D. et WILTSCHKO, W., 1981.
Pigeons with a deficient sun compass use the magnetic compass.
Science, 214 : 343-345.
- YEAGLEY, H.L., 1947.
A preliminary study of a physical basis of bird navigation.
J. appl. Physics, 18 : 1035-1063.
- YEAGLEY, H.L., 1951.
A preliminary study of a physical basis of birds navigation : part II.
J. appl. Physics, 22 : 746-760.
- YORKE, E.D., 1981.
Sensitivity of pigeons to small magnetic field variations.
J. Theor. Biol., 89 : 533-537.
- ZOEGER, J., DUNN, J.R. et FULLER, M., 1981.
Magnetic material in the head of the common pacific dolphin.
Science, 213 : 892-894.

ZUSAMMENFASSUNG

Experimente, die während der letzten 20 Jahre durchgeführt wurden, zeigen dass sich zahlreiche Organismen nach dem Erdmagnetfeld richten. Schlamm Bakterien bewegen sich entlang der Feldlinien des Erdmagnetfeldes fort. Salmbrut, Tauben und einige Wandervögel benutzen einen magnetischen Kompass während ihrer Züge. Diese Tiere besitzen jedoch mehrere Orientierungssysteme welche in einer bestimmten Rangordnung benutzt werden. Einige Fisch- und Vogelarten benutzen vorzugshalber ihren Sonnen- und Sternkompass und richten sich nach dem Erdmagnetfeld nur wenn der Himmel bedeckt ist.

Es muss jedoch unterschieden werden zwischen einem primären Orientierungssystem und sekundären Orientierungssystemen welche auf das primäre System geeicht werden müssen. Obwohl sich die Vögel vorzugshalber nach der Sonne und den Sternen richten, müssen sie erst die Richtungsinformation vom Erdmagnetfeld auf die Position der Gestirne übertragen.

Während der Zugwanderungen benötigt ein Vogel gleichzeitig einen Kompass und eine Karte. Obwohl das Vorhandensein eines Sonnen-oder Sternkompasses bei Vögeln bewiesen ist, bleibt der Kartensinn ein Enigma. Verhaltensstudien zeigen jedoch dass das Erdmagnetfeld theoretisch die nötigen Informationen liefern könnte.

Der Mechanismus auf dem die Wahrnehmung des Erdmagnetfeldes beruht ist nicht bekannt. Die Entdeckung von Magnetit in Organismen welche Magnetfelder wahrnehmen ist vielversprechend. Jedoch konnte eine kausale Beziehung zwischen Magnetit und Magnetotaktismus nur im Falle von Bakterien bewiesen werden.

RESUME

Des expériences réalisées durant les 20 dernières années montrent que certains systèmes biologiques s'orientent d'après le champ magnétique terrestre. Ainsi, certaines bactéries anaérobiques des vases se déplacent dans la direction du champ géomagnétique. Les larves de saumons, les pigeons et certains oiseaux migrateurs utilisent une boussole magnétique au cours de leurs migrations. Cependant, ces animaux possèdent plusieurs systèmes d'orientation qu'ils utilisent de façon hiérarchique. Certains poissons et oiseaux utilisent de préférence leur boussole solaire ou stellaire et ce n'est que par temps couvert qu'ils s'orientent d'après le champ magnétique terrestre.

Il faut cependant distinguer entre système d'orientation primaire et systèmes d'orientation secondaires, qui doivent être calibrés sur le système primaire. Alors que les oiseaux utilisent le soleil et les étoiles comme indicateurs préférentiels de direction, ils doivent d'abord calibrer la position des astres sur leur compas magnétique.

La migration implique l'existence à la fois d'un sens compas et d'un sens cartographique. Alors que l'existence d'une boussole magnétique, solaire ou stellaire est maintenant démontrée chez les oiseaux, le sens cartographique reste une énigme. Des expériences comportementales montrent cependant que les oiseaux sont dotés d'une grande sensibilité magnétique qui pourrait être à la base d'un sens cartographique.

Le mécanisme de perception du champ magnétique n'est pas connu. La découverte de magnétite chez de nombreux organismes sensibles au champ magnétique est une voie prometteuse. Cependant, une relation causale entre présence de magnétite et l'orientation magnétique n'a été prouvée que dans le cas des bactéries.