

Audrey CHARBIT
Lucie DELEPLACE
Arnaud GEA

LA VISION CHEZ LES RAPACES

Maîtrise B.P.E. - Module d'éthologie (épreuve de T.P.) - Année universitaire 1999-2000

SOMMAIRE

RESUME.....	3
LA VISION CHEZ LES RAPACES	4
<u>I GENERALITES</u>	4
<u>I-1 CLASSIFICATION</u>	4
<u>I-2 CARACT. MORPHOLOGIQUES ET VISUELLES</u>	5
<u>II ADAPT. PART. DE L'ŒIL DE RAPACE</u>	7
<u>II-1 SYST. RESP. DE L'ACUITE VISUELLE</u>	7
<u>II-2 VISION ET COMPORTEMENT</u>	11
BIBLIOGRAPHIE	13

RESUME

LA VISION CHEZ LES RAPACES

La fauconnerie est apparue en Orient, où elle s'est répandue en Afrique et en Europe jusqu'au XVIIe siècle. Les hommes ont donc très rapidement remarqué l'extraordinaire acuité visuelle des rapaces et tenté d'en tirer profit. Actuellement, les chercheurs ne se contentent plus de vagues connaissances empiriques, et sont aujourd'hui capables de donner des explications physiologiques à ce que les anciens avaient observé.

Ainsi, l'étude anatomique de l'œil de rapace montre certaines structures qui sont en partie responsables de la vision de ces oiseaux. La cornée et l'iris, très développés, jouent tous les deux un rôle dans les processus d'accommodation, chez certaines espèces seulement. Le peigne, prolongement dans le vitré du nerf optique, semble remplir une fonction d'anti-éblouissement. La rétine enfin, avec ses deux fovéas possédant chacune un rôle bien précis, et ses deux sortes de cônes (simple et double) est la plus typique.

Dans les années 70, les chercheurs menant des expériences sur le discernement des contrastes, se sont aperçus que les faucons pouvaient discerner un objet de 2mm d'une hauteur de 18 m, leur acuité visuelle étant près de 2,5 fois supérieure à la nôtre. Ultérieurement, d'autres ont tenté de trouver une explication physiologique à ces explications comportementales. C'est ainsi que l'on a pu conclure au rôle capital de la fovéa centrale, qui est formée d'un milieu lui conférant les caractéristiques physiques d'une loupe. Les dispositions de cette fovéa et de la temporale attribuent aux rapaces un champ de vision assez exceptionnel : 110 ° de vision globale (monoculaire et binoculaire), dont 40 ° de vision binoculaire capitale dans l'appréciation des distances et donc lors de l'attaque.

Enfin, pour rendre compte des dernières observations, des chercheurs se sont intéressés à l'accommodation de ces oiseaux, confirmant le rôle capital du cristallin et de la cornée, et mettant en évidence l'existence d'un tapetum lucidum chez les oiseaux diurnes ou crépusculaires, permettant une amplification de la lumière, à la manière d'un réflecteur.. Ils ont par ailleurs montré que les rapaces ne souffraient d'aucun trouble visuel (ni myopie ni astigmatisme), ce qui confirme leur grande adaptation au cours de l'évolution. Enfin, l'étude comportementale de ces oiseaux mise en relation avec leur vision, montre une corrélation parfaite entre le régime alimentaire et l'amplitude de l'accommodation. En effet, les hiboux étaient incapables d'accommodation cornéenne, ne déchiquent jamais leurs proies, ce qui rend la vision de près tout à fait superflue. En revanche, les rapaces se nourrissant d'animaux de plus grande taille, sont souvent obligés de décharner les carcasses, ce qui les oblige à utiliser aussi la vision de près.

Si la vision est bien sûr indissociable du comportement, des études récentes les ont mis en relation très étroitement. Knudsen, prix Nobel pour d'autres travaux en 70, a élucidé certains mécanismes d'apprentissage grâce à l'étude de la vision de la Chouette. Le tectum optique servirait en effet d'intégrateur aux sensations optiques et auditives et permettrait de dresser une carte spatiale précise. Les neurones auditifs seraient en relation synaptique avec des neurones visuels, les connexions entre les deux groupes de neurones ne pouvant s'effectuer que pendant l'enfance. Une fois le champ de connexion effectué, rien ne peut plus le modifier. L'enfance constituerait donc une période d'apprentissage critique, s'inscrivant sur le long terme. Si ces résultats étaient transposables à l'homme, il pourrait en ressortir une révolution dans le protocole scolaire mondial.

Il semble aujourd'hui que l'avenir de la recherche sur les rapaces se situe dans ce domaine.

LA VISION CHEZ LES RAPACES

Depuis le Moyen Age, les faucons, réservés aux seuls nobles à l'époque, n'ont cessé de fasciner les hommes, que ce soit pour leurs qualités de chasseur hier, ou pour leur aisance en vol aujourd'hui. S'étant rapidement rendu compte de l'extraordinaire capacité visuelle des rapaces leur conférant une aptitude à la chasse hors du commun, les hommes ont cherché à tirer parti de leurs facultés exceptionnelles en tentant de les domestiquer.

C'est d'abord en Orient que la fauconnerie s'est développée, car elle permettait de chasser plus efficacement qu'avec des armes primitives. Puis cette pratique s'est répandue en Afrique et en Europe, de 500 à 1600, avec un oiseau bien particulier pour chaque « rang » de noblesse : l'aigle pour l'empereur, le faucon pèlerin pour le duc, l'épervier pour le prêtre... Puis, au XVIIIe siècle, le fusil a détrôné la fauconnerie, qui ne persiste plus aujourd'hui qu'en Mongolie (source internet : marie-christine.dehayes).

Actuellement, les observations empiriques ont été supplantées par des connaissances scientifiques précises sur les mécanismes pouvant expliquer cette extraordinaire capacité visuelle des rapaces. Les recherches, débutées il y a une trentaine d'années, sont maintenant arrivées à un niveau tel, qu'il nous a paru intéressant de faire le point des connaissances sur la vision des oiseaux de proie, et de la mettre en relation avec leur comportement.

C'est ainsi que nous nous intéresserons tout d'abord aux généralités relatives aux rapaces et à l'œil, puis que nous descendrons dans un deuxième temps à un niveau plus fin, en étudiant précisément un photorécepteur et l'influence de cette extraordinaire capacité visuelle sur le comportement de ces oiseaux.

I – GENERALITES

Avant de nous plonger dans l'univers visuel des rapaces, il nous paraît utile de faire un point sur leur systématique, afin de mettre en évidence les liens de parenté existant entre un aigle, une buse, un faucon et un hiboux ou une chouette.

I-1 CLASSIFICATION

Tous les rapaces diurnes sont regroupés en un seul ordre, les Falconiformes, subdivisé en 4 familles.

I-1-1 LES CATHARTIDES

Appelés aussi Vautour du Nouveau Monde, sept espèces composent ce groupe dont les condors de Californie et des Andes, le Catharte Aura, le Vautour Urubu, le petit et grand Catharte à tête jaune et le Vautour pape. Ils séjournent uniquement en Amérique du Sud ou du Nord.

Ces oiseaux présentent des similitudes physiques et comportementales avec les cigognes, peut-être appartiennent-ils au même groupe ? On l'ignore encore.

1-1-2 LES ACCIPITRIDES

224 espèces dans ce groupe, dans tous les continents !

Les Aigles, Buses, Milans , Vautours de l'Ancien Monde (15 espèces en tout : Fauve, Moine, Percnoptère, Oricou, à tête blanche, Palmiste, de Pondichéry, des Indes, de l'Himalaya, de Ruppel, du Cap, du Bengale, à dos blanc, le Néophron moine et le Gypaète barbu).

Le Balbuzard est relié à ce groupe, mais il s'en distingue par certains points : il est l'unique membre de la famille des Pandionidés et est spécialisé dans la capture en piqué du poisson.

1-1-3 LES SAGITTARIDES

Le Serpentaire est le seul représentant de cette famille. Avec ses longues pattes avec lesquelles il assomme les serpents, sa morphologie rappelle celle de la cigogne.

1-1-4 LES FALCONIDES

60 espèces dont les Faucons et les Caracaras composent ce groupe.

Toutes les photos et la classification ont été tirées du site internet de marie-christine.dehayes.

I-2 CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET VISUELLES DES YEUX DE RAPACE

Les rapaces ont quelques particularités anatomiques et morphologiques qu'il serait utile de détailler avant de se lancer dans l'étude précise de leur vision, qui fera l'objet de la deuxième partie. Il est simplement question ici de mettre en place les grandes notions, afin d'aborder plus aisément l'étude fine des différentes structures qui assurent l'impressionnante acuité visuelle des falconiformes.

Les caractéristiques visuelles des rapaces sont en grande partie déterminées par le comportement de l'oiseau, en l'occurrence de prédateurs. En effet, il est capital pour lui de bénéficier d'une acuité optimale pour repérer et capturer ses proies.

Tous les oiseaux ont des yeux relativement fixes dans les orbites, ce qui constituerait un sérieux désavantage si le cou n'était pas doté d'une extrême mobilité. Les rapaces pouvant effectuer une rotation de la tête de 270 ° avec des yeux en position frontale, disposent d'un champ de vision binoculaire quasiment unique chez les oiseaux (voir plus loin).

La figure 1 présente un œil de buse avec toutes ses caractéristiques anatomiques (Grassé). Il permet, en s'y reportant régulièrement, de localiser aisément les structures décrites par la suite.

I-1-1 LE GLOBE OCULAIRE

Le globe oculaire est asymétrique, les yeux sont volumineux par rapport à la taille de l'oiseau, ceux de l'Aigle, par exemple étant plus gros que ceux de l'homme. En fonction de leurs cycles circadiens, la forme des yeux varie : l'allongement de la sclérotique donne une forme tubulaire ou télescopique chez les rapaces nocturnes, plus courts et plus arrondis chez les diurnes.

L'œil se compose de plusieurs structures qui ne seront pas toutes décrites (les parties étudiées plus loin sont indiquées en gras):

- la sclérotique, en continuité de la cornée,
- la **cornée**, la chambre antérieure (l'espace contenant l'humeur aqueuse),
- l'**iris**, les zones ciliaires (correspondant à l'anneau osseux scléral), les muscles ciliaires
- le cristallin (particulièrement mou chez les oiseaux),
- la choroïde,
- le **peigne** et les fentes ciliaires, le corps vitré,

- et enfin la **rétine** avec son épithélium pigmentaire et ses **fovéas**.

Il est protégé par une paupière nictitante, et une arcade sourcilière proéminente chez certaines espèces.

I-1-2 LA CORNEE ET L'IRIS

La cornée présente un angle d'ouverture de 110 à 128 ° chez les rapaces nocturnes et 70-85 ° chez les diurnes. Elle permet en outre, par modification de sa courbure, une accommodation très précise, surtout chez les faucons.

L'iris présente une coloration jaune-orangée qui varie avec le nombre de pigments caroténoïdes présents dans les mélanoblastes. Il semblerait qu'elle intervienne aussi dans les processus d'accommodation.

I-1-2 LE PEIGNE

Le *peigne* (fig.2) est une membrane vasculaire qui émerge du fond de l'œil de l'oiseau sur la ligne d'épanouissement du nerf optique. Il est pigmenté et de ce fait évite les reflets dans la chambre noire de l'œil. Le rapace possède des peignes à ailette plus ou moins ramifiés. Le tissu du peigne continue la névroglie du nerf optique ; c'est un organe essentiel de l'œil mais sans fonction visuelle directe. En effet, on attribue à cet organe deux rôles liés à sa forte vascularisation :

- un rôle nutritif

-un rôle sensitif permettant d'ajuster la pression entre l'humeur aqueuse et le vitré, lors des modifications résultant de l'accommodation. Celle-ci étant moins développée chez les nocturnes, le peigne s'en retrouve diminué.

I-2-3 LA RETINE

La *rétine* (fig. 3 et 4) est de couleur gris argenté chez les diurnes et rougeâtre chez les nocturnes. Chez ces derniers, l'épithélium rétinien moins pigmenté laisse transparaître la couleur de la choroïde.

La couleur du fond de l'œil est déterminée par la proportion relative de boules polychromes, situées à l'intersection du segment externe et du segment interne du cône. Les boules fortement colorées, en rouge, orangé et jaune vif, appartiennent exclusivement aux oiseaux diurnes. Les nocturnes quant à eux n'ont que des boules jaune pâle ou incolores et en moins grand nombre parce qu'ils ont moins de cônes.

La présence des boules traduit le nombre de cônes présents dans la rétine, tandis que leur diamètre est proportionnel à celui des cônes.

Comme chez tous les vertébrés, la rétine est mixte, à cône et à bâtonnets. Chez les nocturnes, les bâtonnets sont les plus représentés, où ils sont particulièrement longs et minces, surtout leurs segments externes. Il existe chez ces oiseaux deux sortes de cônes, des simples et des doubles (Braekvelt, 1991) dont les proportions respectives sont de 1 pour 5. Leur fonction ne semble pas avoir été élucidée, seule leur étude anatomique étant disponible.

La vision des couleurs est modifiée par la présence des boules colorées. Les couleurs chaudes du spectre sont intensifiées par les boules rouges, orangées et jaunes, qui au contraire, éteignent les couleurs froides. Les petits mouvements de la tête permettent de repérer un objet avec différentes

boules polychromatiques et donc de discerner des détails. L'oiseau peut alors distinguer des insectes mimétisants sur des fonds homochromes, en accentuant les contrastes entre l'animal et le fond.

I-2-4 FOVEA ET CHAMP DE VISION

La *fovéa*, (fig. 5) constituant la zone la plus sensible de la rétine, est formée des cellules bipolaires et des photorécepteurs, seule la couche de cellules ganglionnaires étant interrompue à son niveau, contrairement à l'homme chez qui seule la couche des photorécepteurs persiste. La partie la plus sensible de la rétine comporte 5 fois plus de cellules que chez l'homme.

Les rapaces diurnes possèdent deux fovéas : une centrale et une un peu plus petite située sur le bord postérieur ou temporal de la rétine, contrairement aux nocturnes qui n'en ont qu'une, placée en position temporale.

Le champ binoculaire sert à la direction grâce aux deux fovéas latérales associées (fig. 7).

Les caractéristiques anatomiques des yeux de rapace étudiées jusqu'ici leur confèrent une acuité visuelle remarquable. Différentes stratégies ont été mises au point en réponse à leur mode de vie : la prédation les oblige à une perception précise des contours et des mouvements, tandis que la vitesse de leur vol rend nécessaire la rapidité de cette perception.

II ADAPTATIONS PARTICULIERES DE L'ŒIL DE RAPACE

II-1 SYSTEMES RESPONSABLES DE L'ACUITE VISUELLE

II-1-1 ACUITE VISUELLE DANS LE DISCERNEMENT DES CONTRASTES

Les faucons ont une acuité visuelle environ deux fois supérieure à la nôtre. Fox et al., en 1976 ont mis au point une expérience permettant d'évaluer la capacité des rapaces à discerner les contrastes. Elle fut ensuite améliorée par Snyder et al., en 1982, qui apportèrent une automatisation du protocole (fig. 7).

Un faucon crécerelle (*Falco sparverius*), appelé Wulst, servit de cobaye pour cette expérience.

Elle consistait en une première phase d'apprentissage où l'oiseau est entraîné à rejoindre un perchoir situé à 1,8m de lui, et à revenir au perchoir d'origine.

Une fois familiarisé avec cette étape, on présente au faucon deux perchoirs surmontés d'un écran vidéo. Celui-ci diffuse soit une image de luminosité continue, soit une alternance d'écrans lumineux et sombres. S'il rejoint ce dernier, il reçoit, une fois l'atterrissage sur le « bon » perchoir effectué, un bout de cœur de bœuf. Le rapace doit donc discerner l'écran fournissant une lumière continue de celui présentant une alternance.

Au fur et à mesure que l'expérience se déroule, le nombre de cycles est augmenté, c'est-à-dire que le temps séparant deux phases lumineuses se réduit : effectuer alors la différence entre l'écran subissant les alternances et l'autre devient de plus en plus difficile.

Régulièrement, les deux écrans présentent une lumière continue, afin de déterminer la part de hasard dans l'expérience. La position du « bon » écran est déterminée aléatoirement par ordinateur, et change régulièrement.

Les résultats, reportés figure 8, montrent une forte chute des performances lorsque le nombre de cycles dépasse 160 par degré (=valeur seuil), c'est-à-dire que l'alternance luminosité/sombre devient telle, que le faucon ne fait plus la différence entre les deux écrans.

Cette valeur permet de déterminer l'acuité visuelle du faucon qui est, en regard de la faible taille de son œil, très supérieure à celle de l'homme. Des mesures effectuées chez le Crécerelle et chez l'aigle ont montré un facteur de 2,5 environ entre leur acuité et la nôtre.

Si l'on met en relation cette valeur avec les habitudes comportementales des animaux, on peut dire que le faucon, chassant à basse altitude et se nourrissant majoritairement d'insectes, peut discerner un objet de 2 mm à une hauteur de 18 m, par exemple en haut d'un arbre, en n'étant qu'à la moitié de la valeur seuil !

De même, l'aigle, chassant de petits mammifères à haute altitude, peut discerner un objet de 16 cm à 1500 m de hauteur !

L'acuité visuelle hors du commun des rapaces trouve donc une explication d'ordre plus comportemental qu'anatomique.

Il est intéressant, au cours de cette expérience, de mettre en relation le comportement et la prise de décision. En effet, pour choisir la cible à atteindre, l'oiseau déplace sa tête de droite et de gauche afin de voir les écrans avec les deux fovéas centrales, celles-ci semblant donc être les plus aptes à discerner les contrastes. Une fois le choix effectué, l'oiseau s'immobilise et prend son envol vers la cible déterminée ; il ne change jamais d'avis en cours de vol. Cette séquence d'événements suppose une analyse par les structures les plus aptes à interpréter la situation (les fovéas centrales), et une intégration au niveau cérébrale.

Cette forte acuité visuelle observée ici « comportementalement » doit avoir un fondement anatomique. L'analyse de la fovéa nasale (ou centrale) permet au moins en partie, de fournir une explication à ce phénomène.

II-1-2 FOVEA NASALE

Des chercheurs des années 70 ont tenté de trouver une explication au niveau cellulaire à la forte acuité visuelle des rapaces. Leur analyse les a conduits à considérer la fovéa nasale comme un point stratégique de ce phénomène.

En effet, à taille égale, l'œil de rapace a une résolution 2 à 3 fois supérieure à celle de l'homme (Snyder et Miller, 1978). Pourtant, la distance minimale entre deux cônes au niveau fovéal n'est que légèrement inférieure à la nôtre. Au regard de ce dernier paramètre, il semblerait de prime abord difficile d'expliquer l'acuité visuelle de ces oiseaux. De plus, la distance focale étant supérieure à la longueur axiale de l'œil, l'image rétinienne semble leur apparaître floue.

Comment, dans ces conditions, affirmer que les rapaces ont une meilleure vision que les hommes ?

Le pouvoir de résolution (PR) est déterminé par :

- la taille de l'image, qui correspond à la distance focale (f)
- le grain du récepteur, qui correspond à la distance inter-cône dans la fovéa (d)
- le grossissement de l'image (g)

Le PR est alors donné par la formule : $PR = gf / d$

Une coupe réalisée au niveau de la fovéa nasale colorée avec une substance permettant de repérer les milieux d'indice de réfraction différents, montre un indice élevé au niveau de la dépression fovéale (fig. 9).

De plus, connaissant la distance focale (estimée à partir de la courbure de la rétine, $f=15,6$), la distance inter-cône ($d=2\mu\text{m}$), et le pouvoir de résolution (2 fois supérieur à l'homme), le grossissement a pu être estimé à 1,45. Sachant l'indice de réfraction du vitré et ce grossissement, il est facile de calculer l'indice de la fovéa, qui doit être de 1,4. Cette valeur relativement élevée est confirmée par la coloration sombre observée sur la figure uniquement au niveau de la fovéa.

Cette dernière semble donc jouer le rôle de lentille divergente (fig. 10, page précédente), et donc compenser la faible longueur axiale de l'œil par rapport à la distance focale.

La **figure a)** illustre le schéma d'optique permettant d'expliquer la formation d'une image nette sur la rétine.

La **figure b)** montre le cas réel, en illustrant la courbure de la fovéa (R) et son indice (n_r), ces deux éléments conférant à la fovéa une caractéristique de lentille divergente.

Cependant, cette lentille fournit aux rapaces une image déformée, pour les rayons provenant de la périphérie. On peut alors se demander pourquoi, au cours de l'évolution, le nombre de cônes n'a pas été augmenté, réduisant ainsi d , et augmentant d'autant le PR.

L'explication serait à chercher du côté de la nature ondulatoire de la lumière ; en effet, si les cônes étaient très proches, un photon aurait une forte probabilité d'exciter plusieurs photorécepteurs, induisant une chute du contraste. Il paraît donc logique de développer des systèmes qui permettent de conserver les nuances de contrastes, capitales dans la détection des animaux mimétisants. De plus, cette structure de la fovéa agit finalement comme une loupe, en grossissant une partie de l'image, rendant ainsi certains détails discernables.

Il n'est pas toujours évident de connaître l'acuité visuelle des différentes espèces de rapaces. Les chercheurs ont donc tenté de trouver une relation simple, avec des paramètres facilement mesurables, entre les dimensions de l'oiseau et son acuité visuelle.

Ainsi, la qualité de la vision semble être :

- proportionnelle à la longueur de la tête (w)
- inversement proportionnelle au diamètre de la pupille.

Il semblerait finalement que l'œil de rapace puisse détecter un objet 3 à 8 fois plus distant que ne pourrait le faire un œil humain. Cette valeur est proche de 8 si l'objet est bien plus brillant que son environnement, et proche de 3 s'il se fond avec le décor.

La position des fovéas sur l'œil, et plus généralement celle des yeux sur le crâne (fig 11), détermine le mode de vision de l'oiseau. Ainsi, la figure 12 montre l'importance relative des différents modes de vision. Le champ binoculaire, réduit à 40° , est délimité par la projection des 2 fovéas temporales et intervient surtout pour la vision stéréoscopique, capitale lors de l'attaque des proies. En revanche, le champ monoculaire est beaucoup plus large, et consiste en la projection des fovéas centrales ; ce dernier est capital dans le repérage des proies sur une surface la plus grande possible.

Il est important ici de mettre en relation l'importance relative des différentes visions avec le mode de vie de l'animal. En effet, le rapace étant par définition un prédateur, doit préférentiellement apprécier finement un champ visuel restreint pour repérer ses proies, et disposer d'une grande précision afin d'évaluer la distance le séparant du gibier et de planifier son attaque. En revanche, les « proies », telles que les Gallinacées, ont des impératifs différents, puisqu'elles doivent surtout se méfier des prédateurs (tels que les rapaces) et doivent donc bénéficier d'un très large champ de vision et peuvent négliger la précision. Elles disposent d'une vision monoculaire très large, et d'une vision binoculaire ainsi qu'un angle mort très restreints.

Ces considérations relatives au mode de vie associé au mode de vision prennent toutes leurs dimensions à propos de l'accommodation.

II-1-2 L'ACCOMMODATION

L'accommodation est définie comme étant le processus par lequel la puissance de réfraction du cristallin augmente pour faire dévier les rayons lumineux divergents et faire concorder le plan focal (l'endroit où les rayons convergent, c'est-à-dire là où l'image est nette) avec la surface de la rétine. Elle intervient donc quand un objet se rapproche de l'œil pour conserver une image nette. C'est en général un réflexe d'un nerf crânien qui assure ce mécanisme.

L'équipe de Glasser (Glasser et al., 1997) a étudié très précisément ce mécanisme, en tentant d'apporter une preuve « comportementale » à l'adaptation cornéenne observée anatomiquement chez ces oiseaux.

Les rapaces disposeraient de deux sortes d'accommodation :- une accommodation du cristallin, où l'iris joue un rôle prépondérant, - une accommodation cornéenne où les muscles ciliaires sont capitaux.

L'accommodation globale résulte de l'ensemble de ces deux types, et la part relative de chacun d'eux varie en fonction des espèces.

Cette capacité est mesurée en dioptries, c'est-à-dire en « l'inverse d'une distance ». Autrement dit, une accommodation de 12 D (cas du faucon Crécerelle) correspond à un punctum proximum (le point net situé le plus près possible de l'œil) à $1/12$ soit $0,083 \text{ m} = 8 \text{ cm}$.

L'équipe a utilisé deux méthodes afin de mesurer l'accommodation d'un grand nombre d'espèces de rapaces :

- **Photoréfraction dans l'IR** : permet de mesurer la réfraction au repos et l'amplitude de l'accommodation. Elle met en évidence une zone plus lumineuse dans l'œil qui traduit l'état du « focus » de la pupille : si le croissant lumineux est situé en haut de la pupille, l'œil est focalisé au delà de l'objectif de l'appareil photo (situé à une distance de 50 cm); en revanche, si le croissant est au centre, il est focalisé sur un point situé entre lui et l'objectif. Si l'œil focalise sur l'objectif, la pupille apparaît uniformément brillante (cf. fig. 13 et 14). Dans le cas de l'œil emmétrope (le plan focal est confondu avec la surface de la rétine => l'image est nette), la focalisation s'effectue sur l'infini. L'objectif étant situé à 50 cm de l'œil, on observera une hypermétropie apparente de $1/0,5 = 2 \text{ D}$. Donc, pour avoir un œil emmétrope uniformément brillant, il faudra placer une lentille convergente de $+2,00 \text{ D}$. Cette méthode permet donc de mesurer la valeur de l'accommodation de l'oiseau : lorsqu'il focalise sur un objet se rapprochant, le croissant lumineux descend du bord supérieur de la pupille vers son centre. Il suffit alors de placer une lentille convergente permettant de rétablir un œil uniformément brillant pour déterminer le champ d'accommodation : $\text{Chp d'accommodation} = \text{pouvoir de la lentille} + 2,00 \text{ D}$ (due à la distance de l'objectif)
- **Vidéokératométrie** : Dans cette méthode, illustrée fig. 13, un anneau de 8 LED sont disposées autour de l'œil et permettent, après traitement informatique de l'enregistrement vidéo, de déterminer la courbure de la cornée au repos et l'amplitude de ses changements pendant l'accommodation. Finalement : $\text{accommodation cornée} = \text{courbure cornée au repos} - \text{pouvoir d'accommodation cornée}$.

Ces différentes techniques ont permis de conclure un certain nombre de points.

Tout d'abord, la forte réflexion observée chez les rapaces par la technique de photoréfraction est favorisée par la présence d'un *tapétum lucidum*, structure réfléchissante caractéristique des oiseaux nocturnes ou crépusculaires. Il existe de plus, une grande différence d'accommodation entre les faucons et les hiboux, pour qui l'accommodation indépendante des deux yeux est impossible. En effet, un objet présenté à un œil seulement chez un faucon provoque l'accommodation de cet œil exclusivement, alors que chez le hiboux, un tel stimulus provoque l'accommodation des deux yeux indistinctement. Le pouvoir cornéen varie fortement avec l'âge et l'espèce du sujet. Il est le plus élevé chez les aigles et le plus faible chez les hiboux, ce pouvoir diminuant fortement avec l'âge (comme chez l'homme). Enfin, il est de même ordre sur les deux yeux.

Depuis près d'un siècle, de nombreuses hypothèses ont tenté d'expliquer ces différences d'accommodation entre des espèces pourtant relativement proches. La plus probable met aujourd'hui en relation le mode de vie de ces oiseaux avec leur vision. En effet, les différents environnements habités, les conditions lumineuses lors de la chasse ou l'anatomie oculaire sont autant de paramètres susceptibles d'avoir modifier la vision au cours de l'évolution. Ainsi, l'absence de défauts visuels (aucun rapace myope ou astigmatique n'a été observé) pourrait venir confirmer cette forte adaptation de la vision au cours de l'évolution.

En conclusion, les différences visuelles entre les hiboux et les faucons pourraient permettre d'expliquer l'origine des spécificités. En effet :

- les hiboux ne peuvent accommoder indépendamment les 2 yeux.
- Ils ont une capacité d'accommodation très inférieure à celle des faucons.

Il semblerait donc que ces différences visuelles trouvent leur origine dans le mode de prédation : les hiboux ont une ouïe très développée et localisent leurs proies presque exclusivement grâce à elle. Elles sont majoritairement de petite taille. Les faucons, quant à eux, capturent des proies de grande taille (relative) ce qui les oblige à un déchiquetage important. La vision de près revêt donc pour eux une importance toute particulière, ce qui n'est pas le cas pour les hiboux.

L'accommodation, qu'elle soit cornéenne ou iridienne, représente d'un point de vue évolutif, une dépense énergétique qui n'est rentable que dans certaines conditions. Il semble donc normal que les oiseaux n'ayant pas un besoin impérieux de voir de près n'en fasse pas l'investissement.

II-2 IMPORTANCE DE LA VISION DANS LE COMPORTEMENT

Il a été clair jusqu'ici que vision et comportement sont totalement indissociables. Il peut pourtant être intéressant de revenir sur deux comportements en relation directe avec les capacités visuelles de ces oiseaux.

II-2-1 VISION ET DETECTION DES PROIES

Le faucon semble disposer pour la chasse d'un sens visuel très particulier. En effet, bien que peu d'études sérieuses aient pu le mettre en évidence, les rapaces en général pourraient voir dans l'infrarouge afin de détecter efficacement leurs proies. Ce sens leur permettrait donc de suivre par exemple une piste d'urine fraîche, repérable dans ces longueurs d'onde, et d'arriver jusqu'à son auteur.

Enfin, selon Pettigrew (1993), il existerait une coopération des deux yeux de la chouette ou de ses deux oreilles dans le repérage fin des distances. Cette intégration, responsable de vision binoculaire et de l'audition stéréoscopique, prendrait place au niveau des connexions des cortex sensitifs visuel et auditif.

II-2-2 VISION ET APPRENTISSAGE

La vision, étudiée chez les chouettes juvéniles et adultes, a permis d'élucider certains phénomènes mis en jeu lors de l'apprentissage. Knudsen (in Barinaga, 1998) a mené de nombreuses expériences sur ce domaine. Partant du postulat que toute expérience récente laisse une trace mnésique persistant jusqu'à l'âge adulte, il a mis au point un protocole permettant d'évaluer l'adaptation et la plasticité neuronales.

Tout d'abord, il observe que les chouettes disposent d'une carte visuelle et d'une carte auditive, qu'elles doivent faire coïncider afin de se repérer correctement dans l'espace. Cela suppose une coopération entre les neurones des deux aires cérébrales, l'intégration se faisant au niveau du tectum optique.

Le processus physiologique responsable de la correspondance des deux aires sensibles serait une connexion entre certains neurones optiques avec certains neurones auditifs.

Afin d'évaluer les capacités d'adaptation des jeunes chouettes, Knudsen leur a posé des lunettes munies de prismes déviant l'image de 23 ° vers la droite (fig. 14). Ce faisant, les aires optiques et auditives ne coïncident plus et l'animal devient incapable de localiser dans l'espace l'origine d'un stimulus sonore (ce qui ne lui pose aucun problème sans les prismes). Après 8 semaines de port des lunettes, la chouette a réagi en réajustant son champ auditif au nouveau champ visuel.

L'analyse du tectum optique montre que ces neurones, en plus du champ de connexion d'origine, ont acquis un champ de connexion avec des neurones auditifs décalés de 23 ° vers la droite ! Afin de connaître plus précisément les mécanismes de cette plasticité neuronale, il met au point d'autres étapes :

- Cette expérience effectuée sur des adultes ne donne lieu à aucune adaptation.
- Si, après 8 semaines de port des prismes, on laisse l'animal sans lunette pendant 1 an et demi, puis qu'on le soumet de nouveau aux prismes, le réajustement des deux champs est quasi-immédiat.
- Si, sur ce même animal et après la même période de latence, on dispose des prismes d'une puissance supérieure (décalage de 25 ° par exemple), l'adaptation devient alors impossible.

Ces expériences permettent de conclure plusieurs faits :

- Le deuxième champ de connexion ne peut s'effectuer que pendant une période dite « sensible », de relativement courte durée, un adulte étant incapable de s'adapter.
- Une fois établi, ce deuxième champ ne peut être modifié en fonction de nouveaux stimulus.
- Une absence de rappel pendant un an et demi n'a en rien altéré l'intégrité des connexions, suggérant que des expériences acquises pendant le jeune âge persisteraient jusqu'à l'âge adulte.

Il semblerait donc que l'apprentissage dans la jeune enfance soit un des plus efficaces, car intervenant pendant une période de plasticité cérébrale. Aux Etats-Unis, Hilary Clinton attache une grande importance à ces études comportementales, peut-être en oubliant que les cobayes sont des chouettes et non pas des enfants...

Les Rapaces disposent donc d'une vision hors du commun. Si, aujourd'hui, tirer un profit direct des recherches entreprises dans ce domaine semble être une illusion, les chercheurs trouvent en ces oiseaux, un modèle pour étudier les processus d'apprentissage et d'intégration cérébrale.

Tous ces mécanismes sont encore loin d'être élucidés, mais leur extraordinaire acuité visuelle, ainsi que leur comportement dans la prise de décision et donc dans l'intégration de toutes les informations disponibles, sont deux éléments leur conférant une place de choix dans les laboratoires de psychophysiologie et d'ophtalmologie.

Précisons que toutes les expériences publiées jusqu'ici ont été faites avec l'accord de l'équivalent de notre SPA, respectant ainsi la législation à propos des espèces protégées.

L'intérêt porté par Hilary Clinton sur ces recherches augure de nouveaux crédits pour la recherche dans ce domaine, et il serait bon de refaire cette étude d'ici une dizaine d'années afin de mesurer l'évolution de nos connaissances.

BIBLIOGRAPHIE

Barinaga, (M.), 1998, Owl study sheds light on how young brains learn. Sciences 279 :1451 :1452.

Braekvelt, (C. R.), 1993, Retinal photoreceptor fine structure in the red-tailed hawk (*Buteo jamaicensis*). Anat. Histol. Embryol. 22 :222 :232.

Fox, Lehmkuhle, Westendorf, 1976, Falcon visual acuity. Science 192 :263-265.

Glasser (A.M.), Pardue, Andison, Sivak, 1997, A behavioral study of refraction, corneal curvature, and accommodation in raptor eyes. Can. J. Zool. 75 :2010-2020.

Grassé, 1954,

Hirsch, 1982, Falcon visual sensitivity to grating contrast. Nature 300 :1-2.

Les oiseaux, 1984, Reader's digest.

Pettigrew, (J. D.), 1993, Two ears and two eyes. Nature 364 :756-757.

Shlaer, 1972, an eagle's eye : Quality of the retinal image. Science 176 :920-922.

Snyder, (A.), Miller (W.H.), 1978, Telephoto lens system of falconiform eye. Nature 275 :127-129

Sites internet :

Marie-Christine Dehayes : <http://perso.wanadoo.fr/marie-christine.dehayes/generalites.htm>

SNOF : <http://www.snof.org/vue/animaux2.html#resolution>