

## **L'odorat des animaux**

---



# **L'odorat des animaux**

*Performances et adaptations*

---

**GÉRARD BRAND**

 **edp sciences**

17, avenue du Hoggar – P.A. de Courtabœuf  
BP 112, 91944 Les Ulis Cedex A

## **SPOT Sciences**

Collection destinée à un large public qui invite le lecteur à découvrir à travers des essais toute une palette des sciences : histoire, origines, découvertes, théories, jeux...

### **Dans la collection**

- « L'Univers millefeuille – Le cosmos, la biosphère et la société s'auto-organisent », M. Galiana-Mingot,  
978-2-7598-2749-7 (2022)
- « Les “deux nouvelles sciences” de Galilée » – Une lecture moderne, A. De Angelis,  
978-2-7598-2667-4 (2022)
- « La vie ailleurs : espérances et déceptions », J. Lequeux et T. Encrenaz,  
978-2-7598-2641-4 (2022)
- « Grandes controverses en astrophysique », S. Collin-Zahn,  
978-2-7598-2613-1 (2021)
- « Sexualité, génétique et évolution des bactéries », J.-P. Gratia,  
978-2-7598-2538-7 (2021)
- « La pensée en physique – Diversité et unité », J.-P. Pérez,  
978-2-7598-2481-6 (2021)
- « L'histoire du cerveau – Voyage à travers le temps et les espèces »,  
Y. Gahéry,  
978-2-7598-2479-3 (2021)
- « Les clés secrètes de l'Univers – Émergence de l'Univers, de la vie  
et de l'Homme », M. Galiana-Mingot,  
978-2-7598-2534-9 (2021)

Composition et mise en pages : Flexedo

Imprimé en France

ISBN (papier) : 978-2-7598-2793-0

ISBN (ebook) : 978-2-7598-2794-7

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés, réservés pour tous pays. La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective », et d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite » (alinéa 1er de l'article 40). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du code pénal.

© EDP Sciences, 2023

# SOMMAIRE

---

<i>Introduction</i> .....	7
---------------------------	---

## 1.

### Marquage du territoire, repérage et circulation dans l'espace

<b>Le nez d'<i>Escherichia coli</i></b> – <i>Une histoire de gradient</i> .....	13
<b>Le nez de <i>Physarum polycephalum</i></b> – <i>Une histoire de chimiotaxie</i> .....	19
<b>Le nez de l'escargot</b> – <i>Une histoire de mucus</i> .....	25
<b>Le nez du pétrel</b> – <i>Une histoire de sulfure de diméthyle</i> .....	31
<b>Le nez du saumon</b> – <i>Une histoire d'empreinte</i> .....	37
<b>Le nez du requin</b> – <i>Une histoire de courants</i> .....	43
<b>Le nez du pigeon</b> – <i>Une histoire de controverse</i> .....	49
<b>Le nez de la fourmi</b> – <i>Une histoire d'intelligence collective</i> .....	53

## 2.

### Recherche de nourriture et comportements alimentaires

<b>Le nez du vautour</b> – <i>Une histoire de charogne</i> .....	61
<b>Le nez de la cigogne</b> – <i>Une histoire d'herbe coupée</i> .....	65
<b>Le nez du moustique</b> – <i>Une histoire de répulsifs</i> .....	69
<b>Le nez de la taupe à nez étoilé</b> – <i>Une histoire de bulles</i> .....	75
<b>Le nez du kiwi</b> – <i>Une histoire de bec</i> .....	81
<b>Le nez de la chauve-souris</b> – <i>Une histoire de fruit et d'insecte</i> .....	87
<b>Le nez du cétacé</b> – <i>À la recherche du nez perdu</i> .....	93
<b>Le nez de la tortue de mer</b> – <i>Une histoire de plastique mariné</i> .....	97

## 3.

### Reconnaissance interindividuelle et comportements sociaux

<b>Le nez de l'ours</b> – <i>Une histoire de pattes</i> .....	103
<b>Le nez du cheval</b> – <i>Une histoire d'urine et de crottin</i> .....	109

<b>Le nez du manchot</b> – <i>Une histoire de parenté</i> .....	115
<b>Le nez du suricate</b> – <i>Une histoire de bactéries</i> .....	119
<b>Le nez du lézard</b> – <i>Une histoire de contexte écologique</i> .....	123
<b>Le nez du rat</b> – <i>Une histoire de coopération</i> .....	129
<b>Le nez de la mante religieuse</b> – <i>Une histoire d'attraction fatale</i> .....	135
<b>Le nez des mésanges américaines</b> – <i>Une histoire de frontière</i> .....	139

**4.**

**Comportements sexuels  
et reproducteurs**

<b>Le nez du bombyx du mûrier</b> – <i>Une histoire de phéromone</i> .....	147
<b>Le nez de la truie</b> – <i>Une histoire de salive</i> .....	153
<b>Le nez de la mouche</b> – <i>Une histoire de sexe</i> .....	159

**5.**

**Comportements d'évitement du danger**

<b>Le nez du colibri</b> – <i>Une histoire d'acide formique</i> .....	167
<b>Le nez du mandrill</b> – <i>Une histoire de parasites</i> .....	171
<b>Le nez de la mésange bleue</b> – <i>Une histoire de plantes aromatiques</i> .....	175
<b>Le nez de l'aplysie</b> – <i>Une histoire d'encre et d'opaline</i> .....	181
<b>Le nez de la mangouste</b> – <i>Une histoire de bruit</i> .....	185

**6.**

**L'odorat des animaux :  
une multitude de modèles**

<b>Le nez de <i>T. rex</i></b> – <i>Une histoire d'ampoules</i> .....	191
<b>Le nez de l'éléphant</b> – <i>Une histoire de gènes</i> .....	195
<b>Le nez du poisson zèbre</b> – <i>Une histoire de neurotoxicologie</i> .....	201
<b>Le nez du chien</b> – <i>Une histoire de conditionnement</i> .....	207
<b>Le nez de l'abeille</b> – <i>Une histoire d'apprentissage</i> .....	213
<b>Le nez du ver</b> – <i>Une histoire de neurones</i> .....	219
<b>Le nez de la souris</b> – <i>Une histoire de dérive</i> .....	225
<b>Le nez du criquet</b> – <i>Une histoire d'explosif</i> .....	231

## INTRODUCTION

---

Quelle que soit la diversité biologique qui les caractérise, tous les animaux sont constamment exposés à pléthore de stimuli sensoriels différents, qui leur permettent de s'adapter à leur environnement et à ses constantes modifications. Chez beaucoup d'espèces de vertébrés et d'invertébrés, les stimuli chimio-sensoriels et les stimuli olfactifs en particulier, sont connus pour jouer un grand rôle dans le contrôle et la régulation des comportements fondamentaux. Cependant, la compréhension des mécanismes qui régissent la perception, le traitement et la réponse vis-à-vis des molécules olfactives s'avère difficile pour plusieurs raisons.

*En premier lieu*, il n'est pas toujours évident de distinguer ce qui relève du système olfactif proprement dit, des autres systèmes chimio-sensibles tels que le système olfactif accessoire, le système trigéminal ou le système gustatif, avec des stimulations souvent conjointes et des réponses fréquemment intégrées. *En second lieu*, l'environnement olfactif comprend une énorme variété de molécules potentiellement odorantes correspondant à des cocktails hétérogènes et dont la composition se modifie constamment. Les molécules ne sont pas stationnaires et sont généralement disséminées sous forme de panaches dans l'air ou dans l'eau en fonction

des courants. La nature turbulente des courants d'air et d'eau transforment sans cesse les gradients de concentrations créant un signal olfactif dynamique à la fois dans l'espace et dans le temps. *En troisième lieu*, la manière dont chaque animal gère – dans son ensemble – la complexité de l'environnement olfactif dépend de plusieurs niveaux d'organisations (génétique, système récepteur, traitement de l'information, réponses comportementales...).

Les études comparatives du système olfactif chez un grand nombre d'espèces animales révèlent le paradoxe de l'existence conjointe d'invariants substantiels, quels que soient les rangs taxonomiques et de spécificités propres à chaque famille ou chaque espèce et qui permettent de retracer jusqu'à leur histoire phylogénétique. *Du point de vue génétique*, ce système est régi par une famille de gènes codant les récepteurs olfactifs (ORs) dont le nombre et le type semblent en grande partie déterminés par la niche écologique occupée par telle ou telle espèce, tout comme la proportion de gènes fonctionnels et de pseudogènes<sup>1</sup>. *Du point de vue structural*, différentes populations de neurones olfactifs ont été décrits (les neurones ciliés, les neurones à microvillosités...) qui caractérisent les taxons et/ou les écosystèmes (épithélium nasal spécifique du milieu aérien ou spécifique du milieu aquatique, par exemple). *Du point de vue du traitement de l'information*, il est constaté à partir du modèle de base attraction/aversion vis-à-vis des stimuli olfactifs, des capacités cognitives – parfois très éloignées du comportement réflexe – concernant des processus élaborés d'apprentissage, de mémorisation ou de prise de décision. *Du point de vue fonctionnel*, les implications sont multiples et les travaux de recherche de ces dernières années ont permis de décrire précisément les mécanismes physiologiques, neurologiques ou de régulation comportementale, liés au système olfactif et de démentir certaines contre-vérités<sup>2</sup>.

---

1. Gènes devenus inactifs au cours de l'évolution.

2. Comme le fait par exemple, que les oiseaux seraient sauf rares exceptions, des animaux microsmatiques.

La recherche est foisonnante et il serait vain de chercher l'exhaustivité à propos de l'odorat des animaux, tant les modes d'approches et les modèles sont nombreux. C'est pourquoi le parti pris de cet ouvrage est d'éclairer dans chaque paragraphe, un aspect du système olfactif (*Une histoire de...*) à travers le prisme d'une espèce particulière (*Le nez de...*) en référence à des études *ad hoc*, pour la plupart très récentes.

L'ensemble de l'ouvrage aborde les questions liées (1) au marquage du territoire, au repérage et à la circulation dans l'espace (y compris les grandes migrations), (2) aux comportements alimentaires et à la recherche de nourriture, (3) aux comportements sociaux et à la reconnaissance interindividuelle (parents, progéniture, statut hiérarchique...), (4) aux comportements sexuels et reproducteurs, (5) aux comportements d'évitement vis-à-vis de toutes formes de danger (prédateurs, agents infectieux, toxiques...), et à l'induction de modifications neurochimiques (au niveau immunitaire, hormonal...). L'ouvrage aborde également (6) la qualité de modèle (génétique, neurobiologique, cognitif, comportemental...) de certaines espèces et les apports subséquents à la connaissance de la fonction olfactive. Enfin, dans la mesure où le système olfactif constitue la modalité sensorielle où la relation à l'environnement est souvent la plus conséquente, impliquant des mécanismes de co-adaptation très élaborés, l'ouvrage aborde naturellement – et de façon transversale – des questions d'actualité liées aux changements climatiques (élévation du taux de CO<sub>2</sub>, acidification des océans...) et aux pollutions sous différentes formes (émanations industrielles, plastique...). En effet, de part son importance dans la perception et ses capacités d'adaptations afférentes, le fait que le nez de l'animal puisse parfois être empêché ou trompé peut alors compromettre ses conditions de survie et par suite participer au dérèglement des écosystèmes.

*Le nez de*, est évidemment ici une métonymie, tant l'organe peut être différent suivant la bête et la fonction semblable, mais il faut bien nommer la chose qui relie les molécules aux comportements adaptatifs de l'animal (parfois même au-delà, *i.e.* de l'organisme) vivant.



# 1.

---

Marquage du territoire,  
repérage et circulation  
dans l'espace

Dans le cadre de la mise en place et du maintien des mécanismes d'adaptation, la quasi-totalité des espèces animales doivent créer des cartes cognitives leur permettant de se déplacer opportunément, c'est-à-dire savoir où elles se trouvent, évaluer les distances, avoir des points de repères etc. dans un environnement qui évolue sans cesse. Si la modalité visuelle est souvent impliquée, il s'avère que l'odorat est presque toujours indispensable, quel que soit le milieu et quelles que soient les distances à parcourir, les capacités locomotrices et les spécificités de l'organisme considérées, depuis la chimiotaxie de base chez *Escherichia coli* ou *Physarum polycephalum*, au déplacement lent mais parfaitement balisé de l'**escargot**, aux grandes migrations du **pétrel** et du **saumon**, à l'utilisation d'informations multimodales intégrées chez le **requin** et le **pigeon**, à l'élaboration de stratégies collectives à l'échelle de la colonie chez le **fourmi**.

## **LE NEZ D'*ESCHERICHIA COLI* UNE HISTOIRE DE GRADIENT**

---

*Escherichia coli*, n'est pas un animal, juste une bactérie (hôte fréquent du microbiote intestinal des animaux homéothermes, homme compris) considérée comme un organisme rudimentaire reste paradoxalement, l'être vivant le plus étudié par la science. Son mode de relation à l'environnement est exclusivement basé sur des chimiorécepteurs et à ce titre, peut être reconnu comme le système ancestral de tous les systèmes chimio-sensibles des animaux, en particulier de l'odorat. En outre, cette chimio-sensibilité est directement reliée aux mouvements de la bactérie, un mécanisme connu sous le nom de chimiotaxie, processus par lequel la bactérie migre vers des substances chimiques qui lui sont favorables et s'éloigne de celles qui lui sont défavorables.

Dans un environnement chimique uniforme, les bactéries nagent selon un modèle de déplacement aléatoire, dans lequel la période de nage est ponctuée par des réorientations (*tumbling* en anglais) aléatoires. Dans un environnement qui présente un gradient de signaux chimiques, la fréquence de réorientations est réduite : la cellule se déplace alors vers un environnement plus attractif ou elle s'éloigne d'un environnement plus répulsif. Les bactéries sont propulsées vers

l'avant par des flagelles hélicoïdaux mis en rotation *via* des moteurs rotatifs bidirectionnels intégrés dans la membrane cellulaire. Lorsque ces moteurs tournent dans le sens contraire des aiguilles d'une montre, tous les flagelles sont regroupés derrière le corps de la cellule et poussent la bactérie vers l'avant. Au contraire, une rotation dans le sens des aiguilles d'une montre d'un ou de plusieurs des moteurs produit une réorientation (ou culbute) dans le déplacement de la bactérie.

C'est chez *Escherichia coli* que l'étude de la voie de signalisation contrôlant la chimiotaxie bactérienne a été la plus approfondie (Colin *et al.*, 2021). *Escherichia coli* possède cinq types de chimiorécepteurs (Tsr, Tar, Tap, Trg et Aer) qui sont regroupés au niveau des pôles bactériens, parmi lesquels Tsr et Tar sont les plus abondants. Ces chimiorécepteurs détectent les molécules extracellulaires, principalement les acides aminés, et utilisent un ensemble de protéines de signalisation cytoplasmiques pour contrôler la rotation flagellaire et l'adaptation sensorielle. Les voies de la chimiotaxie bactérienne se composent donc de deux modules, l'un pour une transduction rapide du signal et l'autre pour une adaptation plus lente (Shimizu *et al.*, 2010), un modèle hautement conservé parmi toutes les espèces bactériennes. Toutefois, dans ce modèle stable, des protéines différentes peuvent être impliquées, à l'origine d'une ségrégation de la signalisation et des activités sensorielles. Cette ségrégation participe probablement de l'adaptation évolutive de la voie de chimiotaxie à de nouvelles conditions environnementales. Ainsi, des chimiorécepteurs spécifiques peuvent être rapidement acquis ou perdus et en effet, les spécificités et le nombre de chimiorécepteurs semblent corrélés aux modes de vie respectifs des différentes espèces bactériennes.

Alors que le système de chimiotaxie qui fonctionne au sein des cellules individuelles est décrit depuis longtemps, des études menées au cours des dernières décennies indiquent également que les bactéries sont des organismes sociaux et sont capables de communiquer

les unes avec les autres par l'intermédiaire de signaux chimiques. L'un des systèmes de communication (certains parlent de coopération) le mieux étudié chez les bactéries est le *quorum sensing* (QS). Le QS est un mécanisme de régulation de l'expression des gènes en fonction de la densité cellulaire locale. Il permet notamment de coordonner au sein de la population cellulaire concernée, certains processus tels que la virulence, la résistance aux antibiotiques ou la formation de biofilms<sup>3</sup>. Le QS est médié par la sécrétion et la détection de petites molécules de signalisation, appelées auto-inducteurs. Lorsque la concentration extracellulaire de l'auto-inducteur (qui augmente avec la densité de population) atteint un certain seuil, les cellules y répondent en modifiant l'expression de certains de leurs gènes et par suite leurs activités physiologiques. Parallèlement à la modification de l'expression génique, les bactéries répondent habituellement aux signaux chimiques en effectuant une migration collective, la formation d'agrégats de forte densité aux motifs parfois complexes (anneaux, rayures...).

Alors que les scientifiques pensaient que la formation et le mouvement des agrégats étaient dus à la disponibilité de substances attractives présentes dans le milieu, il est admis aujourd'hui que les bactéries se regroupent principalement en réponse à des gradients de substances attractives qu'elles excrètent elles-mêmes.

Comparés aux modes de communication chez les organismes supérieurs, les comportements collectifs basés sur le QS et la chimiotaxie chez les bactéries étaient supposés reposer sur la communication passive, c'est-à-dire que les molécules signal, soit les auto-inducteurs, soit les acides aminés, étaient sécrétées de manière constitutive grâce au métabolisme cellulaire par toutes les cellules de la population. Toutefois, les cellules ne répondent au signal que lorsque la concentration atteint un seuil critique et les processus sont donc généralement

---

3. Un biofilm correspond à un ensemble multicellulaire agrégé, souvent constitué de bactéries qui adhèrent entre elles et à une surface, grâce à la sécrétion d'une matrice adhésive et protectrice.

lents à se mettre en place. Ainsi, la possibilité que les bactéries puissent également sécréter des signaux de manière active et rapide afin de partager rapidement des informations sur les modifications de l'environnement avec d'autres bactéries a été récemment étudiée. Lors de la formation de biofilms, les bactéries peuvent en effet sécréter du potassium qui conduit à la production active d'ondes électriques qui se propagent dans le biofilm et coordonnent les états métaboliques des cellules bactériennes. Cette signalisation électrique induite par les canaux potassiques peut également s'étendre au-delà des limites du biofilm pour attirer des cellules bactériennes plus distantes. Des résultats expérimentaux complémentaires (Long *et al.*, 2017) confirment que les bactéries peuvent communiquer activement et rapidement les unes avec les autres. Les populations d'*Escherichia coli* répondent à un gradient chimio-attractant non seulement en modifiant leur mode de nage, mais également en sécrétant simultanément des signaux chimiques dans le milieu lorsqu'elles détectent un fort gradient de leur substrat préféré. Cette molécule de signalisation est un chimio-attractant puissant (dont le taux, comme indiqué précédemment, varie en fonction de la densité de population cellulaire) qui favorise la migration rapide de cellules (y compris beaucoup plus éloignées) vers la source de nourriture.

Il apparaît ainsi clairement que les mécanismes de base de la chimio-sensibilité, attraction/répulsion, comportement/adaptation et communication au sein de l'espèce, sont représentés chez *Escherichia coli*. Ces mécanismes s'observent chez la quasi-totalité des espèces animales, dans une grande diversité de formes qui traduit la complexité et la plasticité de ce mode de relation aux milieux de vie et à leurs changements.

## **BIBLIOGRAPHIE**

Colin E, Ni B, Laganenka L, Sourjik V. (2021) Multiple functions of flagellar motility and chemotaxis in bacterial physiology. *FEMS Microbiology Reviews*, 45, 1-19.

- Long Z, Quaife B, Salman H, Oltvai ZN. (2017) Cell-cell communication enhances bacterial chemotaxis toward external attractants. *Scientific reports*, 7, 12855.
- Shimizu TS, Tu Y, Berg HC. (2010) A modular gradient-sensing network for chemotaxis in *Escherichia coli* revealed by responses to time-varying stimuli. *Molecular Systems Biology*, 6, 382.



## LE NEZ DE *PHYSARUM POLYCEPHALUM* UNE HISTOIRE DE CHIMIOTAXIE

---

Ce chapitre ne devrait pas faire partie du présent ouvrage car *Physarum polycephalum* – surnommé le *blob*<sup>4</sup> par les francophones – (Dussutour, 2017) ne fait tout simplement pas partie du règne animal. Pas plus d’ailleurs que du règne végétal ou des champignons. Difficile à classer, depuis 2015 (à la suite du séquençage de son génome) il est répertorié chez les mycétozoaires, autrement dit des eucaryotes unicellulaires capables de former des masses importantes soit par assemblage de plusieurs cellules soit par multiplication du noyau. C’est à cette dernière catégorie qu’appartient *Physarum polycephalum*, une cellule unique donc et qui peut atteindre des tailles remarquables – jusqu’à plusieurs mètres carrés – avec des milliards de noyaux. Et des propriétés remarquables, le blob n’en manque pas ! Sans être exhaustif, il est possible de mentionner qu’il est l’un des plus anciens organismes vivants sur Terre (environ 500 millions d’années), qu’il a colonisé pratiquement tous les écosystèmes, même s’il préfère généralement les endroits humides et obscurs et qu’il en existe des centaines

---

4. En référence au film éponyme (1958) avec Steve McQueen où une créature extraterrestre gélatineuse arrivée sur terre dévore tout sur son passage et grossit à vue d’œil.

d'espèces différentes. D'un aspect gluant et visqueux, le plus connu est jaune vif mais il en existe de différentes couleurs. Il est particulièrement vorace. Dans la nature, il est friand de bactéries, de spores et de champignons. En laboratoire, il gloutonne les flocons d'avoine et peut doubler de taille en deux jours.

Il intéresse les biologistes pour de nombreuses raisons, notamment ce qui concerne la reproduction, l'alimentation ou encore la capacité de fusion avec d'autres membres de l'espèce. Surtout, il semble pratiquement immortel (inutile de le découper en morceaux, il forme alors autant de nouveaux *blobs* que de morceaux grâce à une capacité de cicatrisation hors du commun) et il s'avère quasiment indifférent à toute atteinte toxicologique. Il intéresse particulièrement les écophysiologistes par la nature de ses relations à l'environnement. Dépourvu de sens tels que la vue ou l'ouïe par exemple, il n'en est pas moins capable de déplacements, quelques centimètres à l'heure suivant les cas<sup>5</sup>. En soi, la capacité de mobilité de *Physarum polycephalum* est déjà une gageure, mais donne de fait la possibilité de l'étudier du point de vue comportemental en s'appuyant sur des protocoles similaires à ceux utilisés habituellement chez les animaux. Ainsi, en 2000 une équipe japonaise (Nakagaki *et al.*, 2000) montre qu'il est capable de résoudre des problèmes complexes tels que trouver le chemin le plus court dans un labyrinthe entre deux sources de nourriture<sup>6</sup>, une intelligence sans cerveau qui ouvre beaucoup de perspectives euristiques ! En 2015, grâce à des observations de type éthologique, Dussutour et ses collaborateurs (Vogel *et al.*, 2015) révèlent que les *blobs* adoptent des comportements différenciés suivant leur origine (ici américain, japonais et australien) mais surtout tendent à démontrer une sorte de personnalité (sociaux ou asociaux), une forme de communication entre eux et une certaine capacité d'apprentissage.

---

5. *Physarum polycephalum* ne dispose pas d'organes dédiés au déplacement. Il se déplace grâce à son système veineux qui possède des propriétés contractiles.

6. Les chercheurs ont obtenu l'Ig Nobel pour cette publication. L'Ig Nobel est un prix remis chaque année à un chercheur ou une équipe pour un travail inhabituel ou improbable.

Le mécanisme qui régit le déplacement et les comportements de *Physarum polycephalum* est celui de la chimiotaxie. Se posent alors les questions de savoir quelles sont les molécules perçues et selon quels fonctionnements, à quelle distance, existe-t-il des préférences, des aversions... ?

Le nez est ici plus qu'ailleurs une catachrèse<sup>7</sup> mais quel que soit son nom, cette interface avec le milieu apparaît comme indispensable au fonctionnement vital de *Physarum polycephalum* et confirme la place ancestrale de ce système de prise d'informations et d'adaptation à l'environnement dans l'histoire évolutive du vivant. Il est connu de longue date que le *blob* réagit à toute une série de substances chimiques en s'en rapprochant ou en s'en éloignant (Ueda *et al.*, 1975). Un seuil minimal de concentration pour une substance donnée est nécessaire pour modifier le potentiel membranaire et c'est à ce seuil que sont générés les mouvements. La gamme des substances impliquées dans la chimiotaxie chez le *blob* est très large et les substances suivantes sont confirmées comme attractives (glucose, maltose, peptones, plusieurs acides aminés, des phosphates, des pyrophosphates, l'ATP<sup>8</sup> et l'AMPc<sup>9</sup>...) et répulsives (sucrose, sels chlorés, tryptophane<sup>10</sup>...). Toutefois, les choses sont plus complexes en ce sens que les molécules impliquées ne sont pas toujours en lien avec l'alimentation, que certaines molécules laissent le *blob* relativement indifférent (fructose, ribose...), que certaines molécules peuvent être à la fois attractives et répulsives suivant les cas (galactose, mannose...). Il n'est donc pas évident de déterminer pourquoi telle molécule est attractive ou répulsive. Les protocoles comportementaux utilisent fréquemment des dispositifs soit du type Y-maze où dans chaque branche est déposée une substance, soit du type boîte de Petri où le *blob* est déposé au centre et les substances à deux pôles opposés

---

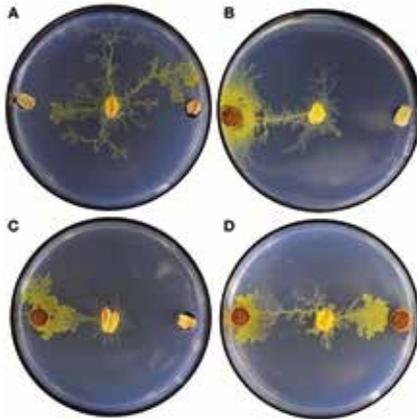
7. Procédé qui étend l'emploi d'un terme au-delà de ce que permet son sens strict.

8. Adénosine triphosphate.

9. Adénosine monophosphate cyclique.

10. Le tryptophane est un acide aminé.

(Figure 1). Ce qui est fascinant du point de vue éthologique, c'est que les stratégies sont très variables en termes de temps de latence avant le début du mouvement (le mouvement peut être initié rapidement ou après quelques heures) et selon la manière de se mouvoir et d'explorer (diffuse ou homogène, de l'ensemble de l'organisme ou par extension). Dans ce contexte, des chercheurs de Bristol au Royaume-Uni ont eu l'idée de tester les préférences de *Physarum polycephalum* dans des tests de choix binaires. Plusieurs composés organiques volatiles (VOCs) ont été sélectionnés pour leur prévalence et leur activité biologique connue chez de nombreuses espèces de plantes et d'insectes. Les résultats montrent clairement un ordre de préférence pour les substances attractives testées. La valériane officinale se révèle ainsi particulièrement attractive, à tel point que si le *blob* a le choix, il la préfère à l'avoine (Ricigliano *et al.*, 2015). Les résultats montrent aussi une hiérarchisation des substances aversives



**Figure 1** | Dans une boîte de Petri, *Physarum polycephalum* est disposé au centre et deux substances aux pôles est et ouest. Les images montrent la progression après 24 h. En (A), qui sert de témoin, de l'avoine est disposée à chaque pôle mais également au centre de la boîte. Le *blob* ne montre pas de préférence de déplacement. En (B), le *blob* se dirige préférentiellement vers la *Valeriana officinale* à l'ouest plutôt que vers l'avoine à l'est. En (C), le *blob* quitte l'avoine disposée au centre pour se diriger vers la *Valeriana officinale* à l'ouest et ignore totalement l'avoine à l'est. En (D), le *blob* se dirige conjointement vers l'ouest et l'est, les deux pôles contenant la *Valeriana officinale*. (D'après Ricigliano *et al.*, 2015).

en fonction de leur pouvoir répulsif. Ceci suggère un fonctionnement nettement plus élaboré qu'un simple mécanisme bimodal.

Ainsi, comme d'autres organismes tels que les virus ou les bactéries, *Physarum polycephalum* interagit avec son environnement par le seul intermédiaire de la modalité chimique. Toutefois, grâce à cet intermédiaire et sa capacité de mouvement, il en fait un modèle particulièrement intéressant pour la compréhension de mécanismes que l'on pensait jusqu'alors réservés aux organismes évolués comme les choix complexes ou la capacité d'apprentissage. Dans certains domaines, il se révèle tellement efficace, qu'à l'instar d'autres espèces (voir aussi « *Le nez de la fourmi* ») il sert désormais de modèle aux algorithmes de navigation.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Dussutour L. (2017) Tout ce que vous avez toujours voulu savoir sur le blob sans jamais oser le demander. Equateurs Sciences.
- Nakagaki T, Yamada H, Toth A. (2000) Intelligence : a maze-solving by an amoeboid organism. *Nature*, 407, 470-470.
- Ricigliano V, Chitaman J, Tong J, Adamatsky A, Howarth DG. (2015) Plant hairy root cultures as psalmodium modulators of the slime mold emergent computing substrate *Physarum polycephalum*. *Frontiers in Microbiology*. doi.org/10.3389/fmicb.2015.00720.
- Ueda T, Terayama K, Kuhihara K, Kobatake Y. (1975) Threshold phenomena in chemoreception and taxis in slime mold *Physarum polycephalum*. *Journal of General Physiology*, 65, 223-234.
- Vogel D, Nicolis SC, Perez-Escudero A, Nanjun-Diah V, Sumpter DJ, Dussutour A. (2015) Phenotypic variability in unicellular organisms : from calcium signalling to social behaviour. *Proceedings of the Royal Society London B*, 282, doi.org/10.1098/rspb.2015.2322



## **LE NEZ DE L'ESCARGOT** ***UNE HISTOIRE DE MUCUS***

---

La classe des gastéropodes regroupe un nombre estimé proche de 85 000 espèces, dont environ 24 000 gastéropodes terrestres. Ces derniers sont majoritairement représentés par les escargots et les limaces. Ces animaux ont un système visuel très rudimentaire (ne permettant guère de distinguer plus que la lumière et l'obscurité) et ne disposent pas de système auditif. L'olfaction est donc une modalité sensorielle primordiale dans la détection, l'orientation, la localisation précise des animaux conspécifiques, de la nourriture (et de proies éventuelles) et le cas échéant des sites d'habitat.

Les gastéropodes en général et les escargots en particulier, sont très sensibles aux odeurs et montrent des apprentissages par conditionnement olfactif très rapides, puisqu'il suffit parfois d'un seul passage (essai) avec récompense ou simplement la rencontre d'une trace laissée par un congénère connu, pour que l'apprentissage soit effectif. En outre, cet apprentissage se révèle particulièrement robuste au cours du temps. Ces caractéristiques, associées au fait que l'escargot soit pourvu d'un système nerveux relativement simple et facilement accessible, en font un modèle privilégié pour l'étude des substrats neuronaux de la modalité olfactive.

Dès le milieu du XIX<sup>e</sup> siècle (Moquin-Tandon, 1851), un rapport scientifique s'intéressait à l'odorat chez les gastéropodes et faisait le lien avec les tentacules dont l'amputation induisait de multiples effets observables chez la limace, en termes de fonctionnalité. Au début du XX<sup>e</sup> siècle (Yung, 1904), une série d'expériences comportementales chez l'escargot est publiée. L'auteur utilise un pinceau odorant et teste les réactions de l'animal à de nombreux stimuli et à différentes distances. Il conclut que la plupart des odeurs qui induisent une réaction de l'escargot sont liées à son alimentation et qu'en général, la distance pour obtenir une réponse est de l'ordre de quelques centimètres, avec toutefois des exceptions – comme l'odeur de melon – pouvant aller jusqu'à 50 centimètres. L'on sait aujourd'hui, qu'il existe des disparités non négligeables chez les gastéropodes en fonction des espèces (Kiss, 2017), mais généralement les odeurs présentes dans l'environnement sont perçues par des récepteurs situés sur les tentacules postérieurs (ou tentacules optiques). D'ailleurs, le fait que les tentacules puissent repousser après section suggère l'importance fonctionnelle de ces organes.

Chez la plupart des espèces d'escargots terrestres, les cellules réceptrices olfactives sont situées au niveau des deux tentacules postérieurs (ou tentacules optiques) et envoient des axones *via* le nerf olfactif, vers une paire de ganglions cérébraux. Plusieurs études en neurophysiologie et en neuro-imagerie ont montré que les processus d'apprentissage olfactif, s'opèrent au niveau du protocérébron<sup>11</sup> localisé à l'endroit où les nerfs olfactifs convergent vers les ganglions cérébraux et donc directement à la suite des récepteurs périphériques. Chez certaines espèces toutefois, l'amputation des tentacules optiques ne modifie pas les capacités de suivi de traces alors que l'ablation des lèvres induit un déficit majeur d'orientation. Ainsi, suivant les espèces, il ne s'agit pas toujours du système olfactif proprement dit qui est impliqué. Il existe en effet d'autres systèmes chimio-sensibles qui participent aux comportements d'orientation et de localisation.

---

11. Premier segment du cerveau.

Dans un travail de référence (Chase *et al.*, 1981), les chercheurs réalisent une première expérience chez l'espèce *Achatina fulica*, en utilisant une enceinte circulaire séparée en son milieu par une plaque en plexiglas. Grâce à un olfactomètre, ils diffusent aléatoirement d'un côté ou de l'autre un flux d'air issu d'un récipient contenant de la salade fraîche. Les escargots intacts s'orientent vers la source odorante dans la très grande majorité des cas. Les escargots dont les tentacules antérieurs ont été sectionnés ne montrent pas de déficit d'orientation. En revanche, la lésion bilatérale des tentacules postérieurs induit une orientation totalement aléatoire et une augmentation significative du temps de latence pour faire un choix. Dans une seconde expérience, ils enregistrent les performances de suivi d'une trace de mucus d'un congénère. Dans ce cas, les animaux dont les tentacules postérieurs ont été sectionnés obtiennent des résultats similaires à ceux des animaux intacts, alors que les animaux dont les tentacules antérieurs ont été sectionnés montrent un déficit significatif dans le suivi de la trace de mucus. Les auteurs concluent qu'il existe une différence entre les molécules présentes dans le milieu aérien et les molécules accessibles par contact. Au niveau des tentacules antérieurs, la stimulation chimio-sensorielle s'opère par contact alors que les tentacules postérieurs répondent aux molécules volatiles.

À la suite de ce travail, beaucoup d'études se sont focalisées sur le suivi des traces de mucus que les escargots sécrètent à partir de leur pied et dont les propriétés (qualifiées de visco-élastiques) sont étonnantes. En effet, de façon un peu paradoxale, le mucus sert en même temps de lubrifiant dans le déplacement de l'animal et de colle qui lui permet de se mouvoir sur une surface lisse à la verticale. Cette trace de mucus contient évidemment des informations chimio-sensorielles qui guident le nez des escargots et pour cheminer, ils utilisent fréquemment leur propre trace de mucus, celles de leurs congénères ou celles d'autres espèces (Ng *et al.*, 2013). Le suivi d'une trace existante a d'abord un intérêt physiologique. En effet, la production du mucus représente un coût énergétique élevé pour

l'animal ; suivre une trace existante lui permet de se nourrir de particules attachées au mucus, de produire moins de mucus et ainsi de réduire significativement le coût énergétique. Le suivi d'une trace existante a également un rôle d'orientation (le mucus présente l'avantage non négligeable de perdurer assez longtemps), même s'il existe des disparités entre les espèces, notamment les espèces solitaires et les espèces grégaires. Outre le retour à l'habitat, les informations contenues dans la trace de mucus permettent à de nombreuses espèces d'escargots de distinguer les animaux conspécifiques des animaux hétérospécifiques et de distinguer les mâles des femelles. Dans certains cas, ces informations peuvent renseigner les mâles sur la taille des femelles (chez la femelle escargot, la fécondité augmente avec la taille), ou renseigner les individus sur la présence d'infections parasitaires. Enfin, chez une espèce prédatrice carnivore telle que *Euglandina rosea* (Patel *et al.*, 2014), la trace de mucus lui permet de repérer ses proies et de les suivre<sup>12</sup>.

## BIBLIOGRAPHIE

- Chase R, Croll RP. (1981) Tentacular function in snail olfactory orientation. *Journal of Comparative Physiology*, 143, 357-362.
- Kiss T. (2017) Do terrestrial gastropods use olfactory cues to locate and select food actively ? *Invertebrate Neuroscience*, 17 : 9.
- Moquin-Tandon A. (1851) Mémoire sur l'organe de l'odorat chez les Gastéropodes terrestres et fluviatiles. *Annales des Sciences Naturelles*, 3, 151-165.
- Ng TP, Saltin SH, Davies MS, Johannesson K, Stafford R, Williams GA. (2013) Snails and their trails : the multiple functions of trail-following in gastropods. *Biological Reviews*, 88, 683-700.
- Patel K, Shaheen N, Witherspoon J, Robinson N, Harrington MA. (2014) Mucus trail tracking in a predator snail : Olfactory

---

12. Cette espèce présente la particularité de posséder des lèvres mobiles dont la stimulation chimio-sensorielle active les mêmes zones du protocérébron que celles innervées par les nerfs olfactifs issus des tentacules optiques (Patel *et al.*, 2014).

processing retooled to serve a novel sensory modality. *Brain and Behavior*, 4, 83-94.

Yung E. (1904) Recherches sur le sens olfactif de l'escargot. *Archives de Psychologie* (Genève), 3, 1-78.



## LE NEZ DU PÉTREL

### UNE HISTOIRE DE SULFURE DE DIMÉTHYLE

Plutôt que de parler du nez du pétrel, il serait plus exact de parler au pluriel du nez des pétrels car ce terme regroupe en réalité plus de 40 espèces différentes. Toutes sont des oiseaux de mer, de la famille des *procellariidés*. Le pétrel est là pour nous rappeler que certains oiseaux présentent un odorat remarquable. D'un point de vue anatomique, chez certaines espèces de pétrel, les bulbes olfactifs peuvent occuper jusqu'à un tiers du volume du cerveau (pour une vue d'ensemble sur la taille relative des bulbes olfactifs chez les oiseaux, Corfield *et al.*, 2015) et à de nombreux égards, ses facultés olfactives paraissent directement reliées à ses modes de vie.

Les pétrels comme les autres *procellariidés* (albatros ou puffins par exemple) passent une grande partie de leur vie en haute mer et ne rejoignent la terre ferme que pour s'accoupler et élever leur progéniture. Ils sont connus pour former des couples stables, fidèles à leur nid disposé dans un terrier que l'oiseau creuse lui-même. Ils se nourrissent principalement de krill, de poissons, de calmars et de charognes. Ils parcourent de très longues distances en mer et ne disposent généralement pas (sauf à l'approche des côtes) de repères visuels leur permettant de s'orienter. L'hypothèse d'une navigation

grâce à l'odorat suspectée depuis longtemps est désormais mieux comprise (Navitt, 2008). Leurs proies sont généralement regroupées en bancs mais la distribution de ces bancs dans l'espace est inégale et souvent aléatoire. Chez les oiseaux de mer, deux techniques de chasse se conjuguent, certains utilisant préférentiellement l'une ou l'autre. Lorsqu'ils agissent de manière dite opportuniste, ils parcourent de très longues distances sous formes de boucles géantes et finissent par rencontrer de façon fortuite des zones de proies. Lorsqu'ils agissent en « navetteur », ils se dirigent d'emblée vers des zones où les proies sont normalement abondantes et opèrent ensuite une recherche restreinte à cette zone (*area-restricted search* en anglais) pour les localiser.

Naturellement, les proies se rassemblent dans des zones où la nourriture est disponible c'est-à-dire où le phytoplancton se trouve généralement en abondance. La particularité de ces zones est de dégager une odeur particulière utilisée par les pétrels (comme d'autres oiseaux de mer) pour orienter leurs recherches (Nevitt, 2000). La molécule majoritairement impliquée est le sulfure de diméthyle (DMS) aussi appelé méthylthiométhane ( $C_2H_6S$ ). Il s'agit d'une molécule issue de la dégradation microbienne du phytoplancton et d'autres algues. Les oiseaux ne sont donc pas directement attirés par leurs proies, ou leur odeur (des expériences ont ainsi montré que le pétrel ignore l'odeur du krill, constituant leur principale source de nourriture) mais par les odeurs produites en amont de la chaîne alimentaire. Les pétrels possèdent de très grandes capacités de détection du DMS et à l'image d'autres animaux (voir aussi « *Le nez du requin* »), ils se comportent en réponse à cette odeur en remontant en zigzag contre le vent (Nevitt et Bonadonna, 2005).

Une fois démontrée la perception de cette molécule et son rôle dans la recherche de nourriture en haute mer par les pétrels, se pose la question de la mise en place de ces potentialités au cours du développement. En effet, chez une espèce comme le pétrel qui niche en terrier, le poussin n'est théoriquement pas confronté à l'odeur du

DMS présente en haute mer. Dans une expérience comportementale originale (Bonadonna *et al.*, 2006), il a été montré que les poussins détectent très tôt l'odeur de DMS et sont capables de s'orienter dans sa direction même à de faibles concentrations<sup>13</sup>. L'hypothèse est que cette attirance pour l'odeur du DMS provient sans doute du fait que les parents partis en haute mer en reviennent imprégnés et que les poussins associent cette odeur avec la nourriture rapportée. En outre, le fait que les poussins soient confinés dans des terriers plusieurs semaines, privilégie logiquement la modalité olfactive dans l'apprentissage sensoriel. Ainsi, plus tard au moment de l'envol, les jeunes pétrels (comme les autres espèces élevées dans des terriers) montrent une sensibilité et des comportements de recherche liés à l'odeur de DMS. Corollairement, les pétrels se servent tout aussi efficacement de leur odorat pour retrouver leur nid. Parmi les hypothèses liées à la navigation lointaine en haute mer, figure le sens magnétique. Dans une étude visant à explorer le rôle de ce sens, celui de l'olfaction et de la vision (Pollonara *et al.*, 2015), il apparaît chez une espèce proche du pétrel (le puffin) que le groupe d'oiseaux dont le sens magnétique a été expérimentalement perturbé regagne aussi facilement leur colonie que le groupe d'oiseaux contrôle non perturbé. En revanche, les oiseaux rendus anosmiques montrent des difficultés d'orientation, notamment dans la première étape du retour pour rejoindre la côte. Une fois rejoint le littoral, les oiseaux retrouvent aisément leur nid. Pour cette seconde étape, les oiseaux utilisent probablement des indicateurs visuels pour un repérage global et des signaux olfactifs pour la localisation précise du nid et du partenaire. En effet, les pétrels savent se reconnaître entre eux et identifient parfaitement l'odeur du compagnon. À la base de la queue se trouve une glande (appelée glande uropygienne) qui sécrète une huile très odorante pour l'espèce. Lors de la toilette, cette substance permet de rendre les plumes imperméables et confère à chaque oiseau une odeur propre.

---

13. Les chercheurs utilisent un labyrinthe à deux branches (Y-maze) en comparant l'odeur du DMS avec une odeur contrôle (le propylène glycol).

C'est ainsi que le pétrel retrouve son/sa partenaire chaque année et identifie le nid.

Comme chez d'autres espèces animales, il a été montré que l'odorat guidait le choix du partenaire et que celui-ci était généralement porteur d'un complexe majeur d'histocompatibilité<sup>14</sup> (CMH) relativement différent du sien. En effet, il est préférable d'éviter de s'apparier avec un individu au génome proche du sien pour avoir une descendance porteuse d'une grande diversité génétique, notamment au regard de la résistance aux maladies. Pourtant, malgré ses potentialités, si le nez du pétrel lui permet d'assurer une large gamme de comportements adaptatifs, il peut aussi le tromper dangereusement.

À l'instar de nombreux animaux marins, le pétrel ingurgite du plastique et les scientifiques ont longtemps pensé qu'il le confondait à la vue, prenant les petites particules pour du krill, comme les tortues peuvent confondre les sacs plastiques avec les méduses. Mais une étude (Savoca *et al.*, 2016) a montré qu'en réalité, les oiseaux étaient trompés par leur nez. En effet, le plastique en décomposition dégage du sulfure de diméthyle exactement comme dans le cas de la décomposition du phytoplancton qui sert de nourriture au krill. De vastes études sont désormais consacrées à ce fléau et les scientifiques ont établi à partir d'un grand nombre d'oiseaux, dont des procellariiformes, que 8 % des espèces non sensibles au DMS mangeaient du plastique contre 45 % chez les espèces sensibles à cette molécule. Le plastique agit à deux niveaux : à court terme, son ingestion produit une sensation de satiété chez l'animal qui peut alors souffrir de dénutrition ; à long terme, les composés chimiques présents dans le plastique peuvent endommager l'organisme de multiples façons. Pour l'instant, la communauté scientifique est impuissante à proposer des solutions pour pallier cette tromperie olfactive aux conséquences écologiques désastreuses.

---

14. Le complexe majeur d'histocompatibilité est une partie du code génétique qui joue un rôle clé dans le système immunitaire.

**BIBLIOGRAPHIE**

- Bonadonna F, Caro S, Jouventin P, Nevitt GA. (2006) Evidence that blue petrel, *Halobaena caerulea*, fledglings can detect and orient to dimethyl sulfide. *Journal of Experimental Biology*, 209, 2165-2169.
- Corfield JR, Price K, Iwaniuk AN, Gutierrez-Ibanez, Birkhead CT, Wylie DR. (2015) Diversity in olfactory bulb size in birds reflects allometry, ecology and phylogeny. *Frontiers in Neuroanatomy*, doi : 10.3389/fnana.2015.00102.
- Nevitt GA. (2000) Olfactory foraging by Antarctic procellariiform seabirds. *Life at high Reynolds numbers. Biological Bulletin*. 198, 245-253.
- Nevitt GA. (2008) Sensory ecology on the high seas : The odor world of the procellariiform seabirds. *Journal of Experimental Biology*, 211, 1706-1713.
- Nevitt GA, Bonadonna F. (2005) Sensitivity to dimethyl sulphide suggests a mechanism for olfactory navigation by seabirds. *Biology Letters*, 1, 303-305.
- Pollonara E, Luschi P, Guiford T, Wikelski M, Bonadonna F, Gagliardo A. (2015) Olfaction and topography, but not magnetic cues, control navigation in a pelagic seabird : displacements with shearwaters in the Mediterranean Sea. *Scientific Reports*, 5, 16486, doi : 10.1038/srep16486.
- Savoca MS, Wohlfell ME, Ebeler SE, Nevitt GA. (2016) Marine plastic debris emits a keystone infochemical for olfactory foraging seabirds. *Sciences Advances*, 2, e1600395.



## LE NEZ DU SAUMON

### UNE HISTOIRE D'EMPREINTE

Le comportement des saumons qui reviennent frayer dans la rivière qui les a vus naître après un périple de plusieurs milliers de kilomètres dans l'océan, fait partie des migrations animales iconiques. Le saumon est un poisson anadrome, ce qui signifie qu'il peut vivre aussi bien en eau douce qu'en eau salée. Et en effet, il naît dans le lit des rivières (nord-américaines, scandinaves...) où il passe les premières années de sa vie puis migre vers l'océan. Une fois dans l'océan, il parcourt de très longues distances puis finit par retrouver sa rivière d'origine et revenir à l'endroit exact où il est né pour se reproduire. Cette mémoire du lieu de naissance et cette capacité à reconnaître sa route sur un si vaste territoire intrigue les spécialistes du comportement animal depuis fort longtemps.

L'hypothèse d'une navigation par l'odorat est ancienne mais ce sont les travaux remarquables de Hasler et Wisby à partir des années 1950 qui permettront de l'étayer progressivement (Hasler et Wisby, 1951). Ces naturalistes observaient les saumons argentés (*Oncorhynchus kisutch*) dans les grands lacs américains et ont d'abord remarqué l'habileté discriminative des saumons, capables de distinguer les odeurs de deux fleuves différents. Ils ont ensuite établi expérimentalement

que les saumons dont on avait supprimé le sens olfactif par cautérisation ou par obstruction du sac olfactif<sup>15</sup>, étaient incapables de retrouver leur rivière d'origine. Plus tard (Toft, 1975), ce fait a été confirmé par des expériences qui montraient qu'une privation totale de la vision ou unilatérale de l'olfaction affectait peu le retour des poissons à leur frayère.

Se posait alors la question de la nature de l'odeur. Le consensus actuel considère qu'il s'agit d'un cocktail dont la composition est riche en acides aminés et englobe à la fois les molécules spécifiques à la rivière et à son environnement minéral et végétal ainsi que des molécules spécifiques émises par la population de saumons de la rivière considérée et leur frayère. La question subséquente était de savoir comment cette odeur était reconnue et encodée dans ce qu'il fallait bien considérer comme une mémoire à long terme. Hasler et ses collaborateurs (Hasler *et al.*, 1978) ont alors réalisé des expériences *in situ*, en utilisant une molécule normalement absente du milieu naturel des saumons, la morpholine (C<sub>4</sub>H<sub>9</sub>NO). Ils ont ajouté cette molécule dans l'environnement des poissons juvéniles, puis après trois années passées dans la rivière, les saumons ont migré vers l'océan. Lors de leur retour, une rivière parmi d'autres a été marquée avec la morpholine. Les poissons ont alors remonté ce cours d'eau spécifique jusqu'à l'endroit où était déposée la morpholine et ont établi une frayère. Les auteurs démontraient ainsi que la sensibilité du saumon à un indice olfactif particulier relevait d'un mécanisme d'empreinte au cours de l'ontogénèse et permettait un retour aux sources, phénomènes connus en anglais sous les termes d'*imprinting* et de *homing*. Ce mécanisme a été proposé de longue date pour la réintroduction et la gestion des populations de saumons.

Au niveau neurobiologique, les mécanismes permettant d'expliquer le processus d'empreinte olfactive ne sont toujours pas totalement

---

15. Chez les poissons, les narines ne servent évidemment pas à la respiration mais à percevoir les odeurs. L'eau achemine les molécules à l'intérieur au niveau des sacs olfactifs où se trouvent les neurorécepteurs.

élucidés. Beaucoup d'hypothèses reposent sur l'idée de l'implication de certaines hormones mais les scientifiques manquent à ce jour de marqueurs qui permettraient l'évaluation de la formation de la trace mnésique olfactive (Ueda *et al.*, 2016).

Toutefois, la priorité scientifique semble désormais se focaliser sur d'autres considérations. En effet, et comme pour de nombreuses espèces de poissons (voir aussi « *Le nez du requin* »), les modifications climatiques et l'acidification des océans due à l'augmentation du taux de CO<sub>2</sub> pourraient avoir de lourdes conséquences pour la survie des saumons. Parmi les nombreuses études prospectives, celle de l'équipe de Brauner (Ou *et al.*, 2015) chez le saumon de l'Atlantique (*Salma salar*) est édifiante car elle s'intéresse aux conséquences en eau douce, beaucoup moins documentées. Les résultats montrent que l'acidification due à l'augmentation de CO<sub>2</sub> induit des réponses olfactives altérées, notamment en termes de comportements d'évitement des prédateurs. D'un point de vue électrophysiologique, les électro-olfactogrammes (EOGs)<sup>16</sup> recueillis au niveau de l'épithélium olfactif d'alevins de saumons après 8 semaines dans une eau de rivière augmentée en CO<sub>2</sub>, montrent des réponses très diminuées pour des stimuli courants (ici 9 acides aminés sont utilisés). Cela signifie qu'il faut en augmenter considérablement la concentration pour obtenir des réponses EOGs similaires aux saumons témoins. D'un point de vue adaptatif, cela signifie que la perturbation dans la reconnaissance des molécules chez les saumons juvéniles va probablement contrarier le mécanisme d'*imprinting* et en conséquence, compromettre le *homing*... Une question cruciale de survie de l'espèce.

Finalement, si le nez du saumon lui permet d'identifier l'estuaire de son fleuve d'origine et de retrouver la branche de rivière correspondant à sa frayère, il est peu probable qu'il lui permette de s'orienter sur des milliers de kilomètres à travers l'océan. La dilution des molécules,

---

16. Un électro-olfactogramme (EOG) est un enregistrement électrophysiologique au niveau des récepteurs olfactifs. L'amplitude du potentiel enregistré reflète le niveau d'activation des récepteurs et dans une certaine mesure, l'intensité de perception.

les courants marins sont autant de facteurs qui rendent inopérants la fonction olfactive dans ce type de navigation. Les premiers travaux de Hasler et de ses collaborateurs portaient sur le saumon argenté dans les grands lacs américains et ne concernaient pas d'autres espèces comme le saumon atlantique qui migre dans l'océan à l'âge adulte. Il semble que la navigation océanique du saumon repose (comme pour d'autres espèces telles que les tortues de mer, par exemple) sur la magnéto-sensibilité. Le saumon enregistre (encore une histoire d'empreinte !) la signature magnétique (l'intensité du champ magnétique terrestre à un endroit donné) à l'embouchure de sa rivière natale. Une fois au milieu de l'océan, il utilise la combinaison de l'intensité magnétique et de l'angle d'inclinaison pour évaluer sa position géographique. Il réalise ainsi une sorte de plan ou carte magnétique qui lui permet de s'orienter pour le voyage retour (Putman *et al.*, 2013 ; 2014). Arrivé à l'embouchure du fleuve, le nez du saumon lui confirme qu'il s'agit de la bonne destination et le guide pour le reste du voyage qui sera aussi le dernier puisque la quasi-totalité des saumons adultes, meurent après avoir frayé.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Hasler AD, Wisby WJ. (1951) Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behavior. *American Naturalist*, 85, 223-238.
- Hasler AD, Scholtz AT, Horral RS. (1978) Olfactory imprinting and homing in salmon. *American Scientist*, 66, 347-355.
- Ou M, Hamilton TJ, Eom J, Lyall EM, Gallup J, Jiang A, Lee J Close DA, Yun SS, Brauner CJ. (2015) Responses of pink salmon to CO<sub>2</sub>-induced aquatic acidification. *Nature Climate Change*, DOI : 10.1038/NCLIMATE2694.
- Putman NF, Lohmann KJ, Putman EM, Quinn TP, Klimley AP, Noakes DLG. (2013) Evidence for geomagnetic imprinting as a homing mechanism in pacific salmon. *Current Biology*, 23, 312-316.

- Putman NF, Scanlan MM, Billman EJ, O'Neil JP, Couture RB, Quinn TP, Lohmann KJ, Noakes DLG. (2014) An inherited magnetic map guides ocean navigation in juvenile pacific salmon. *Current Biology*, 24, 446-450.
- Toft R. (1975) The significance of the olfactory and visual sense in the behaviour of spawning migration in Baltic salmon. *Swedish Salmon Research Institute Report*, 10, 1-75.
- Ueda H, Nakamura S, Nakamura T, Inada K, Okubo T, Furukawa N, Murakami R, Tsuchida S, Zohar Y, Konno K, Watanabe M. (2016) Involvement of hormones in olfactory imprinting and homing in chum salmon. *Scientific Reports*, DOI : 10.1038/srep21102.



## LE NEZ DU REQUIN

### UNE HISTOIRE DE COURANTS

Parfois surnommé *nez nageur*, le requin est réputé de longue date pour son flair exceptionnel. Il est vrai que plusieurs espèces possèdent des structures cérébrales dévolues au système olfactif extrêmement volumineuses par rapport à l'ensemble du cerveau, le fameux *ratio olfactif* (voir aussi « *Le nez de T. rex* »). Les molécules détectées sont nombreuses et souvent à de très faibles concentrations. Le requin est également capable de détecter des substances telles que des hormones, des protéines, des acides aminés ou du sang.

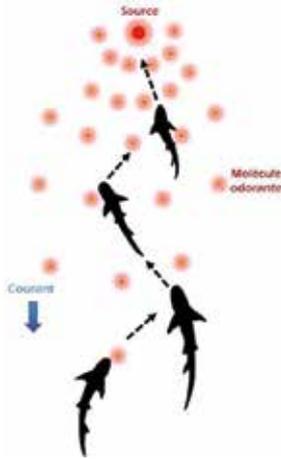
Pour repérer ses proies, le requin est d'abord tributaire des courants marins qui véhiculent les molécules. Ces molécules une fois détectées, le requin utilise son odorat pour remonter le courant en direction de la source. Il suffit d'obstruer les narines de certains animaux et de comparer leurs performances de navigation avec des congénères contrôlés pour en mesurer la contribution (à titre d'exemple : Nosal *et al.*, 2016) en termes de temps et d'espace parcouru.

La nage caractéristique en zigzag (Figure 2) révèle que la progression est naturellement orientée en fonction de la concentration

croissante des molécules. L'évaluation des différences de concentrations est en grande partie assurée par un mécanisme classique d'analyse comparative des entrées dans chacune des deux narines (associé aux oscillations de la tête). Ce mécanisme de repérage dans l'espace n'est pas spécifique au requin, il est retrouvé chez la plupart des espèces animales, y compris chez l'homme (Brand, 2020). Toutefois, la différence de concentration détectée entre les deux narines ne serait peut-être pas l'unique source d'information utilisée par le requin pour progresser vers ses proies potentielles. Une équipe de chercheurs américains, très impliquée dans l'étude de ces mécanismes (Gardiner *et al.*, 2010) a montré que l'analyse de la différence de temps d'entrée des molécules dans chacune des deux narines était primordiale pour l'efficacité de la navigation. Dans leurs élégantes expériences, les auteurs utilisent une odeur de nourriture (du calmar écrasé) qu'ils délivrent indépendamment à chaque narine avec des temps et des concentrations différentes. Avec des concentrations équivalentes, les requins s'orientent du côté de la narine stimulée en premier, dans un intervalle de temps compris entre 100 ms et 500 ms. En revanche, lorsque la concentration est différente mais délivrée en même temps, le requin ne modifie pas son comportement d'exploration (*turning* en anglais). Enfin, lorsqu'un odorant très dilué est délivré à une narine 500 ms avant un odorant concentré délivré à l'autre narine, le requin s'oriente du côté stimulé initialement. Il faut ajouter qu'avec un délai supérieur à une seconde entre les deux narines, le requin abandonne ce mécanisme de repérage dans l'espace en fonction du temps<sup>17</sup>.

---

17. Ce mécanisme de repérage dans l'espace en fonction du temps n'est pas spécifique au système olfactif. Dans le système auditif par exemple, l'analyse par des neurones spécialisés, du décalage de temps (quelques ms) d'entrée du son dans chacune des deux oreilles (ou du décalage de phase) – appelé délai interaural – permet la localisation de la source sonore dans le plan horizontal.



**Figure 2** | Nage en zigzag caractéristique à contre-courant, en fonction de la concentration des molécules odorantes.

Pourtant et malgré la pertinence de ces résultats, il est connu depuis longtemps (Shelden, 1911) qu'avec une seule narine, le requin parvient toujours à localiser ses proies. La comparaison inter-narines (concentration et temps d'entrée) n'est donc pas seule responsable des capacités remarquables d'orientation du requin. Parmi les autres modalités sensorielles en cause, la principale est sans doute la *ligne latérale*. La ligne latérale est un organe sensoriel que l'on retrouve chez de très nombreux poissons. Elle parcourt le flanc de l'animal (de façon continue ou discontinue suivant les cas) de la tête à l'extrémité de la queue. Elle renferme des récepteurs – essentiellement des mécanorécepteurs – qui informent des différences de forces d'écoulement et permettent une perception précise des modifications de vitesse, de pression et de vibrations de l'eau. Il a été montré en laboratoire (Gardiner et Atema, 2007) que chez les requins dont la ligne latérale est lésée (ici avec la streptomycine<sup>18</sup>), les performances de localisation de sources odorantes sont très amoindries par rapport aux animaux

18. La streptomycine est un antibiotique antibactérien cytostatique et cytotoxique.

contrôles non lésés. L'analyse des courants et des turbulences aquatiques s'avère en effet indispensable à la localisation des odeurs et l'animal utilise donc différentes modalités sensorielles chimiques et hydrodynamiques – de façon intégrée – pour une navigation efficace. Ce phénomène porte le nom délicatement poétique de *chimiotaxie des turbulences*.

Dans une autre étude comportementale (Gardiner *et al.*, 2017), la même équipe de chercheurs a filmé trois espèces différentes de requins dans leur stratégie de repérage, d'approche et de capture des proies. Les animaux sont observés en situation normale du point de vue sensoriel et en situation de privation sensorielle (olfaction, vision, mécanoréception et électroréception) seule ou combinée. L'objectif est d'évaluer la contribution relative de chaque modalité sensorielle dans la cinématique liée à la capture des proies. Les résultats montrent que tous les types d'informations concourent à l'efficacité de la capture mais à des degrés divers, ils montrent également une adaptation en lien avec les informations disponibles lorsque l'un des sens est inopérant et des différences importantes entre les espèces de requin.

Finalement, si la renommée du nez du requin n'est pas usurpée, elle doit être relativisée dans la mesure où l'odorat joue effectivement un grand rôle dans la navigation, l'orientation et la capture des proies mais de façon complémentaire avec les autres modalités sensorielles, notamment celles qui permettent au requin d'analyser les courants marins. Surtout, il n'est pas possible de généraliser et prétendre que tous les requins sont des *swimming noses*, ce que démontre parfaitement une large étude morphologique comparative de la taille des bulbes olfactifs menée chez 58 espèces différentes (Yopack *et al.*, 2015). Les différences olfactives observées sont principalement corrélées au type d'habitat : de façon triviale, les requins de pleine mer possèdent un meilleur nez que les requins de récif. Mais quel que soit leur nez, ils pourraient tous à l'avenir souffrir des modifications environnementales, en particulier au niveau de la concentration en CO<sub>2</sub>. En effet, l'élévation du taux de CO<sub>2</sub> augmente l'acidité de l'eau des océans,

ce qui pourrait avoir des conséquences sur la perception sensorielle, notamment au niveau olfactif. Une étude prospective (Dixson *et al.*, 2015) a comparé les comportements de navigation à l'odeur de requins dans trois conditions : taux de CO<sub>2</sub> actuel, taux modérément augmenté et taux fortement augmenté, ce dernier correspondant aux projections pour les années 2100. Il en ressort qu'en condition modérément augmentée, le pistage des traces odorantes n'est pas modifié alors qu'il est très altéré dans le cas d'une forte augmentation. Toutefois, dans les deux cas (modérément et fortement augmenté), le nombre de comportements d'attaque diminue.

Ainsi, le nez du requin, modèle de flair aquatique, nous rappelle l'intrication étroite entre odorat et relations proie/prédateur dans le règne animal et par suite dans le fonctionnement des écosystèmes et leurs possibles évolutions.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Brand G. (2019) Sur la piste des odeurs. In G. Brand *À la découverte des odeurs*: ISTE, London ; 163-165.
- Dixson DL, Jennings AR, Atema J, Munday PL. (2015) Odor tracking in sharks is reduced under future ocean acidification conditions. *Global Change Biology*, 21,1454-1462.
- Gardiner JM, Atema J. (2007) Sharks need the lateral line to locate odor sources : rheotaxis and eddy chemotaxis. *Journal of Experimental Biology*, 210,1925-1934.
- Gardiner JM, Atema J. (2010) The function of bilateral odor arrival time differences in olfactory orientation of sharks. *Current Biology*, 20,1187-1191.
- Gardiner JM, Atema J, Hueter RE, Motta PJ. (2017) Modulation of shark prey capture kinematics in response to sensory deprivation. *Zoology*, 120,42-52.
- Nosal AP, Chao Y, Farrara JD, Chai F, Hastings PA. (2016) Olfaction contributes to pelagic navigation in a coastal shark. *PloS One*, 11 (1) : e0143758.

Sheldon RE (1911) The sense of smell in selachians. *Journal of Experimental Zoology*, 10,51-62.

Yopack KE, Lisney TJ, Collin SP. (2015) Not all sharks are « swinning noses » : variation in olfactory bulb size in cartilaginous fishes. *Brain Structures and Function*, 220,1127-1143.

## LE NEZ DU PIGEON

### ***UNE HISTOIRE DE CONTROVERSE***

---

S'il est un nez qui ne fait pas consensus scientifique, c'est à l'évidence celui du pigeon. La capacité des pigeons voyageurs (*Columba livia*) à retrouver leur chemin avec précision et célérité – y compris à partir d'endroits qui ne leur sont pas familiers – intrigue les ornithologues et fascine les colombophiles depuis longtemps. Cette aptitude est par ailleurs universellement connue pour avoir été utilisée à plusieurs périodes de l'histoire depuis l'Égypte antique, comme un moyen fiable et efficace de transmission d'informations confidentielles. Elle questionne aussi les biologistes du comportement qui cherchent à déterminer les mécanismes à la base des processus d'apprentissage et de mémoire spatiale.

Il est admis de longue date que les pigeons sont dotés d'une sensibilité particulière au champ magnétique terrestre qui leur permet de se repérer, de naviguer et de retrouver leur point de départ sur de très longues distances (plusieurs centaines de kilomètres). Cependant, depuis quelques décennies, plusieurs travaux de recherche étayaient l'hypothèse d'un rôle important joué par l'odorat dans les déplacements du pigeon, à l'instar d'autres espèces d'oiseaux (voir aussi « *Le nez du pétrel* »).

Au début des années 1970, des chercheurs italiens de l'université de Pise (Papi *et al.*, 1971) ont montré que les pigeons dont les nerfs olfactifs ont été sectionnés sont incapables de rejoindre leur volière d'origine. Ils ont réitéré leurs expériences en bouchant les narines des oiseaux ou en anesthésiant les nerfs olfactifs et ont obtenu des résultats similaires. Ces travaux sont à l'origine de l'hypothèse qui suggère l'existence de cartes olfactives (Wallraff, 2005) permettant la navigation du pigeon, comme cela existe pour d'autres espèces d'animaux (Jacobs, 2012). Certains spécialistes sont toutefois très sceptiques vis-à-vis de cette hypothèse. En effet, le problème avec les odeurs et les cartes olfactives, c'est naturellement le vent, sa force et sa direction changeante. Des expériences menées avec des déflecteurs d'air (qui modifient le sens du vent et donc la direction du flux d'odeurs) chez des pigeons déposés loin de leur habitat, montrent que les oiseaux sont momentanément désorientés. Dans un premier temps, ils partent dans des directions inadéquates mais cohérentes par rapport au sens du vent et dans un second temps, ils modifient leur trajectoire et retrouvent le bon chemin. Les chercheurs à l'origine de l'hypothèse de navigation olfactive postulent qu'il existerait en fait deux cartes : une carte relative aux odeurs locales (appelée *mosaic map*) apprises au cours du développement et leur permettant de s'orienter dans un environnement proche (quelques kilomètres ou dizaines de kilomètres) et une carte plus vaste (appelée *gradient map*) pouvant aller jusqu'à une distance de 1 000 kilomètres. Cette dernière est basée sur le fait qu'indépendamment des molécules individuelles, il existe des gradients de concentrations stables de VOCs dans l'atmosphère à une échelle de quelques centaines de kilomètres.

Le problème est que plusieurs autres équipes de recherche (au Portugal et en Allemagne notamment), adeptes de la navigation par magnétoréception, ont répliqué les études des chercheurs de Pise sans pouvoir confirmer leurs résultats. Les Italiens ont alors argué que les méthodes utilisées n'étaient pas strictement identiques, qu'il pouvait exister des différences liées à l'âge des oiseaux et à leur

niveau d'entraînement et qu'il existait probablement un environnement olfactif différent selon le lieu d'expérimentation (plus varié en Italie qu'en Allemagne, par exemple). Les chercheurs allemands ont répondu que dans les expériences italiennes, les méthodes d'altération du sens olfactif pouvaient très bien avoir lésé également le système magnétoréceptif dont on ne sait toujours pas exactement comment il fonctionne. L'une des hypothèses est que la magnétoréception est véhiculée par le système trigéminal, notamment la branche ophtalmique. Aussi, l'équipe de Pise a-t-elle réalisé des lésions du nerf trijumeau et montré que cela n'affectait pas les compétences de navigation des pigeons, y compris chez des jeunes oiseaux avant qu'ils n'apprennent les cartes de navigation (Gagliardo *et al.*, 2009). Pour compliquer encore un peu les choses, s'il en était besoin, une autre équipe (Nordmann *et al.*, 2017) a révélé que les cellules présentes dans le bec et contenant des petits cristaux de magnétite ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) que l'on croyait être des neurones, étaient en réalité des macrophages. Ces cellules ne participent donc pas à la magnétoréception qui (s'il est avéré qu'elle existe) reste un mécanisme complexe qui allie deux systèmes, l'un pour détecter l'intensité du champ magnétique, l'autre pour repérer son orientation. En tout état de cause, difficile d'imaginer un système sensoriel sans récepteurs capables de transduction et de voies d'acheminement des informations au système nerveux. Certains émettent l'hypothèse que les récepteurs de la magnétoréception pourraient se trouver dans l'épithélium olfactif comme cela a été montré chez d'autres animaux comme la truite arc-en-ciel, par exemple. D'autres données plus récentes postulent que des molécules cryptochromes<sup>19</sup> présentes au niveau de l'œil pourraient participer à la perception du champ magnétique.

Pour ce qui concerne la navigation du pigeon, les spécialistes sans parti pris considèrent que l'explication la plus probable serait que ces oiseaux utilisent plusieurs systèmes à leur disposition ; olfaction,

---

19. Les cryptochromes sont impliqués dans les mécanismes d'orientation géomagnétique.

magnétoréception et vision. Pour cette dernière, il est connu qu'ils ont l'habitude de suivre des repères visuels *longue distance*, tels que les côtes, les routes ou les voies de chemin de fer pour se déplacer. Les pigeons seraient donc opportunistes et utiliseraient à un moment donné, suivant leur expérience, l'environnement, les conditions météorologiques... préférentiellement l'un ou l'autre des systèmes. Ainsi les cartes de navigation seraient de véritables cartes cognitives intégrant de multiples données, le nez du pigeon y jouant indubitablement un rôle crucial.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Gagliardo A, Ioalè P, Savivni M, Wild M. (2009) Navigational abilities of adult and experienced homing pigeons deprived of olfactory or tigeminally mediated magnetic information. *Journal of Experimental Biology*, 212, 3119-3124.
- Jacobs LF. (2012) From chemotaxis to the cognitive map : the function of olfaction. *PNAS*, 109, 10693-10700.
- Nordmann GC, Hochstoeger T, Keays DA. (2017) Magnetoreception – A sense without a receptor. *PLOS Biology*, e2003234.
- Papi F, Flore L, Fiaschi V, Benvenuti S. (1971) The influence of olfactory nerve section on the homing capacity of carrier pigeons. *Monitore Zoologico Italiano*, 5,265-267.
- Wallraff HG. (2005) *Avian navigation : Pigeon homing as a paradigm*. Springer-Verlag, Berlin.

## **LE NEZ DE LA FOURMI**

### ***UNE HISTOIRE D'INTELLIGENCE COLLECTIVE***

---

Les fourmis n'ont pas de nez à proprement parler mais les signaux chimiques sont d'une telle importance dans les colonies qu'un ouvrage entier ne suffirait pas à faire le tour de la question. Les fourmis sont présentes sur Terre depuis le Crétacé, approximativement 140 millions d'années. Elles présentent des capacités adaptatives remarquables car au fil du temps, elles ont colonisé la quasi-totalité de la planète, quel que soit le milieu et quelles que soient les conditions environnementales. Environ 8 000 espèces ont été recensées, soit seulement les deux-tiers du nombre estimé. Sauf quelques exceptions, ce sont – comme chez beaucoup d'autres insectes – des espèces eusociales. Cela correspond à un mode d'organisation où un groupe d'animaux vivant ensemble comprend des castes d'individus fertiles et non fertiles. En général, la fonction principale des mâles est la reproduction et au sein de la colonie, seule la reine est fertile. La complexité de l'organisation sociale (ouvrières, soldats...), et la répartition des tâches dans les colonies ne fascinent pas uniquement les entomologistes. Il existe de longue date un intérêt marqué des scientifiques dans différents domaines pour l'étude des signaux chimio-sensibles chez les fourmis et

la compréhension de leur rôle dans les interactions au sein des colonies.

Chez les fourmis, les signaux chimiques peuvent être perçus par trois types de récepteurs : les récepteurs olfactifs (ORs) localisés principalement au niveau des sensilles des antennes et des palpes maxillaires, sensibles aux odeurs et aux phéromones, les récepteurs gustatifs (GRs) sensibles aux goûts et aux phéromones et les récepteurs ionotropiques (IRs) dont la découverte est récente, sensibles aux acides et aux amines (Zhou *et al.*, 2012).

Il semble que les fourmis possèdent plus de récepteurs olfactifs que la plupart des autres insectes. Les génomes complets de plusieurs espèces de fourmis ont été séquencés et ils varient entre 300 et 400 gènes. À titre de comparaison, les abeilles en possèdent un peu moins de 200, les moustiques entre 75 et 150, la drosophile environ 60 et le bombyx environ 50. De telles capacités sensorielles permettent aux fourmis d'entretenir des relations sociales considérées à plusieurs titres comme un modèle de communication chimique. Elles reconnaissent l'odeur de leur colonie et la différencient d'une autre colonie de la même espèce et d'une espèce différente. Elles montrent des comportements de coopération et des formes de socialité avancée qui dépendent en grande partie des mécanismes de communication médiés par les phéromones, elles savent apprendre et prendre des décisions grâce à ces informations et elles les utilisent pour optimiser leurs déplacements dans l'espace et la recherche de nourriture.

Ces dernières années, des découvertes remarquables ont été réalisées chez les fourmis. L'une d'elles relève de la génétique et a permis de montrer l'importance de l'olfaction dans les comportements fondamentaux de ces insectes. Chez les espèces avec la reine comme seule génitrice, les manipulations génétiques sont difficiles. En 2017 et quasi simultanément, plusieurs équipes scientifiques ont contourné le problème avec des espèces différentes. L'une d'entre elles (Yan *et al.*, 2017) a travaillé sur une espèce de

fourmi sauteuse (*Harpegnatos saltator*), qui présente la particularité pour les ouvrières de pouvoir se convertir en pseudo-reines dans certaines circonstances, devenir reproductrices et former des colonies. Une autre équipe (Trible *et al.*, 2017) a travaillé chez la fourmi *Ooceraea biroï* qui se reproduit par parthénogénèse théli-toque<sup>20</sup>. Dans tous les cas, les chercheurs utilisent la technique de manipulation génétique CRISPR/Cas9<sup>21</sup> et ciblent particulièrement le gène nommé « *orco* » (pour co-récepteur des récepteurs olfactifs) connu également sous l'abréviation OR83b. Chez les fourmis et probablement chez de très nombreux insectes, ce gène spécifique est indispensable au fonctionnement de la quasi-totalité des récepteurs olfactifs, sans que les mécanismes liés à son fonctionnement soient totalement élucidés. Les chercheurs invalident donc le gène « *orco* » dans les œufs et donnent ainsi naissance à des individus pratiquement dépourvus d'odorat. Privées de « *orco* », les fourmis ne réalisent plus la large palette de comportements liés au fonctionnement des récepteurs olfactifs (Slone *et al.*, 2017) : elles ne participent plus à la recherche de nourriture, aux combats, la plupart des comportements de coopération et de socialité ne se manifestent pas et les fourmis se révèlent incapables de suivre les pistes de phéromones. Privées d'odorat, les fourmis perdent la plupart de leurs mécanismes d'adaptation et perdent donc en quelque sorte leur intelligence<sup>22</sup>. En matière de déplacements, cette dernière présente une telle efficacité qu'elle a permis une autre découverte remarquable que l'intelligence artificielle utilise pour créer des algorithmes.

---

20. La parthénogénèse théli-toque est une forme de parthénogénèse où les ovocytes se développent sans fécondation préalable et aboutit à des individus uniquement femelles.

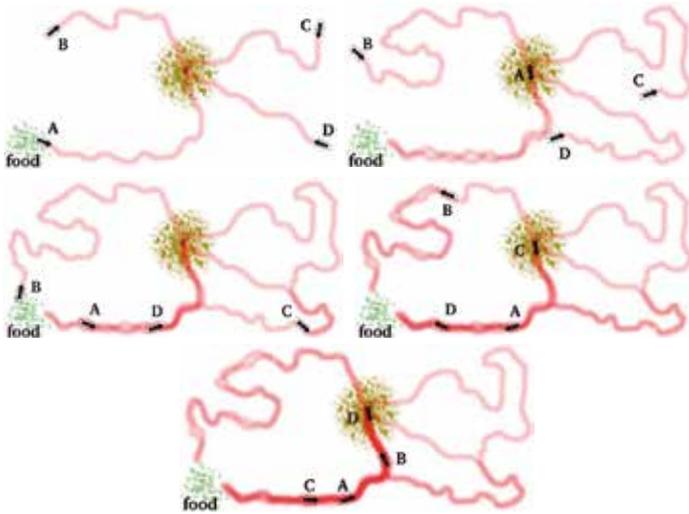
21. La méthode de manipulation génétique CRISPR/Cas permet de neutraliser certains gènes ou d'ajouter de nouvelles séquences dans le génome. Elle permet également de corriger des problèmes ou des mutations dans le génome, en remplaçant la séquence défectueuse.

22. Dans l'espèce humaine, l'odorat est considéré comme majoritairement relié à la sphère émotionnelle et peu à la sphère cognitive.

Cette application un peu inattendue de l'étude des déplacements des fourmis à l'intelligence artificielle est née d'un travail collaboratif entre biologistes et spécialistes informatiques (Prabhakar *et al.*, 2012). Les fourmis, pour la plupart, n'utilisent pas de repères visuels pour se déplacer mais comme indiqué précédemment, utilisent des traces de phéromones. Souvent, l'on peut observer des files de fourmis, relativement rectilignes qui vont et viennent du nid à la source de nourriture. Elles empruntent le chemin le plus efficace et généralement le plus court au regard des obstacles éventuels sur le parcours. Mais avant d'en arriver à ce résultat optimisé, les stratégies reposent sur des mécanismes de renforcement collectif (Figure 3). Au départ, les fourmis voyagent au hasard et l'une d'entre elles finit par trouver une source de nourriture intéressante. Se pose alors la question du retour au nid. En fait, à l'aller la fourmi laisse sur son passage une trace de phéromone qu'elle suit au retour, doublant ainsi la trace. Le fait qu'elle soit la première à revenir au nid avec de la nourriture indique qu'elle a très probablement suivi le plus court chemin. Les congénères sont informées du bon chemin à suivre du fait de l'intensité de la trace de phéromone, depuis le nid ou lorsqu'elles croisent le chemin. Progressivement, les chemins avec peu de trace sont délaissés tandis que le chemin le plus court est sans cesse renforcé et du chaos initial émerge la solution la plus appropriée (Li *et al.*, 2014), un effet d'auto-renforcement de l'efficacité et plus prosaïquement l'une des bases de l'apprentissage. Outre l'aspect chimio-sensible, l'élément remarquable est que le résultat optimisé est obtenu par un comportement collectif, un renforcement d'autant plus efficace qu'il mobilise un plus grand nombre d'individus. Cette intelligence collective – qui dépasse très largement les potentialités d'un seul individu – présente des similitudes avec le fonctionnement des moteurs de recherche en informatique, notamment le *Transmission Control Protocol* ou TCP basé sur la gestion des flux, pour ainsi dire une sorte d'*Anternet*<sup>23</sup>...

---

23. *Anternet* : terme obtenu par la contraction de *ant* (fourmi en anglais) et Internet.



**Figure 3** | Évolution de la trace de phéromone permettant aux fourmis d'utiliser le plus court chemin entre la source de nourriture et le nid (individu A) et les autres cas (individus B, C, D, E) pour la rejoindre.

Toutefois, chez les fourmis, il n'existe pas d'indicateur directionnel et lorsqu'un individu croise une piste intéressante, il peut rejoindre aussi bien la source de nourriture que le nid (ce qui dans ce dernier cas constitue une perte de temps). En informatique en revanche, il est facile d'inclure des indicateurs directionnels dans les algorithmes, ce qui rend alors le modèle de déplacements des fourmis d'autant plus performant. Ces mécanismes intéressent aussi les neuroscientifiques, à l'instar d'un modèle neuronal où l'activité de chaque neurone prise individuellement est peu efficiente mais où les réseaux et la circulation d'information (et le renforcement) créent la fonction. En marge de ces observations comportementales chez les fourmis, une autre observation intéressante a mis en lumière que les plus âgées trouvent plus facilement et rapidement de la nourriture que les plus jeunes. Ceci suggère une forme d'expérience ou de mémoire à plus ou moins long terme, source d'interrogation supplémentaire pour les scientifiques.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Li L, Peng H, Kurths J, Yang Y, Schellnhuber HJ. (2014) Chaos-order transition in foraging behavior of ants. *PNAS*, 111, 8392-8397.
- Prabhakar B, Dektar KN, Gordon DM. (2012) The regulation of ant colony foraging activity without spatial information. *PloS Computational Biology*, 8, e1002670.
- Slone JD, Pask GM, Ferguson ST, Millar JG, Berger SL, Reinberg D, Liebig J, Ray A, Zwiebel LJ. (2017) Functional characterization of odorant receptors in the ponerine ant, *Harpegnathos saltator*. *PNAS*, 114, 8586-8591.
- Trible W, Olivos-Cisneros L, McKenzie SK, Saragosti J, Chang NC, Matthews BJ, Oxley PR, Kronauer DJC. (2017) Orco mutagenesis causes loss of antennal lobe glomeruli and impaired social behavior in ants. *Cell*, 170, 727-735.
- Yan H, Opachaloemphan C, Mancini G, Yang H, Gallito M, Mlejnek J, Leibholz A, Haight K, Ghaninia M, Huo L, Perry M, Slone J, Stevens K, Fetter-Pruneda I, Bonasio R, Zwiebel LJ, Berger SL, Liebig J, Reinberg D, Desplan C. (2017) An engineered orco mutation produces aberrant social behavior and defective neural development in ants. *Cell*, 170, 736-747.
- Zhou X, Slone JD, Rokas A, Berger SL, Liebig J, Ray A, Reinberg D, Zwiebel LJ. (2012) Phylogenetic and transcriptomic analysis of chemosensory receptors in a pair of divergent ant species reveals sex-specific signatures of odor coding. *PloS Genetics*, 8, e1002930.

# 2.

---

## Recherche de nourriture et comportements alimentaires

Les déplacements dans l'espace sont reliés à de multiples fonctions dont l'une des principales est la recherche de nourriture. Dans ce contexte, l'odorat des animaux leur permet d'identifier l'emplacement des sources de nourriture comme peut le faire **le vautour**, d'utiliser des indices leur permettant d'anticiper les lieux d'approvisionnement comme peut le faire **la cigogne**, de déterminer les sources les plus adéquates comme peut le faire **le moustique**, de s'adapter à différents milieux (terrestre *vs.* aquatique) comme peut le faire **la taupe à nez étoilé**, (nocturne *vs.* diurne) comme peut le faire **le kiwi**, de déterminer la qualité telle que la maturité des fruits ou leur infestation comme peut le faire **la chauve-souris**. Toutefois, certaines espèces n'utilisent pas ou peu leur odorat dans la recherche de nourriture et ont en grande partie perdu cette fonctionnalité au cours de l'évolution comme **le cétacé**, alors que d'autres espèces victimes de la pollution plastique se retrouvent en grand danger parce que trompées par leur nez, comme peut l'être **la tortue de mer**.

## LE NEZ DU VAUTOUR *UNE HISTOIRE DE CHAROGNE*

---

Les vautours sont plus connus pour leurs remarquables capacités visuelles leur permettant de repérer des proies de très haut plutôt que pour leur odorat (Potier *et al.*, 2019). Mais il en est un qui fait exception ; l'urubu à tête rouge (appelé aussi vautour aura de la famille des Cathartidae), the *turkey vulture* en anglais (Grigg *et al.*, 2017). C'est le rapace diurne le plus célèbre du Nouveau Monde que l'on peut observer du sud du Canada jusqu'à la Terre de Feu. On estime la population à plus de cinq millions d'individus. Il n'est pas le plus grand des vautours puisqu'il mesure 70 à 80 cm de longueur avec une envergure d'environ 1 m 70. Il est malhabile au sol mais remarquable en vol où il utilise les courants ascendants et peut rester jusqu'à six heures consécutives en vol plané sans un seul battement d'ailes !

Un jour de mars 1837, dans le village de New London au milieu des champs de pétrole du Texas, une explosion détruisait une école en pleine journée et tuait près de trois cents enfants et enseignants. L'école était chauffée au gaz naturel et une fuite importante n'avait pas été détectée car à l'époque, le gaz naturel n'était pas odorisé. Lorsqu'un enseignant appuya sur un interrupteur électrique, le bâtiment explosa avec une violence inouïe. À la suite de cette catastrophe,

l'État du Texas ordonna qu'au gaz naturel soit ajoutée une faible concentration d'odorant. C'est l'éthanethiol ou mercaptan éthylique qui fut choisi, utilisé depuis partout dans le monde. Facilement détectable et identifiable, il permet de repérer au nez la moindre fuite<sup>24</sup>. Le mercaptan est perçu de façon générale par l'homme comme désagréable, mélange d'œuf pourri, d'oignon, de chou cuit, de fromage ou encore d'excréments. En revanche, il se révèle particulièrement attractif pour l'urubu à tête rouge comme en témoignent de nombreuses observations.

Au Texas, un effet surprenant du gaz odorisé au mercaptan fut rapidement constaté par les ouvriers de l'*Union Oil Company*. Dès qu'une fuite apparaissait (ce qui était fréquent à l'époque), des urubus à tête rouge arrivaient, visiblement attirés par l'odeur et les ouvriers du réseau de distribution utilisèrent longtemps ce repère pour localiser les fuites.

Dans les années 1960, l'ornithologue Kenneth Stager, rédigeait sa thèse de doctorat lorsqu'il fut troublé par cette histoire ancienne. En effet, il s'appuyait alors sur les travaux de référence de Jean-Jacques Audubon<sup>25</sup> (1826) pour qui l'odorat n'était pas primordial chez l'urubu : de fait, il avait observé qu'ils ignoraient les carcasses lorsqu'elles étaient dissimulées sous des branchages. L'erreur d'Audubon, découverte beaucoup plus tard, était d'avoir observé l'urubu noir (*Coragyps atratus*), vautour à l'odorat très médiocre et par un biais de généralisation, d'avoir considéré qu'il en était ainsi pour toutes les espèces d'urubus. Stager fit alors un certain nombre d'expériences (Stager, 1964) en appâtant les vautours avec de la charogne (1) cachée à leur vue ou (2) accessible et (3) du mercaptan. Il put ainsi déterminer que l'odeur de viande faisandée et le mercaptan avaient des propriétés similaires pour les urubus à tête rouge. Il démontra aussi que sans la

---

24. Chez l'Homme, les capacités olfactives diminuent avec l'âge. Parmi les molécules les plus concernées par ce déclin, se trouve le mercaptan... De quoi préférer les plaques à induction !

25. Jean-Jacques Audubon est un célèbre naturaliste américain d'origine française, considéré comme l'un des tout premiers ornithologues.

confirmation visuelle de la source odorante les oiseaux ne se posaient pas (Potier *et al.*, 2019), un élément primordial qui avait initialement trompé Audubon, s'ajoutant au fait que l'urubu noir a pour habitude de suivre son cousin à tête rouge afin de profiter de ses prospections et découvertes olfactives pour se nourrir. Par la suite, il a été montré que l'urubu à tête rouge préférerait les carcasses fraîches à la viande putréfiée. Une expérience menée avec des poulets en guise d'appâts a permis de préciser qu'il préférerait les carcasses de deux jours à celles de un ou quatre jours, autrement dit pas suffisamment ou trop faisandées. Comme avec le mercaptan, dans le monde moderne américain, ce vautour est aujourd'hui encore parfois trompé par son nez. On le voit par exemple tournoyer de longues heures dans les airs au-dessus des abattoirs.

D'un point de vue chimio-sensoriel, le mercaptan n'est pas – loin s'en faut – la seule molécule dégagée par les carcasses en décomposition. Le cocktail est très riche (Brand, 2020) et si l'urubu à tête rouge perçoit effectivement le mercaptan, l'on ne sait pas exactement quelles sont les autres molécules qu'il détecte. En tout état de cause, son nez est primordial dans le rôle écologique joué par l'urubu à tête rouge. Son nom scientifique *Cathartes* qui signifie purificateur, rend hommage à la fonction qu'il remplit dans les écosystèmes qu'il fréquente, en particulier la forêt. Évidemment, il n'est pas le seul à consommer des charognes et la liste des invités au festin est longue : d'autres vautours et d'autres espèces d'oiseaux, des mammifères comme le renard, certains coléoptères, des bactéries, des champignons... sauf que la majorité d'entre eux ne possède pas ses propriétés digestives ! En effet, les microbes s'approprient les nutriments des animaux morts (d'autant plus voracement que la température augmente) mais sécrètent conjointement des substances particulièrement toxiques. Ainsi, les charognards affamés peuvent facilement tomber malades alors que l'urubu à tête rouge résiste quelle que soit l'invasion microbienne. Si son nez est remarquable, son système digestif ne l'est pas moins ! Capable de détruire des toxines, des virus (il a été montré que le virus

de la peste porcine par exemple, est détruit lorsqu'il transite par le système digestif du vautour épurateur) et quantité de bactéries dangereuses, il intéresse fortement les microbiologistes (Roggenbuck *et al.*, 2014). D'un point de vue écologique, l'urubu à tête rouge contribue probablement à éviter ainsi la propagation de maladies. Le corollaire est naturellement que ses fèces sont particulièrement acides et peuvent endommager certains végétaux. Enfin, son système digestif lui permet de se défendre : en cas de danger, il fait généralement le mort et régurgite ce qu'il a dans l'estomac, les relents méphitiques sont tels qu'ils feraient fuir n'importe quel prédateur !

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Brand G. (2019) L'odeur de la mort. In G. Brand *À la découverte des odeurs*: ISTE, London ; 129-132.
- Grigg NP, Krilow JM, Gutierrez-Ibanez C, Wylie DR, Graves GR, Iwaniuk AN. (2017) Anatomical evidence for scent guided foraging in the turkey vulture. *Scientific Reports*, 7 : 17408.
- Potier S, Duriez O, Célérier A, Liegeois JL, Bonadonna F. (2019) Sight or smell : which senses do scavenging raptors use to find food. *Animal Cognition*, 22, 49-59.
- Stager K. (1964) The rôle of olfaction in food location by the turkey vulture (*Cathartes aura*). Doctoral Thesis, Los Angeles.
- Roggenbuck M, Baerholm Schnell I, Blom N, Baelum J, Frost Bertelsen M, Sicheritz-Pontén T, Sorensen SJ, Gilbert MT, Graves GR, Hansen LH. (2014) The microbiome of New World vultures. *Nature Communications*, 5, 5498.

## LE NEZ DE LA CIGOGNE *UNE HISTOIRE D'HERBE COUPÉE*

---

La cigogne blanche (*Ciconia ciconia*) est connue pour ses grandes migrations de l'Europe vers les zones tropicales sub-sahariennes où elle passe l'hiver (e.g. Flack *et al.*, 2018). Son flair est moins célèbre que celui de l'urubu à tête rouge ou du pétrel par exemple, mais il semble qu'il soit particulièrement efficace, notamment dans le cadre de la recherche de nourriture. En effet, des études menées en Allemagne (Wikelski *et al.*, 2021), ajoutent la cigogne blanche à une liste déjà longue d'espèces d'oiseaux dont l'odorat s'avère déterminant dans de nombreux comportements adaptatifs.

Les dernières recherches en génétique (Driver et Balakrishnan, 2021) révèlent que le répertoire de gènes codant les récepteurs olfactifs chez les oiseaux est plus vaste qu'imaginé jusqu'alors. Les analyses phylogénétiques chez les vertébrés ont permis d'identifier neuf groupes de récepteurs olfactifs ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ,  $\epsilon$ ,  $\xi$ ,  $\eta$ ,  $\theta$  et  $\kappa$ ) divisées en deux types (Type I et Type II) (Tableau 1). Le type I est le plus diversifié puisqu'il réunit tous les groupes sauf le groupe  $\eta$  qui constitue à lui seul le type II. Le type I est divisé en deux classes, la classe 1 ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\delta$ ,  $\epsilon$ ,  $\xi$ ,  $\theta$  et  $\kappa$ ) et la classe 2 ( $\gamma$ ). Les classes  $\alpha$  et  $\gamma$  seraient plus spécifiquement impliquées dans la reconnaissance des

odorants volatiles (en suspension dans le milieu aérien) et la classe  $\eta$  dans la reconnaissance des odorants hydrosolubles puisqu'on ne la retrouve que chez les poissons et les amphibiens. Enfin, la classe 2 du type I regroupe deux sous-familles : les gènes  $\gamma$  et  $\gamma$ -c. La sous-famille nommée « gamma-c » codant les récepteurs olfactifs (voir Tableau 1), concerne uniquement les oiseaux (Steiger *et al.*, 2008) et les fonctions de cette sous-famille ne sont pas clairement établies.

**Tableau 1** | Classification des gènes codant pour les récepteurs olfactifs chez les vertébrés (*adapté de Silva et al., 2020*).

	Type I						Type II		
	classe 1			classe 2			$\eta$		
	$\alpha$	$\beta$	$\delta$	$\epsilon$	$\zeta$	$\theta$		$\kappa$	$\gamma$
Poissons	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓
Amphibiens	✓	✓	✓	✓		✓	✓	✓	
Mammifères	✓	✓				✓		✓	
Lézards/Serpents	✓					✓		✓	
Oiseaux	✓					✓		✓	✓

La cigogne blanche se nourrit d'un large éventail de proies animales telles que des insectes, des petits mammifères, des vers de terre ou des petits reptiles. Dans certaines régions, les agriculteurs ont l'habitude de voir des cigognes se poser dans les champs dont l'herbe est fraîchement coupée et qui leur permet d'avoir un accès facile aux proies. Jusqu'aux travaux de chercheurs de l'Institut Max Planck de Constance (Wikelski *et al.*, 2021), il était admis que cette attirance provenait sans doute de la vue de l'herbe coupée, du bruit des machines agricoles ou d'une information transmise par les congénères. Les chercheurs ont observé sur une période allant de la fin du printemps au début de l'été, un groupe de 70 cigognes blanches grâce à un avion permettant d'avoir une vue d'ensemble d'une vaste zone de 6 km de rayon environ. Cette zone comprend l'emplacement des fermes, les habitats des cigognes et les prairies à faucher. Il a d'abord été observé des déplacements dès le début de la

tonte des oiseaux localisés « sous le vent » alors que ceux qui se trouvaient « au vent » ne se déplaçaient pas. Les chercheurs ont ensuite écarté de leurs observations toutes les stimulations autres que l'odorat : la vue de l'herbe fauchée, la vue et le bruit des engins agricoles, la vue du déplacement de congénères... Lorsque seul l'odorat est en cause et dans un cône sous le vent de 75°, les cigognes réagissent à la tonte, jusqu'à une distance de 16 km. Enfin, pour conforter leurs hypothèses, les chercheurs ont réalisé une expérience consistant à pulvériser sur des prairies non fauchées, un cocktail des principales molécules exhalées par l'herbe fraîchement coupée : le cis-3-hexénal (aussi appelé aldéhyde foliaire), le cis-3-hexène-1-ol (aussi appelé alcool foliaire) et l'acétate de cis-hex-3-èneyle. Les cigognes « sous le vent » ont immédiatement réagi en se déplaçant vers les zones pulvérisées. Dans ce contexte, l'ensemble des observations montre clairement que (1) les cigognes utilisent exclusivement leur odorat pour la recherche de nourriture et la localisation des zones propices à la capture des proies, et (2) que leur nez est efficace à très de longues distances.

Ce travail sur les comportements de recherche de nourriture chez la cigogne rejoint d'autres études qui confirment l'importance du nez chez les oiseaux. Ainsi, d'autres espèces telles que la mésange bleue et la mésange charbonnière localisent les insectes (notamment les larves de tenthédres) ravageurs des pins sylvestres grâce aux molécules volatiles libérées par les arbres stressés (Mäntylä *et al.*, 2020). Et pour avoir été longtemps délaissé, l'odorat des oiseaux et ses nombreuses fonctionnalités ouvrent aujourd'hui un large champ de recherches dont témoigne le nombre croissant de publications (Pennisi, 2021).

## **BIBLIOGRAPHIE**

Driver RJ, Balakrishnan CN. (2021) Highly continuous genomes improve the understanding of avian olfactory receptor repertoires. *Integrative and Comparative Biology*, (in press).

- Flack A, Nagy M, Fiedler W, Couzin ID, Wikelski M. (2018) From local collective behavior to global migratory patterns in white storks. *Science*, 360, 911-914.
- Mäntylä E, Kipper S, Hilker M. (2020) Insectivorous birds can see and smell systematically herbivore-induced pines. *Ecology and Evolution*, 10, 9358-9370.
- Pennisi E. (2021) Smell proves powerful sense for birds. *Science*, 373, 143-144.
- Silva MC, Chibucos M, Munro JB, Daugherty S, Manuela Coelho M, Silva JC. (2020) Signature of adaptative evolution in olfactory receptor genes in Cory's Shearwater supports molecular basis for smell in procellariiform seabirds. *Scientific Reports*, 10 :543.
- Steiger SS, Fidler AE, Valcu M, Kempenaers B. (2008) Avian olfactory receptor gene repertoires : evidence of a well-developed sense of smell in birds. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 2309-2317.
- Wikelski M, Quetting M, Cheng Y, Fiedler W, Flack A, Gagiardo A, Salas R, Zannoni N, Williams J. (2021) Smell of green leaf volatiles attracts white storks to freshly cut meadows. *Scientific Reports*, 11, 12912.

## LE NEZ DU MOUSTIQUE *UNE HISTOIRE DE RÉPULSIFS*

---

Le moustique utilise son odorat pour repérer ses hôtes, trouver du nectar, des sites de ponte adéquats et opportunément, pour éviter les répulsifs. Ce sont les femelles qui piquent, car elles ont besoin de beaucoup plus d'énergie que les mâles afin de produire leurs œufs et elles trouvent les protéines nécessaires en grande quantité dans le sang des mammifères. Le problème avec les moustiques n'est pas tant la piqûre elle-même que la transmission possible de nombreuses maladies telles que la malaria<sup>26</sup>, la dengue, certaines filarioses et encéphalites... Un enjeu planétaire majeur de santé publique.

Les moustiques utilisent un repérage initialement basé sur le CO<sub>2</sub> exhalé par leurs proies. Ils possèdent en effet des récepteurs spécifiques au CO<sub>2</sub> très performants qui peuvent (en fonction des conditions et notamment des turbulences de l'air) être activés par une source située à grande distance (20-30 mètres) et s'orienter dans sa direction. Ensuite, le moustique utilise sa vision (sachant que pour lui un être humain est repérable à une distance de 5-15 mètres) couplée lors de l'approche à la détection de chaleur (van Breugel *et al.*, 2015) et finalement aux odeurs corporelles issues de la peau.

---

26. La malaria cause près de 500 000 décès par an (OMS, 2017).

Des substances odorantes peuvent être utilisées pour lutter contre les moustiques de trois manières complémentaires : les *répulsifs* qui comme le nom l'indique repoussent les moustiques, les *masqueurs* qui bloquent l'attraction des odeurs corporelles humaines et les *attractifs* qui attirent les moustiques dans des pièges placés à l'écart des personnes à protéger. Dans les pays concernés par les maladies transmises par piqûre de moustiques, il s'avère que l'utilisation de moustiquaires associées à des répulsifs rémanents constitue une bonne protection. Le problème est que l'on ne peut vivre continuellement enfermé dans une moustiquaire, qu'il existe des espèces diurnes et que les produits anti-moustiques comportent un certain nombre de limites (nécessité de s'imprégner régulièrement et en grandes quantités, coût élevé, odeur souvent désagréable...). La recherche scientifique actuelle est donc toujours extrêmement active sur cette question, à la fois sur la compréhension du fonctionnement du système olfactif chez le moustique et sur la mise au point de produits efficaces, bon marché et bien tolérés. Le défi vient du fait qu'il existe un très grand nombre d'espèces de moustiques. Les trois familles les plus courantes sont les moustiques *aedes*, les moustiques *anophèles*, et les moustiques *culex*. Le groupe *aedes* contient à lui seul quelques 263 espèces, dont le fameux moustique tigre. Naturellement, tous les moustiques ne sont pas vecteurs de maladies, ni des mêmes maladies et naturellement, tous ne sont pas sensibles aux mêmes odorants ! Difficile donc de trouver un répulsif universel...

Le système olfactif du moustique est complexe : il présente différents types de récepteurs et, au total plus d'une centaine de gènes permettant la discrimination d'un très grand nombre d'odorants ont été répertoriés... Un véritable casse-tête pour sélectionner les répulsifs les plus efficaces ! Dès l'Antiquité, les fumigations sont utilisées, puis l'utilisation d'odeurs répulsives (le clou de girofle, par exemple) et plus récemment, l'application de certaines huiles essentielles. Au milieu du *xx*<sup>e</sup> siècle, les premières molécules de synthèse apparaissent et notamment le DEET (*N, N*-diethyl-*m*-toluamide) qui reste à ce

jour le répulsif dont l'utilisation est la plus répandue de par le monde (Moore et Deboun, 2006). D'un point de vue fonctionnel, les répulsifs sont classés en deux grandes catégories : les répulsifs spatiaux (molécules volatiles qui évitent l'approche) et les répulsifs de contact qui agissent lorsque le moustique se pose sur la peau. Suivant les espèces de moustiques, il semble que le DEET puisse jouer l'un ou l'autre rôle : certaines espèces détectent l'odeur de DEET et un gène (cquiOR136) impliqué dans cette détection a été isolé (Xu *et al.*, 2014) alors que d'autres espèces réagissent au DEET lors du contact, au niveau de l'extrémité de sensilles particulières. Enfin, l'hypothèse selon laquelle le DEET pourrait agir comme un *masqueur* de l'odeur corporelle humaine est également désormais posée (Afify *et al.*, 2019).

Toutefois, le DEET soulève des questions de nocivité et les effets sur la santé humaine sont sujets à débats (Chen-Hussey *et al.*, 2014) ; son utilisation en quantité croissante pourrait remettre en cause l'innocuité de cette molécule. C'est pourquoi les recherches se poursuivent assidûment pour mieux comprendre les interactions moustique-homme et trouver de nouvelles parades. Dans ce cadre, une question que tout le monde se pose est de savoir si réellement les moustiques s'acharnent sur certaines personnes alors que d'autres semblent relativement épargnées, et si oui pourquoi. Les femelles moustiques montrent en effet des préférences en fonction de l'odeur corporelle. Il est connu par exemple, que le moustique *Anopheles gambiae* est plus attiré par les femmes enceintes que les autres (Ansel *et al.*, 2002), que cette attraction peut également être reliée à l'indice de masse corporelle, au fait d'être porteur de telle ou telle maladie, etc. L'odeur corporelle dépend de nombreux facteurs, en particulier de facteurs génétiques, et jusqu'à récemment, ces facteurs dans l'attractivité des moustiques n'avaient pas vraiment été étudiés. Dans le cadre d'une première approche, une équipe de recherche anglaise (Fernandez-Grandon *et al.*, 2015) a comparé l'attractivité de vrais jumeaux et de faux jumeaux chez le moustique *aedes aegypti*. Les résultats montrent une forte corrélation dans le cas des jumeaux homozygotes, alors

que dans le cas des jumeaux hétérozygotes la corrélation est faible. À une époque où le décryptage du génome semble vouloir se généraliser, cette question est importante dans la perspective de prévention car elle pourrait à terme, permettre d'évaluer les risques en fonction de critères clairement identifiables. Toutefois, dans un futur à moyen terme, le principal défi réside sans doute dans l'évaluation des conséquences du changement climatique. En effet, comme indiqué en début de chapitre, les moustiques débutent le repérage de leurs proies grâce à la détection de CO<sub>2</sub> exhalé par les mammifères. Le problème est que l'augmentation régulière du taux de CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère pourrait notamment accélérer les processus de spéciation chez les moustiques comme le démontre une étude basée sur leur histoire évolutive (Tang *et al.*, 2018) et probablement obliger la communauté scientifique et médicale à reconsidérer son arsenal anti-moustique, y compris les répulsifs actuels.

## BIBLIOGRAPHIE

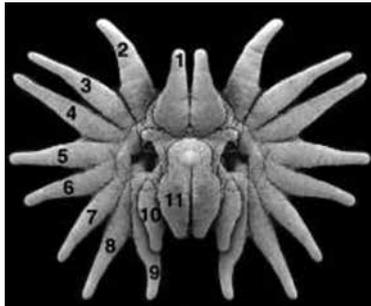
- Afify A, Betz JF, Riabinina O, Lahondère C, Potter CJ. (2019) Commonly used insect repellents hide human odors from *Anopheles* Mosquitoes. *Curr. Biol.* 29 :3669-3680.
- Ansell J, Hamilton KA, Pinder M, Walraven GEL, Lindsay SW. (2002) Short-range attractiveness of pregnant women to *Anopheles gambiae* mosquitoes. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 96 : 113-116.
- Chen-Hussey V, Behrens R, Logan JG. (2014) Assessment of methods used to determine the safety of the topical insect repellent *N*, *N*-diethyl-m-toluamide (DEET). *Parasites & Vectors*, 7 :173.
- Fernandez-Grandon GM, Gezan SA, Armour JAL, Pickett JA, Logan JG (2015). Heritability of attractiveness to mosquitoes. *PloS ONE*.
- Moore SJ, Debboun M. (2006) The history of insect repellents. In : *Insect repellents, Principles, Methods, and Uses*. Edited by : Debboun M, Frances SP, Strickman D. Boca Raton, London, New York : CRC Press, Francis & Taylor group, 3-29.

- Tang C, Davis KE, Delmer C, Yang D, Wills MA. (2018) Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> promoted speciation in mosquitoes (Diptera, Culicidae). *Commun. Biol.* 1 : 182.
- Van Breugel F, Riffell J, Fairhall A, Dickinson MH. (2015) Mosquitoes use vision to associate odor plumes with thermal targets. *Current Biology*, 25, 2123-2129.
- Xu P, Choo YM, De La Rosa A, Leal WS. (2014) Mosquito odorant receptor for DEET and methyl jasmonate. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 111 :16592-16597.



## LE NEZ DE LA TAUPE À NEZ ÉTOILÉ *UNE HISTOIRE DE BULLES*

La taupe à nez étoilé aussi appelée condylure étoilé (*Condylura cristata*) est une espèce qui vit dans les zones humides de l'est de l'Amérique du Nord et du Canada. Ce petit mammifère fouisseur chasse aussi bien sur terre que sous l'eau et il est surtout connu pour son museau surprenant, formé de 11 paires de tentacules roses symétriques (Figure 4). Toutefois, ces tentacules ne participent pas directement à l'odorat ; il s'agit essentiellement d'un organe tactile. Ce système assez unique intéresse à la fois les comportementalistes et les neurobiologistes.



**Figure 4** | Distribution symétrique des 11 paires de tentacules de la taupe à nez étoilé autour des deux narines. La 11<sup>e</sup> paire en position médiane jouant le rôle de « fovéa tactile ».

D'un point de vue comportemental, les tentacules sont mobiles et jouent un rôle crucial dans l'alimentation car elles permettent à l'animal de trouver de la nourriture avec une vitesse et une efficacité remarquables. La taupe à nez étoilé en quête de nourriture touche le sol 10 à 15 fois par seconde, elle peut ainsi identifier (et manger) une petite proie en moins de 120 millisecondes. Ce comportement lui a d'ailleurs valu une place dans le *Livre Guinness des records* au titre du chasseur le plus rapide parmi les mammifères. D'un point de vue neurobiologique, les tentacules sont innervés par environ 100 000 fibres nerveuses et près de 30 000 organes d'Eimer<sup>27</sup>. Les enregistrements électrophysiologiques réalisés au niveau des organes d'Eimer révèlent qu'ils répondent à des caractéristiques de surface et des textures de tailles microscopiques.

Chez les mammifères, les informations sensorielles provenant de la peau projettent de manière topographique vers le cortex somato-sensoriel primaire (S1) du cerveau, une convergence appelée somatotopie. La représentation corticale d'une zone périphérique donnée correspond à la densité des récepteurs au niveau de cette zone<sup>28</sup>. Chez la taupe étoilée, la zone corticale de traitement des informations tactiles issues des tentacules est visible sous forme de 11 bandes distinctement représentées, chaque bande correspondant à l'innervation controlatérale d'un appendice de l'étoile. Toutefois, une spécificité existe au niveau de la 11<sup>e</sup> paire de tentacules, située au centre de l'étoile. En effet, sa représentation corticale est très large et ne correspond pas au nombre de récepteurs ou de fibres nerveuses de cette zone. Les chercheurs lui ont donné le nom de « fovéa tactile » en référence à « la fovéa visuelle »<sup>29</sup>. L'hypothèse retenue est que

---

27. Il s'agit de structures de l'épiderme en forme de dômes qui répondent aux stimulations tactiles.

28. Dans l'espèce humaine, la représentation corporelle correspondant à cette cartographie est appelée « homonculus sensitif ».

29. Chez un certain nombre d'espèces, la fovéa petite zone au centre de la macula, est entièrement composée de cônes, ce qui permet de fournir une vision précise en éclairage diurne.

cette « fovéa tactile » refléterait plutôt l'importance comportementale de la 11<sup>e</sup> paire de tentacules plutôt que la densité de récepteurs ; autrement dit, les tentacules périphériques très mobiles agissent de façon saccadée pour l'exploration générale (un peu comme dans le cas de l'exploration visuelle) et les tentacules centraux participent à l'analyse détaillée.

Pratiquement aveugle, la taupe à nez étoilée utilise son odorat (conjointement à ses tentacules) *via* les narines visibles au centre de l'étoile pour suivre la piste d'une proie. Chassant aussi bien sur terre que sous l'eau, elle est devenue un sujet d'intérêt pour les biologistes de l'évolution puisque les mammifères aquatiques présentent fréquemment un déclin marqué de l'odorat, par rapport aux mammifères terrestres. Les espèces semi-aquatiques ne sont pas si nombreuses et la question posée est de savoir si ces espèces utilisent (et comment) leur odorat lorsqu'elles chassent sous l'eau contrairement au dogme scientifique depuis longtemps posé selon lequel les mammifères terrestres sont incapables d'utiliser leur odorat sous l'eau.

Kenneth Catania de l'université Vanderbilt à Nashville aux USA, s'est intéressé à cette question chez la taupe à nez étoilé. Des premières observations publiées dans la revue *Nature* (Catania, 2006) ont été réalisées grâce à des caméras ultra-rapides. Elles révèlent que l'animal produit beaucoup de bulles d'air sous l'eau au contact ou à proximité des proies potentielles. Ces bulles soufflées rencontrent les molécules odorantes émises par la proie puis elles sont très vite ré-inhalées et acheminées ainsi à l'épithélium olfactif intra-nasal. Le biologiste a alors voulu vérifier l'hypothèse selon laquelle la taupe à nez étoilé ne se sert pas de ses tentacules pour repérer ses proies mais assurément de son odorat. Grâce à un paradigme classique de choix forcé, les taupes sont entraînées à suivre une piste d'odeur de ver de terre placée sur l'un parmi deux chemins sous-marins (Catania, 2009). Pour être certain que seuls les indices olfactifs sont utilisés pour choisir et suivre le chemin odorisé, le chercheur utilise un dispositif constitué de canaux recouverts de grilles qui permettent aux bulles d'air de

passer librement, mais empêchent le contact avec le nez – et donc les tentacules – de la taupe. Dans ce cas, les taupes choisissent le chemin odorisé dans 85 % des cas. Lorsqu'une grille plus fine est utilisée qui empêche les bulles d'entrer en contact avec la trace odorante, les performances se situent à des niveaux aléatoires. Ces expériences élégantes indiquent que la taupe étoilée utilise effectivement la technique des bulles pour localiser et suivre les proies sous l'eau et donc son odorat. Le chercheur a voulu vérifier que la taupe à nez étoilé n'était pas une exception et a étudié avec le même protocole un autre mammifère semi-aquatique, la musaraigne palustre (*Sorex palustris*). Les comportements de bullage sous l'eau sont similaires à ceux de la taupe à nez étoilé tandis que lorsqu'une musaraigne exclusivement terrestre (*Blarina brevicauda*) est entraînée à récupérer de la nourriture dans un puits peu profond, elle la saisit mais n'utilise pas la technique du bullage sous l'eau (Catania, 2009).

Étant donné que la taupe à nez étoilé et la musaraigne palustre ne possèdent pas d'ancêtre semi-aquatique commun, il faut en conclure que ces deux espèces ont développé ce fonctionnement olfactif sous-marin efficace de manière indépendante. La technique du bullage serait donc une stratégie olfactive exclusivement adoptée par les espèces semi-aquatiques, comme il semble que ce soit également le cas chez la loutre.

Chez de nombreuses espèces de mammifères terrestres, en particulier les rongeurs, il a été montré qu'un seul sniff<sup>30</sup> est suffisant pour détecter et discriminer un odorant et pour échantillonner avec précision l'environnement olfactif (Kepecs *et al.*, 2006). Chez la taupe à nez étoilé, le volume et la vitesse d'expiration/inhalation des bulles d'air correspondent au volume et à la fréquence des inspirations de ce mammifère à l'air libre. Ceci permet d'affirmer que l'olfaction sous-marine avec la technique du bullage chez les espèces semi-aquatiques est probablement tout aussi efficace qu'en milieu aérien.

---

30. Le sniff est défini comme une inhalation forcée qui augmente le volume et la vitesse du flux d'air inspiré.

**BIBLIOGRAPHIE**

- Catania KC. (2006) Underwater “sniffing” by semi-aquatic mammals. *Nature*, 444, 1024-1025.
- Catania KC. (2009) Underwater “sniffing” guides olfactory localization in semi-aquatic mammals. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1170, 407-412.
- Kepecs A, Uchida N, Mainen ZF. (2006) The sniff as a unit of olfactory processing. *Chemical Senses*, 31, 167-179.



## LE NEZ DU KIWI *UNE HISTOIRE DE BEC*

---

Le kiwi (genre *Apteryx*) est un oiseau étonnant qui présente de nombreuses particularités. On en dénombre cinq espèces endémiques en Nouvelle-Zélande, dont l'ancêtre commun est probablement arrivé de Madagascar, il y a environ 35 millions d'années. En Nouvelle-Zélande, le kiwi est un véritable symbole, un emblème national associé à de nombreuses légendes. Fait rarissime, c'est un oiseau nocturne (seulement 3 % des espèces d'oiseaux ne sont pas diurnes). Sa morphologie est singulière puisqu'il ne possède ni queue ni ailes visibles extérieurement. Plus exactement, il est pourvu d'ailes vestigiales qui ne lui permettent pas de voler. Il possède surtout un long bec qu'il utilise pour la recherche de nourriture (petits invertébrés, larves d'insectes...) et qui lui permet de fourrager dans le sol et la litière feuillue des forêts denses et luxuriantes dans lesquelles il vit. Il possède en outre le génome connu chez les oiseaux le plus important, et de son analyse il ressort que le nombre de gènes liés à la perception des odeurs est considérable pour un oiseau, puisqu'il est pratiquement similaire au nombre observé chez beaucoup de mammifères nocturnes (Le Duc *et al.*, 2015). Conjointement, les aires corticales de projection du système olfactif du kiwi dans le télencéphale sont

très développées, ce fait ayant été observé de longue date (Benham, 1906). Parallèlement, il est doté d'un système visuel médiocre, donc peu utile dans ses comportements alimentaires et à l'inverse d'un système auditif performant, mais naturellement peu impliqué dans la recherche de nourriture.

De l'ensemble de ces observations, l'on comprend aisément le rôle de l'odorat dans les comportements de nutrition chez le kiwi. D'ailleurs, d'un point de vue anatomique, les narines sont situées à l'extrémité de son long bec. Elles sont orientées vers le bas et protégées dorsalement par des valves de kératine. Chez les oiseaux, le bec est adapté à une multitude de fonctions : lissage des plumes, manipulation d'objets, combat, parade nuptiale, recherche et transport de nourriture, alimentation des jeunes... Naturellement, la taille et la forme sont généralement adaptées à ces différents comportements comme le sont également les systèmes récepteurs sensoriels présents au niveau du bec.

Ainsi, chez le kiwi, si l'odorat est très développé, son bec est également pourvu d'un système de mécano-réception extrêmement sensible<sup>31</sup> (corpuscules de Herbst) qui lui permet en particulier, de percevoir les vibrations produites par les larves ou les petits organismes présents dans le sol, une sorte de perception à distance par le toucher, nommée vibrotactile. Le noyau trigeminal principal sur lequel projettent les récepteurs sensoriels des corpuscules de Herbst est notoirement développé, en comparaison d'autres espèces apparentées (Cunningham *et al.*, 2013). Afin de déterminer le rôle respectif des sensibilités auditives, vibrotactiles et olfactives, une équipe de chercheurs de l'Institut des ressources naturelles de l'université Massey en Nouvelle-Zélande (Cunningham *et al.*, 2009) a mené plusieurs expériences visant à comparer les performances liées au

---

31. L'information olfactive est véhiculée par les nerfs olfactifs qui sont logés dans un canal qui court tout le long du bec. Les mécano-récepteurs sont de deux types (liés à la vélocité et liés à la pression) et projettent *via* le nerf trijumeau vers le noyau trigéminal principal.

comportement alimentaire en associant ou en isolant l'une ou l'autre de ces trois modalités sensorielles. Ce faisant, cette étude reprend de façon systématique les intuitions initiales rapportées par Benham en 1906. Celui-ci en effet, faisait remarquer que malgré son ouïe très développée, le kiwi produit un tel bruit de reniflement quand il recherche de la nourriture<sup>32</sup>, qu'il est peu probable qu'il puisse conjointement percevoir le bruit très faible, issu du déplacement des larves dans le sol. Il notait également que « *l'oiseau semblait facilement savoir si des vers étaient présents dans le sol sans le toucher* » suggérant l'hypothèse d'un système olfactif très efficace, tout en reconnaissant qu'il était également probable qu'il puisse trouver les vers au toucher dans le sol.

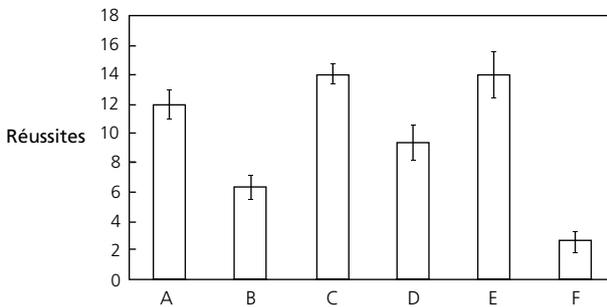
L'équipe de Cunningham utilise des kiwis (mâles et femelles) élevés en captivité et les observe dans leurs enclos habituels. Pour évaluer leurs performances, les chercheurs enfouissent un nombre déterminé de vers de farine dans le sol et notent le nombre de découvertes en fonction des différentes conditions expérimentales. Par souci de simplification, les conditions liées à l'audition ne sont pas présentées ici. Concernant la modalité olfactive, plusieurs conditions sont retenues ; (1) vers de farine vivants dans le substrat normal (condition proche de la réalité) qui associe les modalités vibrotactiles et olfactives, (2) des vers de farine vivants dans un substrat mélangé avec des vers de farine broyés (l'odeur des proies étant uniformément répartie, ne subsistent que les sensations vibrotactiles liées aux proies fousseuses), (3) des vers de farine occis par congélation et déposés fraîchement décongelés dans le substrat normal (ne subsiste alors que la modalité olfactive), (4) même condition que précédemment mais les vers occis sont déposés dans un substrat mélangé avec des vers de farine broyés (cette dernière condition qui exclue les modalités olfactives et vibrotactiles, constitue en quelque sorte une condition

---

32. Ces reniflements bruyants sont produits par l'ouverture et la fermeture des valves de kératine situées à l'arrière des narines. Ce mécanisme permet au kiwi d'être ainsi protégé contre les petits débris qu'il inhale lorsqu'il fouille le sol avec son bec.

expérimentale contrôle, dans la mesure où la découverte des proies est due au hasard.

Les résultats (Figure 5) montrent clairement que les kiwis n'utilisent pas l'audition pour la recherche de nourriture. Ils montrent également que les kiwis sont aussi performants à trouver des proies avec la modalité olfactive seule qu'en association avec la modalité vibrotactile. En revanche, ils se révèlent moins performants lorsqu'ils ne disposent que de la modalité vibrotactile (par rapport à la condition olfactive seule et par rapport à la condition normale, c'est-à-dire modalités olfactive et vibrotactile réunies). En revanche, ils sont plus efficaces avec la modalité vibrotactile seule qu'en condition de hasard où aucune information sensorielle n'est disponible. La recherche s'oriente actuellement sur le fait de savoir si le nez fin du kiwi participe à d'autres comportements que la recherche de nourriture, notamment les comportements sociaux.



**Figure 5** | Nombre moyen de découvertes de proies par les kiwis dans les conditions expérimentales suivantes : (A) Toutes modalités disponibles (B) Modalités auditives et vibrotactiles disponibles (C) Modalités vibrotactiles et olfactives disponibles (D) Modalité vibrotactile seule disponible (E) Modalité olfactive seule disponible (F) Aucune modalité disponible (adapté de Cunningham *et al.*, 2009).

Le kiwi semble spécialement adapté pour fonctionner dans la niche écologique terrestre nocturne qu'on lui connaît. Il présente des capacités fonctionnelles liées à la mécano-réception et à l'olfaction très supérieures aux espèces apparentées, un développement caractéristique du système nerveux (périphérique et central) au niveau des aires

de projection de ces systèmes sensoriels, des spécificités en lien avec l'étendue du génome. Pourtant, c'est aujourd'hui une espèce menacée dont la population est en régression constante.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Benham WB. (1906) The olfactory sense in Apteryx. *Nature*. 74, 222-223.
- Cunningham SJ, Castro I, Potter MA. (2009) The relative importance of olfaction and remote touch in prey detection by North Island brown kiwi. *Animal Behavior*, 78, 899-905.
- Cunningham SJ, Corfield JR, Iwanuk AN, Castro I, Alley MR, Birkhead TR, Parsons S. (2013) The anatomy of the bill tip of kiwi and associated somatosensory regions of the brain : comparison with shorebirds. *PloS ONE*. doi.org/10.1371/journal.pone.0080036
- Le Duc D, Renaud G, Krishnan A, Sällman Almén M, Huynen L, Prohaska SJ, Ongyerth M, Bitarello BD, Schiöth HB, Hofreiter M, Stadler PF, Prifer K, Lambert D, Kelso J, Schöneberg T. (2015) Kiwi genome provides insights into evolution of a nocturnal lifestyle. *Genome Biology*, 16, 147.



## LE NEZ DE LA CHAUVESOURIS UNE HISTOIRE DE FRUIT ET D'INSECTE

---

Les chauves-souris constituent l'ordre des mammifères comprenant le plus grand nombre d'espèces après les rongeurs. Il s'agit des seuls mammifères capables de vol actif (il existe d'autres espèces de mammifères douées de vol plané, comme l'écureuil volant lui permettant de passer de branche en branche, mais sans mécanisme de propulsion associé). La grande majorité des espèces de chauves-souris<sup>33</sup> s'orientent et chassent à l'aide de l'écholocation (Jacobsen *et al.*, 2013). En effet, elles émettent des ultrasons soit par le nez, soit par la bouche, dont elles recueillent l'écho pour repérer les obstacles et la nourriture (proies, fruits, nectar...). Longtemps considéré comme le mécanisme sensoriel primordial (contrairement à une idée faussement répandue, les chauves-souris ne sont pas aveugles, mais leur vision est trop peu développée pour leur permettre de se déplacer, en particulier dans l'obscurité), de nombreuses études se focalisent

---

33. Plus de 85 % des espèces de chauves-souris utilisent l'écholocation pour se diriger. Les autres appartiennent à une seule famille : les chauves-souris frugivores de l'Ancien Monde, parfois nommées roussettes ou renards volants. Elles ont perdu cette capacité et utilisent donc la vue et l'odorat pour trouver les fruits et les fleurs dont elles se nourrissent.

également sur le rôle de l'olfaction, notamment dans les relations avec les partenaires conspécifiques et pour la recherche de nourriture.

Dans ce dernier cas et pour déterminer la part respective de chaque modalité sensorielle (vision, olfaction et écholocalisation), un duo de chercheurs (Korine et Kalko, 2005) a étudié en enclos le vol et les caractéristiques des ultrasons chez deux espèces frugivores (*Artibeus watsoni* et *Vampyressa pusilla*) et dans différentes conditions. Ces deux espèces affectionnent particulièrement les figues, retenues comme source de nourriture dans la présente étude. Dans une première expérience de détection, les chercheurs utilisent des fruits mûrs et de taille similaire en excluant sélectivement la vision (obscurité totale), l'olfaction (utilisation de fruits lyophilisés<sup>34</sup>) et simultanément la vision et l'écholocalisation (les fruits mûrs alors sont enfermés dans un sac en tissu imprégné des odeurs fruitées). Dans une seconde expérience, les chercheurs testent les capacités discriminatives des chauves-souris en présentant des groupes de fruits qui diffèrent en maturité (mûrs/verts), en taille (petits/grands) et en qualité (sains/infestés par des chenilles).

Les résultats montrent qu'en vol, les deux espèces émettent en continu des ultrasons caractéristiques et que la recherche de nourriture se compose de deux étapes distinctes : vols de recherche ou d'orientation suivis de comportements répétés d'explorations rapprochées à proximité d'un fruit sélectionné, jusqu'à la saisie en vol ou lors d'un bref atterrissage. Grâce aux résultats des trois expériences de détection dans lesquelles les signaux sensoriels disponibles sont manipulés, il apparaît clairement que les deux espèces de chauves-souris ne saisissent des figues que lorsque les signaux olfactifs sont disponibles. En présence de fruits lyophilisés, dont la forme d'origine est préservée mais pas l'odeur, les chauves-souris réalisent quelques survols mais ne saisissent pas les fruits. Dans cette condition, elles poursuivent

---

34. La technique de lyophilisation permet de conserver à la fois le volume, l'aspect et un certain nombre de propriétés du produit traité en excluant les molécules volatiles odorantes.

leur vol de recherche pendant un certain temps puis cessent complètement de voler et finissent par se reposer. Lorsque seuls les signaux odorants sont présents, comme dans le cas des fruits mûrs mis en sac, les chauves-souris réalisent de très nombreux vols d'exploration et de comportements d'approche à proximité du sac. Dans l'ensemble, les chauves-souris passent nettement moins de temps à proximité des fruits lyophilisés qu'à proximité du sac contenant des figues mûres odorantes. Enfin, les deux espèces saisissent facilement les fruits mûrs dans l'obscurité complète, ce qui suggère que les repères visuels ne sont pas nécessaires. En ce qui concerne la discrimination, les deux espèces choisissent sans surprise les fruits mûrs et non infestés. Seule l'espèce *Artibeus watsoni* préfère les fruits de grande taille aux plus petits. Ainsi, pour des frugivores évoluant en forêt où le milieu naturel dense permet difficilement la distinction entre un fruit et un autre élément, un fruit adéquat et un fruit inadéquat, le nez de la chauve-souris se révèle déterminant.



**Figure 6** | Exemples de la forme du nez, de la forme des narines et du positionnement des narines chez six espèces de chauves-souris retenues dans cette étude. Toutes sont insectivores sauf *Chiroderma villosum* frugivore et *Desmodus rotundus* qui se nourrit de sang. En haut, de gauche à droite : chauve-souris noire (*Molossus rufus*), chauve-souris à nez poilu rayé (*Gardnerycteris crenulatum*), chauve-souris aux grands yeux velus (*Chiroderma villosum*). En bas, de gauche à droite : chauve-souris cendrée (*Lasiurus cinereus*), chauve-souris vampire commune (*Desmodus rotundus*), chauve-souris de Yuma (*Myotis yumanensis*). Photographies de A.F. Brokaw.

Pourtant, l'idée que l'écholocalisation permettrait l'orientation et l'olfaction la discrimination a été récemment rediscutée (Brokaw et Smotherman, 2020). Il existe en effet de grandes différences morphologiques externes au niveau des narines (taille, espace entre les narines...) en fonction des espèces de chauves-souris (Figure 6), et le phénomène de stéréo-olfaction (voir aussi « *Le nez du requin* ») pourrait donc dans certains cas servir à la navigation, au repérage et au suivi de la trace olfactive jusqu'à la source de nourriture. Grâce à des spécimens conservés en musées, Brokaw et Smotherman ont mesuré plusieurs paramètres au niveau des narines et de la boîte crânienne sur 40 espèces différentes. Ils postulent que les espèces qui utilisent les traces odorantes durant la recherche de nourriture présenteraient une plus grande distance entre les deux narines en lien avec un comportement tropotaxique<sup>35</sup> effectif. Les résultats montrent clairement que les espèces insectivores présentent un écartement inter-narines plus important que les espèces frugivores aux narines rapprochées. Pour être efficace, la technique de stéréo-olfaction requiert une proximité certaine avec la source odorante dans la mesure où à longue distance, les turbulences créent une dispersion des traces olfactives qui peut dérouter. La chauve-souris ne dispose pas *a priori* de l'équivalent d'une ligne latérale – comme le requin – lui permettant d'adapter la trajectoire à partir de l'analyse des courants d'air. Ainsi, les chauves-souris insectivores qui capturent le plus souvent les insectes en vol pourraient utiliser en complément de l'écholocalisation leur odorat pour repérer leurs proies. Les espèces frugivores utiliseraient préférentiellement l'olfaction pour la discrimination rapprochée. De façon complémentaire, il est également intéressant de noter que les espèces qui présentent des narines rapprochées sont celles qui pratiquent l'écholocalisation nasale contrairement aux espèces aux narines espacées qui pratiquent l'écholocalisation orale : selon les auteurs, une sorte de compromis (*trade-off*) adaptatif entre l'écholocalisation et la stéréo-olfaction.

---

35. Réaction d'orientation provoquée par l'excitation simultanée de deux récepteurs.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Brokaw AF, Smotherman M. (2020) Role of ecology in shaping external nasal morphology in bats and implications for olfactory tracking. *PloS ONE*, doi : 10.1371/journal.pone.0226689
- Jakobsen L, Brinklov S, Surlykke A. (2013) Intensity and directionality of bat echolocation signals. *Frontiers in Physiology*, doi : 10.3389/fphys.2013.00089
- Korine C, Kalko EKV. (2005) Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae) : echolocation call design and olfaction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 12-23.



## **LE NEZ DU CÉTACÉ À LA RECHERCHE DU NEZ PERDU**

---

Si le nez de la plupart des animaux est remarquablement efficient, il convient de mentionner aussi le cas de ceux pour lesquels il est peu performant ou inexistant. De ce point de vue, les animaux les plus emblématiques sont sans doute les cétacés. Chez ces mammifères marins, les structures anatomiques des sens gustatifs et olfactifs que l'on peut retrouver chez d'autres mammifères sont soit très atrophiées, soit absentes. Cette particularité est liée à l'histoire évolutive singulière des cétacés parmi les mammifères. En effet, leurs ancêtres ont d'abord quitté le milieu aquatique pour la terre ferme et c'est dans ce contexte qu'ils ont développé certaines caractéristiques comme la respiration aérienne, par exemple. Plus tard, les cétacés sont retournés vivre dans les océans, tout en gardant certaines particularités propres aux mammifères terrestres, telles que la reproduction ou la respiration.

Ces changements d'environnements se sont accompagnés de modifications anatomiques, notamment un déplacement des narines de la pointe du rostre au sommet du crâne, alors appelées évent<sup>36</sup>. Ces modifications anatomiques sont liées à des changements

---

36. L'évent correspond à la narine – simple ou double – des cétacées qui leur permet de respirer sans forcément sortir la tête de l'eau.

fonctionnels, marqués principalement par le développement de l'écholocation et la régression de la chimio-sensibilité (Berta *et al.*, 2014). De nombreuses études montrent que cette dernière reflète des modifications génétiques correspondant à une réduction des gènes codant pour les récepteurs olfactifs et une proportion importante de pseudogènes au sein de la famille multigénique ORs (*Olfactory Receptors*). En outre, chez les cétacés (et bien que cette question soit toujours discutée), la régression de la chimio-sensibilité est également marquée par la disparition de l'organe voméronasal<sup>37</sup>, concrétisée par l'absence de foramens incisifs qui correspondent à des ouvertures bilatérales appariées sur le palais de nombreux mammifères et à travers lesquelles l'organe communique avec la cavité buccale. Enfin, en ce qui concerne le goût, la plupart des récepteurs gustatifs semblent perdus, et il reste à déterminer si les récepteurs présents sont toujours fonctionnels ou non (Kishida *et al.*, 2015).

Toutefois, il existe des différences significatives au sein des cétacés, notamment entre les mysticètes (pourvus de fanons, comme la baleine bleue) et les odontocètes (pourvus de dents, comme les orques ou les dauphins). Ainsi, les mysticètes possèdent plus de gènes codant les ORs que les odontocètes et ces derniers sont caractérisés par une plus grande proportion de pseudogènes (74 % à 100 % contre 29 % à 58 % pour les mysticètes). Un consensus semble progressivement se dessiner sur le fait que les mysticètes possèdent un système olfactif fonctionnel bien que considérablement réduit par rapport aux taxons terrestres correspondants<sup>38</sup> tandis que chez les odontocètes, il serait absent ou quasiment inexistant, ces animaux ayant perdu les principales structures du système nerveux qui interviennent dans l'olfaction, telles que le tractus olfactif, le bulbe olfactif et la première paire de nerfs crâniens.

---

37. Principalement dédié à la perception des phéromones.

38. Chez les mysticètes, les observations anatomiques indiquent une perte de la partie dorsale du bulbe olfactif, une zone connue pour induire habituellement des comportements d'évitement à la suite de la perception d'odeurs indiquant un danger (prédateurs, aliment avarié...).

D'un point de vue expérimental, il est évidemment impossible d'envisager des observations comportementales en laboratoire avec des animaux aussi imposants (15 mètres de long et 30 tonnes en moyenne pour la baleine à bosse, 30 mètres de long et 130 tonnes en moyenne pour la baleine bleue) pour les faire évoluer dans des labyrinthes en Y ! Il n'est guère plus aisé de tester les performances en milieu naturel mais c'est ce qu'une équipe du Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (CEFE) de Montpellier (Bouchard *et al.*, 2019) a tenté. Partant du principe que la perception chimique est un sens indispensable chez la plupart des animaux, en particulier pour trouver de la nourriture et détecter des substances toxiques, et du fait que beaucoup d'autres espèces aquatiques ont un odorat très efficace, les chercheurs ont observé des baleines à bosse (*Megaptera novaeangliae*) dans trois régions distinctes du globe (Islande, Madagascar, péninsule antarctique) et procédé à deux expériences : l'une avec du krill (odeur et couleur) et l'autre avec du sulfure de diméthyle (DMS).

Les baleines se nourrissent en grande partie de krill, des petites crevettes qui se concentrent en bancs rougeâtres caractéristiques. Les chercheurs ont donc déversé de la poudre de krill (non identifiable à la vue) pour contrôler si les baleines pouvaient être attirées par cette substance chimique. Parallèlement, ils ont utilisé comme substance contrôle une poudre d'argile rouge, présentant les mêmes caractéristiques visuelles que la poudre de krill mais sans en présenter ni le goût ni l'odeur. Les résultats montrent que les baleines se sont approchées de la zone contenant la poudre de krill, sont restées plus longtemps dans cette zone et à explorer ses environs par rapport aux essais de contrôle avec la poudre d'argile. Des comportements de surface significatifs d'une exploration sensorielle, tels que la plongée sous la zone de stimulation et l'arrêt de la navigation, ont également été observés plus fréquemment avec la poudre de krill que lors des essais contrôle. Ces observations sont toutefois à nuancer en fonction de la zone du globe considérée (observée clairement en Islande, et dans une moindre mesure à Madagascar, mais pas en Antarctique).

L'expérience a été répétée avec du sulfure de diméthyle (voir aussi « *Le nez du pétrel* »), une molécule qui apparaît naturellement à la surface des océans lors de la dégradation du phytoplancton par le zooplancton. Le krill se nourrissant de phytoplancton, beaucoup d'animaux s'orientent logiquement vers cette source de nourriture grâce à la perception du DMS. Dans l'étude citée ici, l'exposition au DMS n'a pas suscité les comportements d'exploration observés précédemment chez les baleines dans aucune des trois zones d'étude. Toutefois, les analyses acoustiques réalisées conjointement aux observations comportementales révèlent que le DMS et la poudre de krill ont tous deux modifié les vocalises des baleines comme cela se produit habituellement lors de la découverte de zones de nourriture. Il semble donc que chez les mysticètes la perception chimio-sensible existe, même si les résultats actuels ne permettent pas de déterminer s'il s'agit de l'olfaction, de la gustation (ou des deux) qui est en cause. Mais les recherches sur le nez perdu ne font que commencer...

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Berta A, Ekdale EG, Cranford TW. (2014) Review of the cetacean nose : form, function and evolution. *The Anatomical Record*, 297, 2205-2215.
- Bouchard B, Barnagaud JY, Poupard M, Glotin H, Gauffier P, Torres Ortiz S, Lisney TJ, Campagna S, Rasmussen M, Célérier A. (2019) Behavioural responses of humpback whales to food-related chemical stimuli. *PloS ONE*, 14 : e0212515.
- Kishida T, Thewissen JGM, Hayakawa T, Imai H, Agata K. (2015) Aquatic adaptation and the evolution of smell and taste in whales. *Zoological Letters*, 1, 9.

## LE NEZ DE LA TORTUE DE MER *UNE HISTOIRE DE PLASTIQUE MARINÉ*

---

Les tortues de mer fascinent par leur comportement de ponte dans le sable, sur la plage exacte où elles-mêmes sont nées. Après la naissance, les tortues juvéniles rejoignent la haute mer pour plusieurs années et parcourent de très longues distances avant de revenir à leur point d'origine. Les capacités de navigation des tortues de mer qui interrogeaient déjà Darwin (1873), ne sont pas encore parfaitement élucidées. Une étude réalisée (Hays *et al.*, 2020) chez la tortue verte (*Chelonia mydas*), et dans laquelle 33 individus équipés de balises ont été suivis par satellite dans l'océan Indien, montre que les animaux s'égareront souvent. Ainsi, contrairement aux idées reçues, les tortues de mer peuvent se retrouver à des centaines de kilomètres de leur cible et arriver sur une mauvaise île, faire demi-tour, sembler chercher « au hasard », parfois d'île en île, jusqu'à la destination voulue. Elles parviennent donc au bon endroit mais leurs capacités de navigation pour y parvenir semblent pour le moins imprécises. Comparativement à d'autres espèces animales (voir aussi « *Le nez du saumon* » et « *Le nez du pétrel* »), le rôle du nez dans la navigation n'est pas scientifiquement renseigné dans le cas des tortues de mer. Pourtant, chez ces dernières, l'odorat est très efficace et son rôle est

en revanche clairement établi pour ce qui concerne la recherche de nourriture.

Les tortues de mer n'ont pas de régime alimentaire spécifique. Elles se nourrissent de végétaux marins et d'algues, de coquillages et de crustacés, de petits poissons et de méduses. À propos des méduses, un fléau bien connu est observé depuis quelques décennies : les tortues de mer les confondent visuellement avec des sacs plastiques et meurent souvent étouffées. Des expérimentations scientifiques basées sur l'odorat (Pfaller *et al.*, 2020) apportent une nouvelle contribution à la compréhension de ce comportement hautement délétère. Les tortues possèdent un large répertoire de gènes codant pour les récepteurs olfactifs, bien qu'il s'avère que la proportion de gènes fonctionnels codant pour les récepteurs olfactifs soit plus faible chez les espèces aquatiques que chez les espèces terrestres (Vieyra, 2011). Les chercheurs ont observé 15 jeunes tortues caouannes (*Caretta caretta*) âgées d'environ 5 mois élevées en captivité, et n'ayant donc jamais été en contact ni avec l'environnement océanique habituel ni avec l'accumulation du plastique.

Les animaux sont introduits dans une enceinte contenant de l'eau et pourvue d'un dispositif permettant de diffuser un flux d'air (odorisé ou non) à la surface. Les comportements sont enregistrés en vidéo dans quatre situations expérimentales : (1) un flux d'air issu d'un récipient contenant de l'eau déminéralisée et servant de stimulus contrôle, (2) un flux d'air au contact de la nourriture habituelle des tortues (ici des croquettes à base de farine de poissons et crevettes), (3) un flux d'air au contact de différents morceaux de plastiques propres, (4) un flux d'air au contact de morceaux de plastiques *marinés* (« *biofouled plastic* »). Le terme anglais « *biofouled plastic* » correspond littéralement à un « encrassement biologique » qui se produit avec le temps sur les plastiques en mer ou dans l'océan et fait référence à l'accumulation de différents types de microbes, d'algues, de plantes et de petits animaux. L'un des indicateurs comportementaux retenus est le temps passé par l'animal avec les narines au-dessus du niveau de

l'eau (après la première remontée à la surface pour respirer) pendant quatre minutes. Les résultats montrent que dans les deux situations « odeur de nourriture habituelle » et « odeur de plastique mariné » les tortues passent trois à quatre fois plus de temps les narines hors de l'eau que dans les deux autres situations « eau déminéralisée » et « plastique propre ». En temps cumulé, les valeurs sont même supérieures dans la situation « odeur de plastique mariné » que dans la situation « odeur de nourriture habituelle ». Ces résultats sont étonnants dans la mesure où il s'agit d'animaux élevés en captivité qui connaissent parfaitement l'odeur de nourriture et méconnaissent totalement l'odeur de plastique mariné. Ils suggèrent surtout que cette odeur est très attractive pour les tortues et qu'elle contribue certainement à l'ingestion massive de plastiques, observée chez ces espèces et clairement reliée à un accroissement du taux de mortalité (Wilcox *et al.*, 2018).

Du fait de la rareté des prédateurs, du fait que les tortues juvéniles n'ont pas de régime alimentaire spécifique et en raison du chevauchement des zones d'abondance alimentaire et des zones de fortes concentrations en plastiques, elles sont considérées comme les plus vulnérables. Dans une étude comparative (Duncan *et al.*, 2021), les scientifiques cherchent à déterminer s'il existe des différences entre l'environnement habituel (océan Pacifique *vs.* océan Indien) et en fonction des espèces. Ils cherchent également à déterminer les caractéristiques des plastiques impliqués à partir de l'analyse d'animaux morts et échoués. Il en ressort que l'incidence globale apparaît plus marquée dans l'océan Pacifique que dans l'océan Indien et que le rôle prouvé de l'ingestion du plastique dans le décès est variable suivant les espèces : moindre chez la tortue olivâtre par exemple (*Lepidochelys olivacea*) que chez autres espèces étudiées. En outre, dans l'océan Pacifique, la majorité des débris ingérés est composée de fragments durs, alors que pour l'océan Indien, il s'agit principalement de plastiques filamenteux. Les plastiques retrouvés chez les animaux sont logiquement ceux qui sont connus pour être les plus utilisés et

conséquemment les plus abondants dans les mers et les océans, à savoir le polyéthylène et le polypropylène.

L'ingestion des sacs plastiques n'est donc pas la seule cause de mortalité chez les tortues de mer et le rôle du nez ne se limite sans doute pas à l'attractivité des molécules odorantes issues du plastique mariné, puisqu'il a été démontré que ces animaux détectaient également le sulfure de diméthyle produit lors de la dégradation des plastiques (voir aussi « *Le nez du pétrel* ») qui pourrait lui aussi constituer un piège olfactif.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Darwin C. (1873) Perception in the lower animals. *Nature*, 7, 360.
- Duncan EM, Broderick AC, Critchell K, Galloway TS, Hamann M, Limpus CJ, Lindeque PK, Santillo D, Tucker AD, Whiting S, Young EJ, Godley BJ. (2021) Plastic Pollution and Small Juvenile Marine Turtles : A Potential Evolutionary Trap. *Frontiers in Marine Science*, 8, 699521.
- Hays GC, Cerritelli G, Esteban N, Rattray A, Luschi P. (2020) Open ocean reorientation and challenges of island finding by sea turtles during long-distance migration. *Current Biology*, 30, 3236-3242.
- Pfaller JB, Goforth KM, Gil MA, Savoca MS, Lohmann KJ. (2020) Odors from marine plastic elicit foraging behavior in sea turtles. *Current Biology*, 30, 213-214.
- Vieyra ML. (2011) Olfactory receptor genes in terrestrial, freshwater, and sea turtles : evidence for a reduction in the number of functional genes in aquatic species. *Chelonian Conservation and Biology*.10,181-187.
- Wilcox C, Puckridge M, Schuyler QA, Townsend K, Hardesty BD. (2018) A quantitative analysis linking sea turtle mortality and plastic debris ingestion. *Scientific Reports*, 8, 12536.

# 3.

---

## Reconnaissance interindividuelle et comportements sociaux

Chez de très nombreuses espèces animales, la reconnaissance interindividuelle est primordiale car elle participe activement à la régulation des comportements sociaux. Cette reconnaissance est en grande partie (bien que de façon non exhaustive) assurée par les différents systèmes sensoriels chimio-sensibles. Elle peut se faire à proximité ou à distance par des traces laissées sur différents substrats, comme dans le cas de **l'ours**, elle permet l'identification de l'auteur de la source odorante comme chez **le cheval**, la reconnaissance du partenaire comme chez **le manchot**, la reconnaissance du statut hiérarchique comme chez **le suricate**. Toutefois, la reconnaissance interindividuelle dépend de nombreux facteurs dont certains parfois inattendus comme le niveau de pression prédatrice chez **le lézard**. Elle participe à l'entraide dans les comportements sociaux qui s'apparentent à l'altruisme comme c'est le cas chez **le rat**. Enfin, elle concerne également les relations interspécifiques comme en témoignent les recherches menées chez **la mante religieuse** et **les mésanges américaines**.

## LE NEZ DE L'OURS *UNE HISTOIRE DE PATTES*

---

Les capacités olfactives de l'ours ne sont plus à démontrer. Il est connu par exemple que l'ours noir (*Ursus americanus*) peut percevoir l'odeur de nourriture à plusieurs kilomètres de distance tandis que l'ours polaire (*Ursus maritimus*) peut percevoir l'odeur de phoque sous une épaisse couche de glace. Chez ces espèces solitaires (les rencontres entre congénères sont occasionnelles, principalement au moment de l'accouplement) occupant de vastes territoires, la communication chimique joue naturellement un rôle important dans la régulation sociale et les comportements reproductifs. La fonctionnalité des signaux chimiques est fortement liée au type d'environnement et d'habitat. Les sources sont diverses (urine, fèces, odeurs corporelles produites par différents types de glandes...) et le dépôt peut être actif ou passif. Chez une espèce comme l'ours brun (*Ursus arctos*), le frottement (*rubbing behavior*) du dos contre les troncs d'arbres en position bipède est emblématique de ces dépôts, même si les hypothèses fonctionnelles (marque de dominance, attractivité sexuelle...) ne sont toujours pas parfaitement vérifiées (Lamb *et al.*, 2017).

Pour l'ours polaire, l'environnement arctique ne se prête guère à la communication chimique et se pose notamment le problème de

l'absence de substrats verticaux (arbres, rochers...) sur la banquise, susceptibles de lui permettre de déposer des traces odorantes à l'instar de l'ours brun. Une équipe de chercheurs de San Diego aux États-Unis (Owen *et al.*, 2015) a posé l'hypothèse d'un dépôt de sources chimiques *via* les pattes à la suite d'observations anciennes<sup>39</sup> (Stirling et Derocher, 1990) qui semblaient montrer que l'ours polaire mâle au printemps suivait préférentiellement les traces odorantes laissées par une femelle. Les biologistes de Californie ont demandé à l'ONG *Polar Bears International* de faire des prélèvements entre les orteils d'ours polaires vivants en liberté en mer de Beaufort et en mer des Tchouktches. Des échantillons d'odeurs ont ainsi été prélevés durant plusieurs années sur les pattes avant et arrière de plusieurs centaines d'individus adultes, mâles et femelles de statuts reproductifs différents (œstrus/non œstrus), au printemps et en automne. Ces échantillons conservés à - 80 °C ont ensuite été présentés à des individus adultes en captivité de différents zoos américains (10 mâles et 16 femelles)<sup>40</sup> au cours de deux études : dans la première, les échantillons de même sexe sont présentés aux individus de sexe opposé et dans la seconde, une comparaison entre donneuses femelles (œstrus/non œstrus) est réalisée. Les éthogrammes utilisés pour l'observation incluent de nombreux comportements dont les trois principaux sont l'approche, l'investigation olfactive avec sniff et le flehmen. Les résultats montrent que les animaux distinguent les donneurs d'odeurs en termes (1) de sexe, (2) de statut reproductif pour les femelles et (3) que l'orientation vers les sources chimiques dépend également de la saison. Par ailleurs, les chercheurs ont également réalisé des

---

39. *For example, we have tracked individual adult males on the sea ice during the breeding season in the spring, when their paths may cross the tracks of dozens of other bears. There is no discernible response until a male crosses the path of a lone adult female. Recognition is instant and he then follows the track until he catches up to her or is distracted by another female. We do not know how a male polar bear recognizes the track of a lone, and presumably oestrus, adult female but it is clear that he can. It seems likely a chemical stimulus is involved.*

40. Durant les expérimentations, des précautions sont évidemment prises pour éviter la diffusion d'agents potentiellement pathogènes.

observations histologiques au niveau des pattes chez deux femelles qui montrent la présence de très nombreuses glandes apocrines<sup>41</sup> associées aux follicules pileux susceptibles de produire des signaux chimiques à valeur communicative. Dans l'optique d'une communication chimique à partir des dépôts issus des pattes, une continuité de la trace sur de longues distances s'impose. Or, avec le réchauffement climatique, la banquise se fracture et le rapprochement entre individus lié aux traces chimiques peut être compromis et par suite, conduire à des difficultés de reproduction. Une raison de plus de s'inquiéter pour cette espèce déjà classée vulnérable et menacée, par diverses instances internationales.

Sans doute inspirés par cette étude chez l'ours polaire, deux années plus tard (Sergiel *et al.*, 2017), d'autres chercheurs ont réalisé un travail convergent et très complet chez l'ours brun. D'un point de vue histologique, ils trouvent des glandes eccrines<sup>42</sup> au niveau des coussinets et des glandes apocrines et sébacées au niveau interdigital. L'analyse (par chromatographie en phase gazeuse) révèle la présence de 26 composés dans les traces chimiques laissées par les pattes. Surtout, il apparaît que 6 de ces composés sont spécifiques aux mâles. Les auteurs rappellent que ce ne sont pas tant les sécrétions produites par les glandes qui sont odorantes que leur transformation par les bactéries présentes à ce niveau. Une particularité importante qui complète l'observation précédente chez l'ours polaire est que beaucoup des composés isolés perdurent longtemps une fois déposés sur le sol. Une autre observation indique qu'il est possible qu'il y ait aussi combinaison avec des signaux chimiques d'autres provenances, en particulier les urines. Il n'est pas rare en effet que les mâles urinent tout en marchant (ce que l'on observe également lorsque l'ours brun se frotte le dos contre les troncs d'arbres). Enfin, dans

---

41. Se dit des glandes dont le produit de sécrétion suinte à travers le pôle sécréteur de chaque cellule, sans que les structures cellulaires soient détruites.

42. Se dit des glandes dont le canal excréteur s'ouvre directement à la surface de la peau.

leur site d'étude, les observations comportementales montrent que lors du dépôt de marques odorantes pendant la marche, l'ours adopte une démarche spécifique dite du « piétinement » ou « démarche de sumo »<sup>43</sup>. Il avance prudemment – ou à petits pas – en se tordant les pieds dans les marques précédentes laissées par lui-même ou d'autres individus, générant ainsi une sorte de sentier balisé qui peut être emprunté pendant des années et par plusieurs individus.

Ces études chez l'ours ouvrent probablement la voie à de nombreux travaux futurs relatifs à la communication chimique animale. En effet, un grand nombre de mammifères possède différents types de glandes au niveau des pattes (halocrines<sup>44</sup>, apocrines, eccrines) et comme l'ours, dépose probablement des signaux chimiques participant à la communication intra-spécifique. Mais force est de reconnaître que si les travaux au niveau olfactif et phéromonal ont exploré de nombreux vecteurs potentiels d'information (toutes espèces confondues) les traces chimiques laissées par les pattes (ou les mains<sup>45</sup>) ont été relativement peu explorées jusqu'à présent.

## BIBLIOGRAPHIE

- Brand G. (2019) L'odeur de la poignée de main. In G. Brand *À la découverte des odeurs*: ISTE, London ; 183-185.
- Lamb CT, Mowat G, Gilbert SL, McLellan BN, Nielsen SE, Boutin S. (2017) Density-dependent signaling : An alternative hypothesis on the function of chemical signaling in a non-territorial solitary carnivore. *PloS ONE*, doi.org/10.1371/journal.pone.0184176.
- Owen MA, Swaisgood RR, Slocum C, Amstru SC, Durner GM, Simac K, Pessier AP. (2015) An experimental investigation of

---

43. Ce comportement spécifique est retrouvé lors des rencontres inter-individuelles des ours ou dans les rencontres ours/homme.

44. Se dit d'une glande dont la sécrétion est le résultat de la séparation et de l'expulsion complète des cellules sécrétantes qui la constituent.

45. Lors de la poignée de mains, de nombreuses molécules sont échangées, et il n'est pas rare que les individus portent ensuite la main à leur nez pour renifler l'odeur de la personne avec laquelle ils sont en interaction (Brand, 2020).

chemical communication in the polar bear. *Journal of Zoology*, 295, 36-43.

Sergiel A, Naves J, Kujawski P, Maslak R, Serwa E, Ramos D, Fernandez-Gil A, Revilla E, Zwijacz-Kozica T, Zieba F, Painer J, Selva N. (2017) Histological, chemical and behavioural evidence of pedal communication in brown bears. *Scientific Reports*, doi : 10.1038/s41598-017-01136-1.

Stirling I., Derocher A. (1990) Factors affecting the evolution and behavioral ecology of the modern bears. *International Association of Bear Research and Management*, 8, 189-204.



## LE NEZ DU CHEVAL

### *UNE HISTOIRE D'URINE ET DE CROTTIN*

---

Le cheval, comme beaucoup d'espèces animales – et notamment de mammifères – possède plusieurs systèmes chimiosensibles. Il est doté d'un système olfactif classique dont les récepteurs sont situés dans la cavité nasale (parmi les mieux dotés des animaux du point de vue génétique, voir aussi « *Le nez de l'éléphant* ») et d'un système olfactif dit accessoire, qui n'a d'accessoire que le nom tant son importance est cruciale. Le système olfactif accessoire du cheval est composé de l'organe de Jacobson (ou organe voméronasal<sup>46</sup>) présent à l'intérieur de la cavité buccale, au niveau du palais. Décrit de longue date (Minett, 1925), il a une forme allongée de 12 à 13 cm de longueur et communique avec les cavités nasales. Il répond à un type de molécules spécifiques appelées phéromones qui jouent un rôle important dans la reconnaissance des congénères, de leur statut physiologique... L'organe de Jacobson est relié au bulbe olfactif accessoire. Le système olfactif principal et le système olfactif accessoire sont très indépendants du point de vue structural mais dans la réalité de la perception

---

46. Chez de nombreuses espèces, il n'est pas situé dans la cavité buccale mais dans les cavités nasales, en position assez avancée le long de la paroi cartilagineuse qui fait suite à la cloison nasale et qui porte le nom de vomer.

(des molécules nombreuses et variées stimulent simultanément les deux systèmes), il n'est pas aisé de discerner ce qui relève de l'un ou l'autre de ces deux systèmes chimiosensibles, notamment en ce qui concerne leur implication respective dans les relations sociales.

Au niveau comportemental, il est assez fréquent de voir un cheval inspirer bruyamment, la tête tendue vers le haut, la gueule ouverte, les lèvres retroussées. Ce comportement caractéristique porte le nom de *flehmen* (nom d'origine allemande) ; il n'est pas spécifique au cheval (d'autres espèces comme certains félins par exemple le pratiquent), mais c'est chez lui qu'il est le plus aisé à observer. Ce comportement lui permet d'acheminer les molécules jusqu'aux récepteurs et d'accroître les interactions molécules/récepteurs. Classiquement, il se manifeste chez une jument à la naissance de son poulain, lorsqu'un mâle croise le crottin d'un autre mâle ou une femelle en chaleur.

Dans ce contexte, de nombreuses études cherchent à déterminer si le nez du cheval lui permet de reconnaître un individu de façon spécifique. Comme pour beaucoup d'animaux, cette identification peut s'opérer grâce à plusieurs indicateurs. Ainsi, une équipe de chercheurs de l'université de Glasgou (Hotersall *et al*, 2010) a testé la capacité d'une dizaine de juments à reconnaître des individus de la même espèce à partir de l'odeur d'urine, de crottin ou de l'odeur corporelle. Les résultats montrent que seule l'odeur d'urine serait discriminante, mais uniquement dans la différenciation du sexe et non dans la reconnaissance individuelle. Toutefois, une autre étude (Briant *et al.*, 2012) a montré que les étalons étaient capables de différenciation sexuelle à l'odeur de crottin. Dans cette recherche, l'objectif principal était de déterminer si les étalons discriminaient les crottins de juments en œstrus et en diœstrus, ce qui n'est pas le cas, des résultats confirmés par la suite chez le poney polonais<sup>47</sup> (Jeziarski *et al.*, 2018). Le crottin, du fait de la complexité de son microbiote (Costa et Weese, 2012) apporte probablement de nombreuses informations sur son producteur. À titre d'exemple (Krueger et Flauger, 2011), l'odeur du crottin

---

47. Le poney polonais (*konik polski*) est une race de petits chevaux rustiques.

permet à un cheval de faire la différence entre ses propres fèces et celle des autres individus (différenciation très visible par l'observation du désintérêt de l'animal pour son crottin par rapport à celui des autres). En outre, il semble capable d'identifier les crottins des congénères avec lesquels il est le plus en concurrence et généralement le plus en conflit, sans que les résultats n'indiquent qu'il soit capable d'identification individuelle. Plus récemment, une étude menée en Grande-Bretagne (Péron *et al.*, 2014) révèle que le cheval est capable grâce à l'odeur corporelle, de discriminer deux individus non familiers, de même âge et de même sexe que lui.

En réalité, la reconnaissance inter-individuelle existe bel et bien chez le cheval, mais comme chez d'autres espèces le nez ne suffit pas et l'identification des congénères est multimodale, les informations olfactives s'associant à des informations visuelles et auditives (Proops *et al.*, 2009).

La question subséquente qui se pose avec le nez du cheval est de savoir s'il lui permet de repérer également des prédateurs potentiels. Le cheval est principalement un animal domestique pour lequel la prédation est devenue un aspect secondaire mais ce n'était pas le cas par le passé et il existe encore des contrées où l'on peut croiser des chevaux sauvages. Les prédateurs habituels sont l'ours, le puma, le lion, le loup... C'est d'ailleurs avec l'odeur de ces derniers qu'a été menée une étude physiologique et comportementale de grande ampleur (Christensen *et al.*, 2008) auprès de 45 chevaux âgés de deux ans. L'idée part du constat que les chevaux réagissent souvent nerveusement lorsqu'ils passent devant des fermes de production animale et d'autres endroits avec des odeurs distinctives, ce qui conduit les cavaliers à penser que les chevaux sont intrinsèquement effrayés par certaines odeurs. Dans trois expériences réalisées dans des conditions standardisées (mangeoires avec ou sans stimuli olfactifs), les chercheurs ont étudié la réponse des chevaux à (1) l'urine de loups et de lions, (2) le sang d'autres chevaux fraîchement abattus et l'odeur de la fourrure de loup et (3) un stimulus auditif soudain

en présence ou en l'absence de l'odeur de la fourrure de loup. Dans les deux premières expériences, des changements comportementaux importants sont notés : reniflement et vigilance accrus, alimentation réduite. Toutefois, dans ces deux expériences, aucune augmentation de la fréquence cardiaque n'est enregistrée. En revanche, dans la troisième expérience, la combinaison odeur de loup et bruit soudain provoque une augmentation significative de la fréquence cardiaque des chevaux qui n'est pas retrouvée dans la condition bruit soudain seul. Les chercheurs en concluent que l'odeur de prédateur en soi n'effraie pas les chevaux mais qu'elle entraîne une augmentation de la vigilance qui prédispose à une réponse adaptative dans le cas où un stimulus inconnu ou inattendu surviendrait. Dans la nature et chez de nombreuses espèces animales qui partagent leur habitat avec des prédateurs, ce mécanisme constitue une stratégie efficace pour équilibrer le temps et l'énergie consacrés aux réponses anti-prédation et le temps et l'énergie consacrés aux autres activités essentielles non défensives.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Briant C, Bouakkaz A, Gaudé Y, Couty I, Guillaume D, Yvon JM, Touchard A, Najjar A, Ben Said S, Ezzar S, Benaoum B, Ezzaouia M, Paurin Y, Rampin O, Nielsen B, Magistrini M. (2012) Sur la piste de l'odeur d'œstrus. 38<sup>e</sup> Journée de la Recherche Équine, Paris.
- Christensen JW, Rundgren M. (2008) Predator odour *per se* does not frighten domestic horses. *Applied Animal Behaviour Science*, 112, 136-145.
- Costa MC, Weese JS. (2012) The equine intestinal microbiome. *Animal Health Research Review*, 13, 121-128.
- Hothersall B, Harris P, Sörtoft L, Nicol CJ. (2010) Discrimination between conspecific odour samples in the horse (*Equus caballus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 126, 37-44.
- Jeziarski T, Jaworski Z, Sobczynska M, Ensminger J. (2018) Do olfactory behaviour and marking responses of Konik polski stallions to

- faeces from conspecifics of either sex differ ? Behavioural Processes, 155, 38-42.
- Krueger K, Flauger B. (2011) Olfactory recognition of individual competitors by means of faeces in horse (*Equus caballus*). Animal Cognition, 14, 245-257.
- Minett JC. (1925) The organ of Jacobson in the horse, ox, camel and pig. Journal of Anatomy, 60, 110-118.
- Péron F, Ward R, Burman O. (2013) Horses (*Equus caballus*) discriminate body odour cues from conspecifics. Animal Cognition, 17, 1007-1011.
- Proops L, McComb K, Reby D. (2009) Cross-modal individual recognition in domestic horses (*Equus caballus*). Proceedings of the National Academy of Sciences, 106, 947-951.



## LE NEZ DU MANCHOT *UNE HISTOIRE DE PARENTÉ*

---

La communication chez les manchots qui vivent dans de vastes colonies où la densité de population est très forte, continue d'interroger les scientifiques. Certains signaux tels que les vocalises sont bien décrits. Ces vocalises sont spécifiques à chaque oiseau et permettent l'identification et la reconnaissance des manchots entre eux, notamment le partenaire et les poussins. Elles servent également à la communication des membres d'une même colonie, pour prévenir l'arrivée de prédateurs et assurer la défense du territoire, par exemple. Toutefois, d'autres questions se posent chez ces espèces philopatrides<sup>48</sup> et grégaires comme celle du brassage génétique. Comment ne pas imaginer qu'il existe chez les manchots des mécanismes susceptibles de favoriser l'évitement de la consanguinité et donc d'aider à la détermination du degré de parenté avec un autre individu. C'est ce que des chercheurs de Chicago (Coffin *et al.*, 2011) ont tenté d'élucider en travaillant sur le nez des manchots. Ces derniers présentent une proximité phylogénétique avec les procellariidés (voir aussi « *Le nez du pétrel* ») dont ils partagent plusieurs caractéristiques communes

---

48. La philopatrie (littéralement : « aimer le pays du père ») concerne les espèces qui reviennent sur le lieu de naissance pour se reproduire.

(Hackett *et al.*, 2008) dont le volume remarquable des bulbes olfactifs et une bonne acuité olfactive. Ainsi, comme les pétrels, ils sont capables de détecter le sulfure de diméthyle et de s'orienter en fonction de la présence ou non de l'odeur (Cunningham *et al.*, 2008).

Les études sur les oiseaux montrent la grande diversité fonctionnelle de l'utilisation de l'odorat, qu'il s'agisse de fonctions écologiques ou sociales. Dans ce cadre, les odeurs corporelles présentent une complexité difficile à circonscrire. Dans une étude présentée par ailleurs (voir « *Le nez des mésanges américaines* »), les chercheurs ont utilisé l'odeur corporelle globale des oiseaux pour montrer des capacités olfactives de discrimination entre individus. En revanche, dans l'étude de la reconnaissance interindividuelle chez le manchot de Humboldt rapportée ici (Coffin *et al.*, 2011), il s'agit de l'odeur issue des sécrétions de la glande uropygienne, prélevées par curetage. Les manchots de Humboldt, comme de très nombreux oiseaux, lissent leurs plumes grâce aux sécrétions prélevées au niveau de la glande uropygienne (en général plus développée chez les espèces aquatiques) permettant ainsi la déperlance du plumage.

Les chercheurs ont travaillé au zoo de Brookfield (Wisconsin, USA) à partir de deux groupes distincts de 11 individus chacun. Le premier groupe est constitué des animaux exposés au public et comprend des couples reproducteurs, leurs poussins et d'autres individus non reproducteurs. Le second groupe est constitué d'animaux hébergés à l'écart de l'exposition au public et comprend des individus non-reproducteurs. L'analyse compare les animaux en fonction de la parenté (apparenté *vs.* non apparenté) et de la familiarité (familier *vs.* inconnu). Des échantillons des sécrétions émises par la glande uropygienne de chaque oiseau sont déposés à l'intérieur de petits enclos (type niche à chien) permettant l'exploration. Les données recueillies concernent la fréquence de visite de ces enclos et la durée de stationnement à l'intérieur. Des comparaisons sont effectuées entre l'odeur de congénère non apparenté familial et non apparenté inconnu d'une part et d'autre part entre l'odeur de congénère non apparenté

inconnu et parent inconnu (ou non familial). Dans le premier cas, les résultats montrent une préférence significative pour l'odeur familière par rapport à une odeur inconnue. Dans le second cas, les résultats montrent une préférence hautement significative pour l'odeur inconnue d'un individu non apparenté par rapport à celle d'un parent inconnu. Ainsi, il apparaît qu'à l'odeur, les manchots sont capables de distinguer des individus qui leur sont proches du point de vue parenté, même lorsqu'ils n'ont jamais rencontré ces individus auparavant. Cette découverte prend tout son sens lorsque l'on sait que les manchots forment en général des couples monogames, évitant ainsi les problèmes de consanguinité pour la descendance, à l'instar des choix de partenaires au CMH différent du leur chez les mammifères. Le rôle du nez dans les mécanismes de reproduction chez les oiseaux a sans doute été sous-estimé et dans ce cadre, l'étude citée ci-dessus souligne l'importance de la glande uropygienne.

Les fonctions des sécrétions issues de cette glande sont actuellement débattues (Moreno-Rueda, 2017) sans que l'on sache exactement ce qui est effectif et ce qui ne l'est pas (à titre d'exemple, au-delà de la reconnaissance sociale, se pose également la question du rôle joué par l'odeur vis-à-vis des prédateurs). En revanche, le fait que la composition de cette huile de lissage varie significativement d'un individu à l'autre, en fonction de l'âge, du sexe, de l'état reproducteur, du régime alimentaire, de l'état de santé etc. est admis et confère donc (au moins en partie) à chaque individu une signature olfactive qui lui est propre. Il a été montré que les sécrétions de la glande uropygienne contiennent des bactéries (chez les espèces étudiées) et qu'un traitement antibiotique limite la puissance olfactive des sécrétions. À ce jour en revanche, le lien entre les communautés bactériennes présentes et les composés volatils odorants détectés n'est pas établi. Il est possible également que des bactéries qui participent à la dégradation des plumes puissent avoir elles aussi, un pouvoir odoriférant.

Sans doute faut-il élargir le champ de recherche à l'ensemble du microbiote (Maraci *et al.*, 2018) pour mieux comprendre le rôle du

nez chez les manchots (et par extension, l'ensemble des oiseaux) dans les mécanismes de reconnaissance individuelle, de choix des partenaires... même s'il apparaît assez évident que la glande uropygienne y joue un rôle prépondérant.

### **BIBLIOGRAPHIE**

- Coffin HR, Watters JV, Mateo JM. (2011) Odor-based recognition of familiar and related conspecifics : a first test conducted on captive Humboldt penguins (*Spheniscus humboldti*) PloS ONE, 6 e25002.
- Cunningham GB, Strauss V, Ryan PG. (2008) African penguins (*Spheniscus demersus*) can detect dimethyl sulfide. Journal of Experimental Biology, 211, 3123-3127.
- Hackett SJ, Kimball RT, Reddy S, Bowie RCK, Braun EL, Braun MJ, Chojnowski JL, Cox A, Han KL, Harshman J, Huddleston CJ, Marks BD, Miglia KJ, Moore WS, Sheldon FH, Steadman DW, Witt CC, Yuri T. (2008) A phylogenetic study of birds reveals their evolutionary history. Science, 320, 1763-1768.
- Maraci O, Engel K, Caspers BA. (2018) Olfactory communication *via* microbiota : What is known in birds ? Genes, 9, 387.
- Moreno-Rueda G. (2017) Preen oil and bird fitness : a critical review of the evidence. Biological Reviews Cambridge Philosophical Society, 92, 2131-2143.

## LE NEZ DU SURICATE UNE HISTOIRE DE BACTÉRIES

Le suricate (*Suricata suricatta*) est un petit mammifère diurne de la famille des mangoustes (*Herpestidae*) qui vit dans le sud de l'Afrique, principalement dans le désert de Kalahari. Il est surtout connu pour sa position assise en sentinelle (et les mouvements de tête synchronisés sur le côté lorsqu'il est en groupe), un comportement supposé-ment altruiste qui s'explique de la façon suivante : le suricate a peu de réserves en tissu adipeux et doit donc fourrager de longues heures par jour à la recherche de nourriture, la tête dans le sable. Pour éviter que les prédateurs n'en profitent, dès qu'un individu de la colonie est repu, il se place sur un point haut pour faire le guet et – le cas échéant – prévenir par des cris ses congénères. Cet animal présente d'autres particularités dont la moins banale est qu'il s'avère désormais reconnu (Gomez *et al.*, 2016) comme le plus grand meurtrier intra-spécifique des mammifères (près de 20 % de la population sacrifiés tout de même !). Il s'agit principalement d'infanticides réalisés par les femelles dominantes sur la progéniture des femelles de rang inférieur. Dans ces sociétés matriarcales, les femelles possèdent deux fois plus de testostérone que les mâles, ce qui les rend particulièrement agressives. Ainsi, dans un groupe constitué, une femelle dominante va

monopoliser la reproduction pendant deux à trois ans, généralement avec le même mâle. Elle terrorise les femelles subordonnées et pour maintenir son statut de séductrice et garder les faveurs du mâle dominant, elle adopte un régime plus conséquent qui lui permet d'être en général 10 % plus grosse que les autres femelles. Cette coquetterie a un prix car une étude récente (Smyth *et al.*, 2018) révèle que la femelle dominante suricate est alors plus prédisposée aux infections que ses congénères. Ce risque ne réfrène toutefois pas les femelles subordonnées qui se livrent aussi une lutte acharnée car elles savent qu'une fois la femelle dominante morte ou évincée, le mâle dominant choisira la plus grosse d'entre elles !

Le suricate est un animal territorial qui vit au sein de groupes sociaux très hiérarchisés de quelques dizaines d'individus. Il est admis de longue date que les signaux olfactifs s'avèrent primordiaux dans la communication sociale chez cette espèce. Les signaux olfactifs sont notamment utilisés pour la défense du territoire et des congénères, le choix des partenaires sexuels, ainsi que pour promouvoir et maintenir les statuts hiérarchiques. Le suricate possède comme d'autres mammifères tels que le chien, des glandes anales qui sécrètent des molécules susceptibles de fournir des informations relatives au sexe, à l'âge, à l'appartenance à tel ou tel groupe et au lien de parenté. Des scientifiques de plusieurs universités (Leclaire *et al.*, 2017) ont prélevé et analysé les sécrétions des glandes anales d'une trentaine d'adultes (mâles et femelles) incluant des individus dominants et des subalternes. Les échantillons ont révélé la présence de très nombreux composés odorants et la présence de près d'un millier de bactéries différentes. Comme chez d'autres espèces animales (Theis *et al.*, 2013), l'odeur spécifique n'est pas tant due aux sécrétions elles-mêmes que leur dégradation par les bactéries. Par un raccourci sémantique, il est habituel de parler de glandes anales mais en réalité il faut distinguer les poches anales (où sont stockées les sécrétions) et les glandes qui tapissent la paroi de ces poches. Les chercheurs ont ainsi confirmé que les substances sécrétées par les glandes et les substances contenues dans

les poches n'étaient pas de même nature. Ces dernières sont beaucoup plus riches en composés volatils odorants, prouvant s'il en était besoin, que c'est effectivement la dégradation des sécrétions par les bactéries qui est principalement responsable de la production d'odeurs.

Plus remarquable, les chercheurs ont montré que les individus avec un microbiote proche, avaient une signature olfactive similaire. Cela signifie que les odeurs qui permettent aux membres d'un même groupe de se reconnaître ne dépendent pas tant des suricates eux-mêmes que des bactéries présentes au sein des poches anales. Les bactéries d'une même colonie sont relativement similaires parce que les animaux évoluent dans le même environnement, qu'ils se frottent aux mêmes surfaces, qu'ils ont des contacts fréquents entre eux (lors du toilettage, par exemple) et échangent donc les mêmes types de bactéries. Toutefois, au sein de la même colonie des différences subtiles existent, principalement en fonction du sexe et du statut hiérarchique. Le plus singulier est qu'au cours de l'existence, le statut et l'appartenance à un groupe peuvent évidemment évoluer. À titre d'exemples, les mâles parvenus à l'âge de deux ans quittent généralement le groupe pour en former un nouveau, une femelle dominée peut monter dans la hiérarchie et remplacer une femelle dominante disparue. Ainsi, identifier les congénères à l'odeur étant crucial, les suricates vont donc changer d'odeur en fonction des circonstances. Cette avancée scientifique révélée chez le suricate peut-elle être étendue à d'autres espèces ? Cette question mérite d'être posée dans la mesure où la signature olfactive basée sur les odeurs corporelles (et donc la dégradation des sécrétions exsudées par les bactéries) se retrouve chez de nombreux mammifères, y compris l'homme. Cela nécessite indubitablement des travaux complémentaires susceptibles notamment d'identifier les bactéries responsables de la production de tel ou tel composé odorant.

## **BIBLIOGRAPHIE**

Gomez JM, Verdu M, Gonzales-Megias A, Mendez M. (2016) The phylogenetic roots of human lethal violence. *Nature*, 538, 233-237.

- Leclaire S, Jacob S, Greene LK, Dubay GR, Drea CM. (2017) Social odours cavity with bacterial community in the anal secretions of wild meerkats. *Scientific Reports*, 7, 3240.
- Smyth KN, Caruso NM, Davies CS, Clutton-Brock TH, Drea CM. (2018) Social and endocrine correlates of immune function in meerkats : implications for the immunocompetence handicap hypothesis. *Royal Society Open Science*, 5, 180435.
- Theis KR, Venkataraman A, Dycus JA, Koonter KD, Schmitt-Matzen EN, Wagner AP, Holekamp KE, Schmidt TM. (2013) Symbiotic bacteria appear to mediate hyena social odors. *PNAS*, 110, 19832-19837.

## LE NEZ DU LÉZARD

### ***UNE HISTOIRE DE CONTEXTE ÉCOLOGIQUE***

---

Chez les reptiles, en particulier chez la plupart des serpents et des lézards, les signaux chimiques sont une composante substantielle de la communication. Les animaux collectent ces signaux grâce à leur langue généralement fourchue (ou bifide), qui les achemine à l'intérieur de la cavité buccale au niveau de l'organe voméronasal<sup>49</sup> (Brykcynska *et al.*, 2013). Lors de leurs déplacements, les lézards laissent par frottement sur leur passage, des messagers chimiques principalement issus de glandes situées au niveau des cuisses. Les sécrétions de ces glandes sont des cocktails majoritairement lipidiques qui constituent à la fois un marqueur individuel et un marqueur du groupe d'appartenance. Ils jouent un rôle important dans la communication intra-spécifique et permettent la différenciation entre les sexes, entre individus familiers et inconnus, apparentés ou non ainsi que l'identification du statut reproducteur. Ils jouent aussi un rôle sur la distribution spatiale d'une espèce, ils influencent le choix du

---

49. Les lézards respirent par les narines et ils disposent d'un système olfactif dans les cavités nasales. Cependant, l'essentiel des informations chimiosensibles est recueilli au niveau de l'organe voméronasal (ou organe de Jacobson) présent dans la cavité buccale, qui se distingue sur plusieurs aspects de celui des mammifères.

refuge et permettent d'attirer les femelles vers les domaines vitaux des mâles. Inversement, ils fonctionnent également comme répulsifs, notamment dans les relations agonistiques entre mâles. L'ensemble de ces fonctions permet d'observer sur le long terme une stabilité de l'organisation spatiale et donc de l'organisation sociale chez les lézards.

De nombreux travaux ont montré que la richesse (nombre de composés) de ces sécrétions et la contribution relative de chacun de ces composés, variaient considérablement d'une espèce à l'autre (Wyatt, 2014). En outre, la composition des sécrétions n'est que rarement corrélée au degré de parenté phylogénétique entre espèces, ce qui suggère que les caractéristiques chimiques évoluent assez rapidement. D'ailleurs, plusieurs facteurs environnementaux semblent jouer un rôle déterminant dans la modification des sécrétions (Baeckens *et al.*, 2017) : il peut s'agir de la nature de l'habitat et donc de la nature du substrat (certains substrats permettent de mieux retenir les molécules que d'autres), de l'environnement thermique (les températures élevées ont des effets délétères sur la persistance et la détectabilité des marques olfactives (Martin et Lopez, 2013), du niveau de rayonnement solaire et d'UV (un niveau élevé augmente la dégradation chimique) ou encore de l'environnement hydrique. Dans ce dernier cas, les sécrétions glandulaires des espèces vivant en milieux xériques (aridité persistante) présentent des proportions élevées d'esters d'acides gras stables et d'alcools de poids moléculaire élevé, ce qui contribue à la persistance des marques olfactives. En revanche, les sécrétions glandulaires des espèces vivant en milieux mésiques (aridité/humidité moyenne) présentent des niveaux élevés d'aldéhydes et d'alcools de faible poids moléculaire. Ce mélange chimique correspond à un signal riche en composés volatils, susceptible d'être plus efficace dans la communication à distance par l'intermédiaire des molécules aéroportées. L'ensemble de ces données prouve que le contexte écologique influence significativement la composition des signaux chimiques, de sorte à être le plus efficace possible d'un point

de vue adaptatif en permettant la communication intra-spécifique la plus efficiente.

Dans ce contexte, une équipe de chercheurs internationaux (Donihue *et al.*, 2020) s'est interrogée sur le fait de savoir si d'autres caractéristiques contexte-dépendantes pouvaient influencer la composition des sécrétions glandulaires chez le lézard. Ils ont posé l'hypothèse que des animaux transplantés dans un milieu similaire du point de vue des paramètres précédemment cités (substrat, température, hygrométrie, UV...) mais dépourvu de la pression des prédateurs habituels, étaient susceptibles de produire à terme des sécrétions de composition différente de celle des animaux de la population initiale.

Ils ont travaillé avec une espèce de lézard des murailles (*Podarcis erhardii*) présente sur l'île grecque de Naxos dans la mer Égée. Dans cet environnement, la pression des prédateurs – serpents et chats principalement – est très forte puisque les six espèces de serpents vivant sur Naxos sont toutes saurophages et les chats (sauvages et domestiques) sont très nombreux. En 2014, ils ont déplacé une centaine de lézards adultes, 8 mâles et 12 femelles sur cinq petits îlots (surface comprise entre 0,002 et 0004 km<sup>2</sup>) à proximité de Naxos, îlots qui présentent donc les mêmes caractéristiques environnementales que Naxos mais ne comportent ni lézards ni prédateurs. Le suivi s'opère chaque année et les chercheurs notent que la densité de population (moyenne sur les cinq îlots) est multipliée par cinq au cours des quatre années suivantes. Ils observent également que les cicatrices de morsure suggèrent significativement plus de combats intra-spécifiques parmi ces populations expérimentales que dans la population initiale. En 2018, ils procèdent à l'analyse de la composition des sécrétions glandulaires des mâles sur chacun des cinq îlots et la comparent à celle de la population source. Ils constatent que les mâles présentent dans tous les cas, une signature chimique significativement plus complexe comparativement à celle de la population source. Ils relèvent notamment des proportions plus élevées

d'acide octadécanoïque, d'acide oléique et d' $\alpha$ -tocophérol. Ces trois composés sont connus pour être impliqués dans les comportements liés à la territorialité chez le lézard et dans le choix du partenaire. Les résultats de cette expérience d'introduction insulaire suggèrent donc que la composition générale du signal chimique des animaux peut changer rapidement et de manière prévisible dans de nouveaux contextes écologiques, y compris dans le seul cas d'une modification de la pression prédatrice.

Les signaux chimiques participant à la communication intra-spécifique sont souvent utilisés par les prédateurs pour repérer leurs proies. Ces signaux doivent donc fournir un compromis subtil entre réceptivité par les congénères et évitement de la détection par les prédateurs (Novosolov *et al.*, 2016). Ainsi, chez les lézards, l'interaction entre ces deux forces sélectives (compétition intra-spécifique et pression exercée par les prédateurs) façonne la nature du signal puisque sur les îlots, l'efficacité du signal vis-à-vis des prédateurs (absents) diminue et augmente vis-à-vis des congénères.

## BIBLIOGRAPHIE

- Baeckens S, Martin J, Garcia-Roa R, Pafilis P, Huyghe K, Van Damme R. (2017) Environmental conditions shape the chemical signal design of lizards. *Functional Ecology*, 32, 566-580.
- Brykczynska U, Tzika AC, Rodriguez I, Milinkovitch MC. (2013) Contrasted evolution of the vomeronasal receptor repertoires in mammals and squamate reptiles. *Genome Biology & Evolution*, 5, 389-401.
- Donihue CM, Herrel A, Martin J, Foufopoulos J, Pafilis P, Baeckens S. (2020) Rapid and repeated divergence of animal chemical signals in an island introduction experiment. *Journal of Chemical Ecology*. doi.org/10.1111/1365-2656.13205.
- Martín J, López P. (2013). Effects of global warming on sensory ecology of rock lizards : Increased temperatures alter the efficacy of sexual chemical signals. *Functional Ecology*, 27, 1332-1340.

- Novosolov M, Rodda GH, Feldman A, Kadison AE, Dor R, Meiri S. (2016) Power in numbers. The evolutionary drivers of high population density in insular lizards. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 87-95.
- Wyatt TD. (2014) *Pheromones and Animal Behavior*. Cambridge, UK. Cambridge University Press.



## LE NEZ DU RAT

### ***UNE HISTOIRE DE COOPÉRATION***

---

Le nez du rat et celui de la souris sont de loin les plus explorés par les scientifiques. Dans une base de données telle que *Pubmed* lorsque l'on associe les mots-clés *olfactory – rat*, près de 65 000 références apparaissent et plus de 72 000 avec les mots-clés *olfactory – mouse*. En revanche, si l'on associe *olfactory – dog* (environ 12 000 références) ou *olfactory – cat* (environ 15 000 références) la différence est flagrante. Naturellement, le rat ou la souris sont d'abord des modèles et la recherche reste très anthropocentrée puisque l'association *olfactory – human* donne plus de 105 000 références.

L'utilisation des rongeurs concerne toutes les disciplines qu'il s'agisse de tests comportementaux (préférences, recherche de nourriture, conditionnement, apprentissage, récupération après lésion, influence de traitement...), d'études histologiques, électrophysiologiques, pharmacologiques ou génétiques... En outre, les études concernent le système olfactif principal relatif à la détection des odeurs proprement dites mais également le système olfactif accessoire relatif à détection des phéromones par l'organe voméronasal. Il est difficile de choisir parmi les innombrables travaux concernant l'olfaction chez le rat celui ou ceux qui méritent plus que d'autres une

attention particulière. Toutefois, une étude récente (Schneeberger *et al.*, 2020) montrant le rôle du nez dans les processus de coopération chez les rats norvégiens est édifiante car elle ouvre indiscutablement de larges perspectives euristiques, sur des mécanismes de régulation sociale jusqu'alors insoupçonnés.

La coopération réciproque dans le monde animal est assez répandue comme le démontre une revue de question approfondie (Taborsky *et al.*, 2016) menée sur 79 espèces de vertébrés. La qualité de la coopération dépend principalement du coût pour le donneur et du bénéfice retiré par le receveur. De façon triviale, la propension d'un animal à coopérer avec ses congénères augmente quand le bénéfice pour le partenaire est élevé et que dans le même temps le coût pour lui (individu utile) est faible. La coopération se retrouve dans des situations variées (menace de prédateurs, soins à la progéniture...) et fréquemment en lien avec l'accès à la nourriture. Les modalités sensorielles les plus impliquées dans les mécanismes de coopération sont sans conteste la vision et l'audition. Toutefois, il n'est pas rare d'observer des sollicitations (vocalises spécifiques, par exemple) qui ne correspondent pas à un besoin effectif et qui pourraient être qualifiées de *malhonnêtes* ou *manipulatrices* vis-à-vis d'un donneur potentiel.

Les rats, comme d'autres espèces, sont enclins à partager leur nourriture. Plusieurs études expérimentales (à titre d'exemple : Schweinfurth et Taborsky, 2018) ont montré que des rats affamés sans accès à la nourriture sollicitent leurs congénères par des comportements et des vocalisations particulières auxquelles répondent les congénères lorsqu'ils en ont la possibilité. Mais d'autres études montrent également que ces mêmes comportements peuvent apparaître dans un but de coercition (à titre d'exemple : Dolivo et Taborsky, 2015). La question est alors de déterminer dans quelle mesure un rat altruiste est capable de savoir si celui qui le sollicite a réellement faim ou feint d'avoir faim, et le cas échéant grâce à quelle(s) modalité(s) sensorielle(s).

Dans l'expérience de Schneeberger *et al.* (2020), des rats dans des cages séparées sont dans un premier temps entraînés à utiliser un dispositif permettant de fournir de la nourriture à d'autres congénères (type levier), dans une situation de coopération réciproque (paradigme adapté du « dilemme du prisonnier<sup>50</sup> ») où les informations sonores sont exclues mais où les animaux peuvent se voir à travers des vitres en plexiglas. Dans un second temps, seul l'un des rats peut actionner le dispositif délivrant la nourriture à son congénère (non réciproque). Le rat *utile* est alors soumis à un flux d'air entrant dans sa cage provenant d'un troisième congénère, soit affamé soit rassasié. Les résultats comportementaux (temps de latence avant activation du levier, nombre d'activations du levier...) montrent clairement que les rats *utiles* sont plus enclins à fournir de la nourriture à un congénère lorsque l'air provient de la cage de rats affamés. Cette observation suggère qu'il existerait une « odeur de faim » utilisée par les rats pour distinguer les congénères ayant réellement besoin de nourriture de ceux feignant d'avoir faim.

Les chercheurs ont alors poursuivi leurs investigations grâce à des analyses de l'air réalisées par la technique de chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC-MS). Ils ont ainsi identifié (parmi 27 composés isolés), 7 composés volatils organiques (COV) qui diffèrent quantitativement selon que les rats sont affamés ou repus : l'acide propanoïque, l'acide butanoïque, l'acétate de butyle, l'acide 3-méthylbutanoïque, l'acide pentanoïque, la 2-heptanone et la diméthylsulfone. Spécifiquement, l'acétate de butyle et l'acide butanoïque ne sont présents que chez les rats affamés,

---

50. Ce dilemme suppose que deux prisonniers complices sont retenus dans des cellules séparées et ne peuvent pas communiquer. La police – n'ayant pas de preuves irréfutables de leur implication dans le crime – essaie de faire s'accuser mutuellement les deux individus en leur proposant les choix suivants ; (1) si un seul des deux prisonniers dénonce l'autre, il est remis en liberté alors que le second obtient la peine maximale (10 ans) ; (2) si les deux se dénoncent entre eux, ils seront condamnés à une peine plus légère (5 ans) ; (3) si les deux refusent de dénoncer l'autre, la peine sera minimale pour chacun (6 mois), faute d'éléments au dossier.

tandis que l'acide pentanoïque n'est détecté que chez les individus rassasiés.

Les quantités d'acide propanoïque et butanoïque sont plus élevées chez les rats rassasiés que chez les rats affamés et l'on sait que ces composés organiques sont biosynthétisés dans le gros intestin par fermentation bactérienne de fibres alimentaires. De même, la quantité de diméthylsulfone est plus élevée chez les rats rassasiés que chez les rats affamés. Il s'agit d'un métabolite du diméthylsulfoxyde présent dans de nombreux aliments, notamment les céréales et les légumes crus dont les rats sont nourris dans l'expérience. Ainsi, une faible émanation de ces 3 substances chez les rats affamés paraît directement liée à une réduction de l'accès, de la consommation et de la digestion des aliments et donc servir d'indicateurs fiables de la faim dans le cas présent. Enfin, la 2-heptanone, que l'on retrouve également dans certains aliments, est également plus abondante dans l'odeur des rats rassasiés que celle des rats affamés<sup>51</sup>.

Ce travail amène plusieurs conclusions. *Primo*, il est possible de dire qu'il existe chez le rat une différence entre l'odeur de l'animal en situation de faim et l'odeur de l'animal en situation de satiété. *Secondo*, il est possible d'objectiver de manière quantitative les COVs qui différencient les deux odeurs, « l'odeur de faim » et « l'odeur de satiété » correspondant à des cocktails différents. *Tertio*, le rat perçoit ces différences et les utilise dans ses relations de coopération pour évaluer le degré de nécessité (et donc en miroir le degré de coercition) de ses congénères, lorsqu'il est sollicité pour l'obtention de nourriture. Le nez du rat lui sert donc aussi à ne pas se faire prendre pour un pigeon !

À partir de ces observations, de multiples questions se posent sur la complexité des relations sociales : qu'en est-il par exemple lorsque

---

51. Ce résultat peut paraître paradoxal dans la mesure où ce composé est également un marqueur de stress présent dans les urines et que – à conditions similaires – les rats affamés présentent naturellement un niveau de stress plus élevé que les rats repus.

l'individu utile est un rat dominé et que l'animal qui le sollicite est dominant et repus, qu'en est-il si conjointement un autre rat dominé le sollicite en situation de faim ? Qu'en est-il du nourrissage des jeunes ? La mère organise-t-elle son comportement de sorte à satisfaire le jeune le plus affamé ? Se laisse-t-elle bernier par les plus gourmands ? Comment ces comportements sont-ils modulés, en fonction par exemple de la disponibilité de la nourriture ?... L'éthologie a sans conteste encore de beaux jours devant elle !

### **BIBLIOGRAPHIE**

- Dolivo V, Taborsky M (2015) Coopération among Norway rats : the importance of visual cues for reciprocal coopération, and the rôle of coercion. *Ethology*, 121, 1071.
- Schneeberger K, Röder G, Taborsky M. (2020) The smell of hunger : Norway rats provision social partners based on odour cues of need. *PLOS Biology*, doi.org/10.1371/journal. Pbio.3000628
- Schweinfurth M, Taborsky M. (2018) Norway rats (*Rattus norvegicus*) communicate need which elicits donation food. *Journal of Comparative Psychology*, 132, 119-129.
- Taborsky M, Frommen JG, Riehl C. (2016) Correlated pay-offs are key to coopération. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, doi.org/10.1098/rstb.2015.0084



## LE NEZ DE LA MANTE RELIGIEUSE *UNE HISTOIRE D'ATTRACTION FATALE*

---

Plus de 2 500 espèces de mantes religieuses ont été décrites (Ehrmann, 2002), dont la plupart vivent en Asie. Elles sont surtout connues par le comportement des femelles capables de dévorer le mâle après l'accouplement, sans que cela soit d'ailleurs systématique<sup>52</sup>. Ce cannibalisme sexuel suscite de nombreuses observations scientifiques et les entomologistes ont depuis longtemps constaté (Rabaud, 1916) que le coït pouvait parfaitement se dérouler une fois le mâle décapité. Les hypothèses fonctionnelles au sujet de ce comportement pour le moins définitif sont nombreuses, la première étant que la femelle a tout simplement faim et que le mâle de taille beaucoup plus petite<sup>53</sup> se révèle en quelque sorte être une proie facile. Une autre explication démontrée en laboratoire est que le fait de dévorer le mâle constitue un apport nutritif spécifique pour la femelle, permettant une meilleure fécondité et la production d'un

---

52. Le fait que le cannibalisme sexuel ne soit pas systématique chez la mante religieuse est un atout du point de vue expérimental puisqu'en faisant varier certains facteurs, il est possible d'observer si sa fréquence augmente ou diminue.

53. Il existe chez les mantes religieuses un dimorphisme sexuel assez marqué au niveau de la taille (le mâle est significativement plus petit), des antennes ou encore de l'abdomen.

plus grand nombre d'œufs. Il y aurait donc un intérêt adaptatif à ce sacrifice.

Avant l'accouplement toutefois, se pose comme chez de nombreuses espèces, la question de l'attraction du mâle par la femelle. Plusieurs modalités sensorielles sont utilisées lors de l'attraction sexuelle : signaux acoustiques, visuels, tactiles et signaux chimio-sensoriels. Il existe néanmoins de grandes différences en fonction des espèces et des caractéristiques de l'environnement. Concernant les signaux chimio-sensoriels, l'existence de phéromones chez la mante religieuse a longtemps été suspectée (voir aussi « *Le nez du Bombyx du murier* ») mais il faut attendre le début des années 2000 (Hurd *et al.*, 2004) pour une première identification chez *Sphodromantis lineola*. En général, chez les insectes, les signaux acoustiques et chimiques sont utilisés dans la recherche de partenaire *longue distance* et les signaux visuels dans l'orientation rapprochée et la parade nuptiale (cette dernière incluant également les signaux tactiles). La complexité de l'habitat et la densité de population constituent les deux facteurs principaux de modulation des mécanismes d'attraction chez la mante religieuse. De façon triviale, il s'avère que plus l'environnement est complexe et plus la densité de population est faible, plus les signaux chimio-sensoriels deviennent prépondérants, dans les cas inverses, ce sont les signaux visuels qui prédominent alors.

Cela arrive parfois et particulièrement chez les insectes, il peut exister chez la mante religieuse des rencontres et des accouplements hétérospécifiques, comme cela a été démontré en Amérique du Nord entre *Tenodera aridifolia sinensis* et *Mantis religiosa* (Lelito et Brown, 2008). Une équipe de chercheurs néo-zélandais (Fea *et al.*, 2013) s'est focalisée sur cette relation particulière entre une espèce indigène (*Orthodera novaezealandiae*), en réalité la seule espèce de mante religieuse de souche néo-zélandaise et une espèce venue d'Afrique du Sud (*Miomantis caffra*). Cette dernière, particulièrement invasive, est considérée comme responsable de la diminution du territoire et de la population observée chez *Orthodera novaezealandiae* depuis la

découverte de *M. caffra* en Nouvelle-Zélande en 1978. Toutefois, les mécanismes précis qui régissent ces modifications n'étant pas connus, l'équipe de Fea a posé l'hypothèse d'une attractivité des mâles *O. novaezealandiae* par les phéromones femelles *M. caffra* et d'un cannibalisme sexuel accru, susceptibles d'induire le déclin de l'espèce indigène.

Les chercheurs ont travaillé en laboratoire en utilisant un dispositif expérimental adapté du labyrinthe en Y. Pour éviter certains biais méthodologiques, seuls des mâles et des femelles vierges participent aux expérimentations. Dans un premier temps, il s'agit de vérifier que les mâles *O. novaezealandiae* sont attirés par les phéromones sexuelles des femelles *M. caffra*, dans un choix entre ces dernières et un blanc. Il apparaît que les  $\frac{3}{4}$  des mâles indigènes sont attirés par les femelles invasives. Dans un second temps, il s'agit de comparer les niveaux respectifs d'attractivité des phéromones sexuelles des femelles *O. novaezealandiae* et des femelles *M. caffra* sur les mâles *O. novaezealandiae*. Dans cette seconde expérience, il apparaît que la proportion de mâles indigènes attirés par les femelles invasives est encore plus importante (85 %), au détriment des femelles conspécifiques. Les raisons d'une telle attractivité hétérospécifique *via* les signaux chimio-sensoriels restent à découvrir.

À la suite de ces résultats initiaux, les chercheurs ont testé le taux de cannibalisme sexuel hétérospécifique dans un enclos aménagé reproduisant les conditions naturelles. En général, dans la nature et toutes espèces de mantes religieuses confondues, la moyenne est d'environ 30 %. Les mâles ont théoriquement 83 % de chance d'échapper au cannibalisme mais après un premier accouplement, la femelle continue d'attirer le mâle et peut alors le dévorer<sup>54</sup>. Dans l'étude des chercheurs néo-zélandais, il apparaît que 39 % des mâles *M. caffra* sont dévorés par des femelles conspécifiques *M. caffra* et que 69 % des mâles *O. novaezealandiae* sont dévorés par des femelles hétérospécifiques *M. caffra*. Ces observations prennent tout leur sens

---

54. Le cannibalisme sexuel implique naturellement que le mâle ne participe pas aux comportements parentaux vis-à-vis de la progéniture.

lorsque l'on sait que le cannibalisme sexuel chez *O. novaezealandiae* est extrêmement rare. Ainsi, les mâles de l'espèce indigène ne se méfient pas, contrairement aux mâles *M. caffra* qui pratiquent – avec une meilleure réussite mais qui reste toutefois mitigée – l'évitement des femelles conspécifiques particulièrement agressives.

Les espèces invasives constituent une menace pour la biodiversité, influencent les populations indigènes, les biocénoses et par suite les écosystèmes. Chez les insectes, les espèces invasives capables de proliférer sont nombreuses. Parmi les conséquences négatives, l'interférence dans les mécanismes de reproduction est peut-être moins spectaculaire que la prédation directe ou la colonisation du milieu et des ressources mais peut se révéler extrêmement prégnante comme dans le cas des deux espèces de mantes religieuses de Nouvelle-Zélande où l'interférence dans les processus de reproduction se double d'une prédation. Les mâles *O. novaezealandiae* sont « dupés par leur nez » et cette attraction n'est pas seulement fatale pour le mâle lui-même mais pour l'ensemble de l'espèce dont la régression en quelques décennies se révèle significative.

## BIBLIOGRAPHIE

- Ehrmann R. (2002) Mantodea : Gottesanbeterinnen der Welt. Natur und Tier – Verlag GmbH, Münster.
- Fea MP, Stanley MC, Holwell GI. (2013) Fatal attraction : sexually cannibalistic invaders attract naive native mantids. *Biology Letters*, doi.org/10.1098/rsbl.2013.0746.
- Hurd LE, Prete FR, Jones TH, Singh TB, Co JE, Portman RT. (2004) First identification of a putative sex pheromone in a praying mantid. *Journal of Chemical Ecology*, 30, 155-166.
- Lelito JP, Brown WD. (2008) Mate attraction by females in a sexually cannibalistic praying mantis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 313-320.
- Rabaud E. (1916) Accouplement d'un mâle décapité de *Mantis Religiosa*. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 21, 57-59.

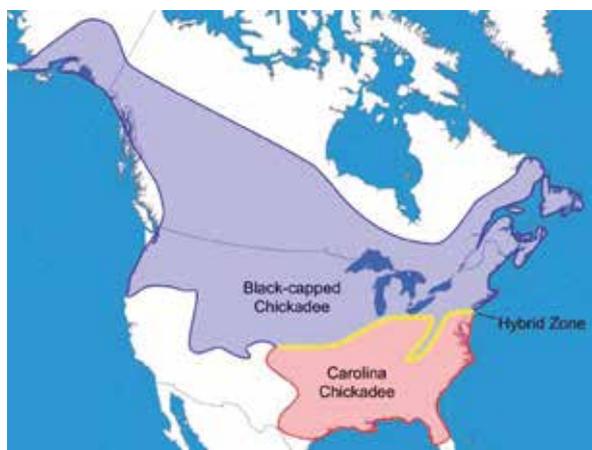
## LE NEZ DES MÉSANGES AMÉRICAINES *UNE HISTOIRE DE FRONTIÈRE*

---

Parmi les mésanges américaines se trouvent la mésange à tête noire (*Poecile atricapillus*) et la mésange de Caroline<sup>55</sup> (*Poecile carolinensis*). Force est de constater que du point de vue de la taille et du plumage, elles sont tellement semblables qu'il est difficile de les distinguer. Pourtant, les territoires qu'elles occupent sont extrêmement différents : la mésange à tête noire réside dans la moitié nord des États-Unis et la moitié sud du Canada, tandis que la mésange de Caroline occupe une zone moins vaste dans le sud-est des États-Unis. Ce qui est surtout frappant, c'est que la frontière entre les deux territoires est parfaitement bien délimitée. Les aires de répartition de ces deux espèces ne se chevauchent que dans une zone hybride très étroite qui s'étend du New Jersey au Kansas et dont l'allure correspond globalement à des spécificités climatiques (Figure 7).

---

55. En anglais, respectivement nommées *black-capped* et *Carolina chickadee*.



**Figure 7** | Territoires occupés par la mésange à tête noire en violet (au nord) et par la mésange de Caroline en mauve (au sud) et la zone hybride très étroite en jaune (d'après Van Huynh et Rice, 2019).

Ces deux espèces de mésanges sont apparentées et une reproduction interspécifique est possible. Toutefois, l'observation du pourcentage d'œufs éclos dans ce cas est moindre que dans le cas d'une reproduction conspécifique et ce pourcentage décroît d'autant plus qu'augmente le niveau d'hybridation chez les mâles (Bronson *et al.*, 2005). En outre, les individus issus de l'hybridation montrent des déficits de mémoire spatiale (vitale pour ces oiseaux) et des difficultés à résoudre des problèmes nouveaux. Toutes ces données suggèrent clairement que l'hybridation entre ces deux espèces de mésanges représente un coût sélectif particulièrement désavantageux et pourrait expliquer en partie, la frontière relativement stricte entre leurs deux territoires.

Les signaux couramment impliqués dans l'isolement comportemental des oiseaux chanteurs sont le plumage et le chant. Si le plumage est identique, il est aussi connu de longue date que chacune des deux espèces de mésanges peut apprendre le chant de l'autre. Ainsi, ces indicateurs habituellement fiables de l'identité des espèces se trouvent mis à mal dans la zone d'hybridation. Deux chercheurs américains (Van Huynh et Rice, 2019) ont eu récemment l'idée de tester l'hypothèse

olfactive pour expliquer la frontière territoriale stricte entre les deux espèces et le faible pourcentage de reproduction interspécifique dans la zone hybride. Ils ont d'abord cherché à déterminer s'il existe une production de composés chimiques propres à chaque espèce de mésanges comme cela existe chez de nombreux oiseaux chanteurs (Soini *et al.*, 2013) et ont ensuite testé les préférences vis-à-vis des odeurs de mésanges de la même espèce ou de l'autre espèce.

Comme indiqué dans d'autres chapitres, la plupart des oiseaux possèdent une glande spécifique, nommée glande uropygienne (voir aussi « *Le nez du pétrel* »). Elle se situe au niveau du croupion et sert principalement à l'entretien du plumage et à son imperméabilisation. Elle produit des corps gras et des cires qui constituent la source principale de signaux olfactifs chez les oiseaux.

Van Huynh et Rice ont capturé un grand nombre de mésanges aux abords de la zone hybride. Dans un premier temps et à la suite de prélèvements sanguins, ils ont utilisé des marqueurs génétiques pour identifier les individus de souche pure (hybridation <10 %) au sein de chaque espèce, les autres oiseaux étant exclus de l'étude. Dans un second temps, ils ont analysé par chromatographie en phase gazeuse – spectrométrie de masse (GC-MS), les corps gras extraits des glandes uropygiennes de chaque oiseau. Les résultats révèlent la présence d'un grand nombre de composés. Les auteurs retiennent les quatre composés quantitativement les plus importants (et qui représentent à eux seuls 64 % de la totalité, respectivement : C 1 = 35 %, C 2 = 14 %, C 3 = 8 % et C 4 = 7 %). Pour les deux premiers, le taux est significativement plus élevé chez les mésanges à tête noire que chez les mésanges de Caroline. En revanche, les résultats ne montrent pas de différence en fonction du sexe au sein de chacune des espèces<sup>56</sup>.

Pour tester les préférences aux odeurs, les chercheurs utilisent le test de l'Y-maze aménagé avec des flux d'air entrants. Les préférences intra- et inter-spécifiques sont testées et dans le protocole, chacun

---

56. Il existe toutefois certaines différences en fonction de la période de l'année, notamment lors de la reproduction.

des oiseaux est confronté à l'odeur d'un individu du sexe opposé (de la même espèce ou de l'autre espèce). Dans le souci d'approcher au mieux la réalité écologique, le flux d'air charrie l'odeur corporelle complète d'un oiseau enfermé dans une cage (les modalités visuelles et auditives sont naturellement exclues). Il ne s'agit donc pas du cocktail odorant issu de la glande uropygienne (ou de l'un des composés) qui est testé, même si cette dernière reste la principale source olfactive chez les oiseaux chanteurs. Les résultats comportementaux montrent que les oiseaux préfèrent significativement les odeurs des congénères du sexe opposé de la même espèce, qu'il s'agisse des mâles vis-à-vis des femelles ou des femelles vis-à-vis des mâles. Les résultats montrent également que les oiseaux n'évitent pas l'odeur de l'individu hétérosppécifique du sexe opposé, les données chiffrées ne se distinguent pas du niveau de hasard.

Ainsi, le nez des mésanges leur permettrait surtout d'éviter l'hybridation grâce à une attraction olfactive spécifique à chaque espèce mais ne servirait pas *a priori*, à l'évitement et la délimitation du territoire entre la mésange à tête noire et la mésange de Caroline. Ces conclusions méritent toutefois d'être approfondies avec l'observation d'autres espèces de mésanges pour lesquelles on observe la même isolation territoriale lorsque les deux espèces sont capables d'hybridation (par exemple au Canada, la mésange à tête noire et la mésange de Gambel (*Poecile gambeli*), alors que lorsqu'elles ne s'hybrident pas – par exemple la mésange à tête noire et la mésange à tête brune (*Poecile hudsonica*) – elles occupent de vastes territoires communs.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Bronson CL, Grubb TC, Sattler GD, Braun MJ. (2005) Reproductive success across the black-capped chickadee and Carolina chickadee hybrid zone in Ohio. *The Auk*, 122, 759-772.
- Soini HA, Whittaker DJ, Wiesler D, Ketterson ED, Novotny MV. (2013) Chemosignaling diversity in songbirds : Chromatographic

profiling of preen oil volatiles in different species. *Journal of Chromatography A*, 1317, 186-192.

Van Huynh A, Rice AM. (2019) Conspecific olfactory preferences and interspecific divergence in odor cues in a chickadee hybrid zone. *Ecology and Evolution*, 9, 9671-9683.



# 4.

---

## Comportements sexuels et reproducteurs

Les comportements sexuels et reproducteurs chez les animaux sont fréquemment initiés par des molécules chimiques. Pour bon nombre d'entre elles, il s'agit de molécules spécifiques nommées *phéromones*, dont la première a été identifiée chez **le bombyx du mûrier** et la première chez les mammifères identifiée grâce à la réaction de **la truie** soumise à la salive du mâle. Parmi les découvertes originales en matière de comportements reproducteurs liés à l'olfaction, le rôle de l'environnement et de l'odeur de fruit chez **la mouche** est édifiant du point de vue adaptatif.

## LE NEZ DU BOMBYX DU MÛRIER UNE HISTOIRE DE PHÉROMONE

---

Adolf Butenandt (1903-1995) biochimiste allemand, est sans conteste l'un des plus grands savants du xx<sup>e</sup> siècle, même si son nom n'est pas forcément connu du grand public. Il a travaillé sur les hormones sexuelles et découvert successivement l'œstrone, l'androstérone, la progestérone et la testostérone. Il partage le prix Nobel de chimie en 1939 avec Lavoslav Ruzicka. Il laisse surtout son nom dans l'histoire scientifique pour avoir été le premier (Butenandt *et al.*, 1959) à identifier une molécule d'un nouveau genre, baptisée *bombykol* (en référence au papillon de nuit qui la sécrète, le bombyx du mûrier (*Bombyx mori*). Le bombykol est en effet la première molécule découverte, qui ouvre une nouvelle classe de substances biologiquement actives appelées phéromones (Karlson et Lüscher, 1959).

Le bombyx<sup>57</sup> du mûrier est célèbre depuis des millénaires grâce à sa chenille – le ver à soie – qui produit un fil de soie brute (plusieurs centaines de mètres) destiné à la fabrication de son cocon. La légende veut que plus de 2 500 ans avant JC, ce soit l'impératrice Leizu en

---

57. Bombyx est repris du latin qui signifie littéralement « ver à soie ». Il est intéressant de noter que de nombreux papillons de nuit s'appellent bombyx alors même qu'ils ne produisent absolument pas de soie.

Chine qui initie la sériciculture, c'est-à-dire l'élevage des vers à soie pour produire ce tissu noble. Elle dégustait tranquillement son thé sous un mûrier lorsqu'un cocon tomba dans sa tasse. En le récupérant, elle déroula un fil souple et résistant et eut l'idée (1) de le tisser (2) d'élever des vers à soie pour la production. Elle n'imaginait sans doute pas l'impact de sa découverte, le développement prodigieux de cette activité et les bouleversements géopolitiques initiés par l'ouverture des routes de la soie reliant la Chine à l'Occident (et passant notamment par la ville relais d'Antioche dans l'actuelle Turquie). Il faudra attendre 1884 et Hilaire de Chardonnet à Besançon pour que soit inventée la soie artificielle propre à concurrencer la soie naturelle venue d'Orient. Naturellement, un pays comme la France en était venu à produire lui-même sa soie et au meilleur de son activité – vers le milieu du XIX<sup>e</sup> siècle – elle produisait jusqu'à 26 000 tonnes de cocons par an. Le problème est qu'une maladie (la pébrine) viendra décimer les élevages et Louis Pasteur lui-même sera appelé à la rescousse. Après quatre années de travail acharné à étudier les bactéries, les virus et autres champignons susceptibles d'affecter le ver, il parviendra à sauver les magnaneries<sup>58</sup>, quelques années seulement avant la découverte d'Hilaire de Chardonnet.

Les feuilles de mûrier constituent le plat favori du ver à soie, et de surcroît ce sont elles qui donnent le fil de meilleure qualité. La chenille subit plusieurs mues avant de tisser son cocon où elle s'enferme pour se transformer en chrysalide. Le papillon est inconnu à l'état sauvage, il en existe une grande variété de races. Depuis quelques décennies, il fait partie des espèces qui ont subi les modifications génétiques les plus importantes en vue d'augmenter la qualité et la quantité de soie produite. La durée de vie du bombyx du mûrier est courte et du fait de certaines particularités anatomiques, il ne se nourrit pas (ni ne boit) à l'âge adulte. La reproduction constitue sa principale activité. La femelle – beaucoup plus grosse que le mâle – ne vole pas, c'est donc le mâle battant continuellement des ailes qui se déplace.

---

58. La magnanerie est l'endroit où l'on élève les vers à soie.

Il ne se dérange d'ailleurs pas pour rien car l'accouplement dure souvent plus de 24 heures avant qu'il ne rejoigne une autre prépondante. Quelques jours après la fécondation, la femelle pond plusieurs centaines d'œufs.

Comme elle ne peut se déplacer, la femelle émet donc la phéromone nommée bombykol, sécrétée par une glande abdominale et capable d'attirer les mâles à plusieurs kilomètres à la ronde. Naturellement, une femelle papillon de quelques grammes n'en sécrète que des quantités infinitésimales. Dans son travail exploratoire, Butenandt utilise près d'un demi-million de femelles pour obtenir *in fine* quelques milligrammes de bombykol pur ! Il procède par tâtonnement (plusieurs solvants testés) et il ne dispose pas des moyens sophistiqués actuels en matière de spectroscopie pour isoler cette fameuse phéromone. Ce qui surprend le plus, c'est que le bombykol est une phéromone représentée par une molécule unique (et non pas un cocktail de plusieurs molécules comme le supposait l'équipe de Butenandt). Une fois isolée, il faudra environ une année à cette équipe de chercheurs pour déterminer la formule chimique du bombykol ( $C_{16}H_{30}O$ ).

Outre la grosseur, il existe un dimorphisme sexuel marqué chez le bombyx du mûrier au niveau des antennes, beaucoup plus longues chez le mâle. La surface des antennes de ce dernier est recouverte d'environ 17 000 sensilles olfactives, chacune étant garnie de près de 3 000 pores. Il a été montré que la moitié des sensilles sont sensibles au bombykol, ce qui correspond à 25 millions de pores disponibles à la perception de cette molécule ! Lorsqu'une molécule de bombykol a pénétré l'un de ces pores, elle traverse une solution aqueuse (appelée lymphé sensillaire) et entre en relation avec une protéine spécifique de liaison aux phéromones (PBP pour *Protein Binding Pheromon*) qui permet le déclenchement du message nerveux. Les mécanismes en jeu sont particulièrement complexes et ont donné lieu à de nombreux travaux (à titre d'exemple : Sved *et al.*, 2010 ; Sakurai *et al.*, 2014). Ils ont permis de montrer que ce système est extrêmement sensible puisqu'une seule molécule de bombykol est capable de déclencher

une réponse nerveuse et quelques dizaines de molécules suffisent à entraîner le déplacement du mâle en direction de la femelle. D'un point de vue comportemental (Takasaki *et al.*, 2012), le mâle vole en zigzag contre le vent, utilisant une comparaison des données bilatérales obtenue par chacune des ailes et basée sur l'évaluation du gradient de concentration. Ce modèle est classiquement utilisé au niveau olfactif par de nombreuses espèces. Pour que ce système soit efficace, lorsque la molécule a activé les récepteurs, elle doit naturellement être rapidement dégradée par des enzymes spécifiques. Les récepteurs sont alors disponibles pour recevoir de nouvelles informations, ce qui est crucial dans le cas de la navigation par information olfactive telle que pratiquée par le bombyx du mûrier mâle.

À la suite de la découverte du bombykol par Butenandt, de très nombreuses phéromones seront isolées, d'abord chez d'autres insectes puis chez des centaines d'espèces, y compris les mammifères. Ainsi, dès 1960 une première phéromone émise par la reine des abeilles sera découverte et son fonctionnement (inhibition du développement ovarien chez les ouvrières et cohésion de la colonie) en partie démontré. Progressivement, les phéromones vont être classées en différentes catégories, principalement en fonction du type de comportement(s) qu'elles induisent. À titre d'exemples, les phéromones de pistes sont observées chez les fourmis qui suivent ainsi un chemin entre la colonie et une source de nourriture, les phéromones d'alarme qui signalent un danger aux congénères sont retrouvées aussi bien chez les insectes que chez les poissons et les mammifères, les phéromones grégaires qui participent à la formation et la cohésion des groupes, les phéromones territoriales qui permettent à un animal ou à un groupe de marquer leur espace de vie ou leur territoire de chasse. Dans ce vaste ensemble des phéromones, les phéromones sexuelles qui participent à l'attraction et à la reproduction (comme dans le cas du bombykol) s'avèrent particulièrement importantes dans la mesure où elles peuvent également induire d'autres comportements et influencer certains mécanismes physiologiques.

Dans l'espèce humaine, si le terme même de phéromone est toujours discuté, le fait que des messagers chimiques influencent les comportements d'autrui dans de très nombreux contextes est largement démontré (Brand, 2020).

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Brand G. (2019) *À la découverte des odeurs*. ISTE, London.
- Butenandt A., Beckmann R., Stamm D., Hecker E. über den Sexuallockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. Z. Naturforschg. 1959 ;14b :283–84.
- Karlson P., Lüscher M. Pheromones : A new term for a class of biologically active substances. Nature. 1959 ;183 :55-56.
- Sakurai T, Namiki S, Kanzaki R. (2014) Molecular and neural mechanisms of sex pheromone reception and processing in the silkworm *Bombyx mori*. *Frontiers in Physiology*, 31 : 125.
- Sved Z, Koop A, Kimbrell DA, Leal WS. (2010) Bombykol receptors in the silkworm moth and the fruit fly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 107 :9436-9439.
- Takasaki T, Namiki S, Kansaki R. (2012) Use of bilateral information to determine the walking direction during orientation to a pheromone source in the silkworm *Bombyx mori*. *Journal of Comparative Physiology A : Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 198 : 295-307.



## LE NEZ DE LA TRUIE *UNE HISTOIRE DE SALIVE*

---

Si la première phéromone a été découverte chez les insectes (voir aussi « *Le nez du Bombyx* »), chez les mammifères, c'est le porc qui a inauguré une longue liste de molécules susceptibles d'influencer les congénères sur le plan physiologique et/ou comportemental. Pas moins de neuf glandes participent à la production d'odeurs chez le porc et il est l'un des mammifères qui possède le plus large répertoire de récepteurs olfactifs (voir aussi « *Le nez de l'éléphant* ») avec 1 113 gènes fonctionnels et 118 pseudogènes olfactifs ; rien à envier donc aux rongeurs ou aux chiens ! (Brunjes *et al.*, 2016).

Patterson (1968a, 1968b) identifie deux molécules de la classe des 16-androstènes, l'androsténol (3 $\alpha$ -hydroxy-5 $\alpha$ -androst-16-ene) et l'androsténone (5 $\alpha$ -andro-16-ene-3-one) dans la salive de porc. Elles sont les premières à être considérées comme des phéromones sexuelles chez les mammifères. Ce sont des stéroïdes produits au niveau des testicules qui se retrouvent en grande quantité dans la salive des mâles. Lorsqu'une truie est en chaleur, la présence rapprochée d'un mâle (qui salive abondamment) induit un comportement caractéristique de lordose, c'est-à-dire une immobilité en position d'accouplement, cambrée vers le haut, les pattes écartées. Chez les

mammifères, les phéromones sont généralement associées à l'organe voméronasal (OVN) et au système olfactif accessoire (voir aussi « *Le nez du cheval* »). En ce qui concerne le porc en particulier, l'OVN est fonctionnel avec des stimuli pouvant l'atteindre à la fois par les cavités orales et nasales. De façon surprenante, une dizaine d'années après la découverte de Patterson, une équipe de chercheurs (Dorries *et al.*, 1997) révèle que l'androsténone n'active pas l'OVN, mais le système olfactif principal. Les chercheurs bloquent chirurgicalement l'entrée de l'OVN, mesurent les seuils de détection à l'androsténone et quantifient les comportements sexuels de la truie en chaleur. Les résultats montrent clairement qu'il n'existe aucune différence entre les animaux dont l'OVN a été obturé et les animaux témoins sains. Ainsi, ils démontrent que l'effet phéromonal peut dériver de l'un ou l'autre des deux systèmes olfactifs ou des deux systèmes conjointement<sup>59</sup>. La complexité des mécanismes dans la relation induite molécule – comportement, est d'ailleurs au cœur d'après débats scientifiques (Doty, 2010). En effet, il est connu que près de 60 % des truies en chaleur expriment les comportements caractéristiques liés à l'œstrus en absence totale de mâle. En outre, ces comportements sont exprimés dans 78 % des cas chez des femelles stimulées par spray à l'androsténone alors qu'en présence effective d'un mâle adulte la probabilité est de 97 %. Comme suggéré par Doty, l'hypothèse de l'action d'une seule molécule est peu probable ici, et contrairement aux insectes, les phéromones chez les mammifères correspondraient plutôt à un cocktail de molécules. D'ailleurs chez le porc, outre l'androsténone et l'androsténol, une autre molécule a été récemment découverte dans la salive, la quinoléine.

Pour tester le rôle respectif de chaque molécule et l'effet en combinaison, une équipe américaine (McGlone *et al.*, 2019) a travaillé avec près d'un millier de truies (947 exactement) dont les comportements sexuels sont évalués à la suite de l'exposition (délivrée en spray) de chacune des trois molécules isolément ou ensemble par paires et en

---

59. Voire d'autres systèmes chimiosensibles.

trio. L'alcool isopropylique est utilisé comme substance témoin. Les chercheurs utilisent un score comportemental incluant les principaux signaux caractéristiques de la truie en œstrus. Il apparaît que ce score augmente de 64 % avec le trio de molécules par rapport à la stimulation témoin. En revanche, avec l'androsténol seule, l'augmentation n'est que de 5,5 % (augmentation non significative), avec l'androsténone seule elle est de 13,5 % et avec la quinoléine seule, l'augmentation est de 52,8 %. Il en résulte que pris isolément, la quinoléine semble être le composé le plus important et que l'association des trois molécules soit la plus efficace<sup>60</sup>. Ce cocktail nommé « Analogue de Salive de Verrat » (BSA pour *Boar Saliva Analog* en anglais) est un outil commercialisé d'aide à la détection des chaleurs des truies dans les élevages puisqu'il induit le comportement caractéristique de lordose.

Le nez de la truie est aussi connu dans un autre domaine, celui de la chasse à la truffe. Depuis très longtemps, les truies sont utilisées dans la recherche de ce champignon réputé pour ces qualités aromatiques. Elles en sont tellement friandes qu'il faut généralement les museler pour qu'elles ne les dévorent pas ! Il est fréquent de lire que cette attraction serait due à l'androsténone dégagée par la truffe (notamment la truffe noire du Périgord). Cette assertion est fautive à double titre puisque la publication initiale (Claus *et al.*, 1981) concernait l'androsténol (et non l'androsténone) et qu'il a été ensuite démontré (Talou *et al.*, 1990) que les truies (c'est aussi le cas des chiens) étaient attirées par une autre molécule (évoquée par ailleurs dans cet ouvrage) qui n'est en rien une phéromone, le sulfure de diméthyle (voir aussi « *Le nez du pétrel* »). D'ailleurs, une étude récente (Feng *et al.*, 2019) qui répertorie l'ensemble des molécules volatiles exhalées par les truffes ne décèle ni la présence d'androsténone ni la présence d'androsténol, mais confirme parmi de très nombreuses autres molécules, la présence significative de sulfure de diméthyle.

---

60. Les données chiffrées entre l'étude de Dorries *et al.* (1997) et celle de McGlone *et al.* (2019) ne sont pas comparables dans la mesure où les critères comportementaux utilisés ne sont pas identiques.

Chez l'homme, l'androsténone est une hormone sexuelle que l'on retrouve dans l'urine et dans la sueur. Elle présente une odeur musquée perçue généralement comme désagréable. Il y a quelques décennies, plusieurs chercheurs ont postulé qu'il pouvait s'agir d'une phéromone humaine, mais dans notre espèce, l'existence même des phéromones n'est pas réellement démontrée. En revanche, le gène responsable de la détection spécifique de l'androsténone a été découvert. Ce gène (OR7D4) selon la façon dont il est exprimé, induit des perceptions différentes et c'est avec l'androsténone (Wysocki *et al.*, 1981) qu'il a été montré pour la première fois qu'un entraînement répété chez des personnes anosmiques à cette molécule pouvait permettre de finalement la percevoir... Un mécanisme toujours d'actualité quatre décennies plus tard avec les troubles de l'odorat liés à la COVID 19.

## BIBLIOGRAPHIE

- Brunjes PC, Feldman S, Osterberg SK. (2016) The pig olfactory brain : A primer. *Chemical Senses*, 41, 415-425.
- Claus R, Hoppen H, Karg H. (1981) The secret of truffles : A steroidal pheromone ? *Experientia*, 37, 1178-1179.
- Dorries KM, Adkins-Regan E, Halpern BP. (1997) Sensitivity and behavioral responses to the pheromone androstenone are not mediated by the vomeronasal organ in domestic pigs. *Brain Behavior and Evolution*, 49, 53-62.
- Doty RL. (2010) *The great pheromone myth*. Johns Hopkins University Press. Baltimore MD.
- Feng T, Shui M, Song S, Zhuang H, Sun M, Yao L. (2019) Characterization of the key aroma compounds in three truffle varieties from China by flavoric approach. *Molecules*, 24, 3305.
- McGlone JJ, Devaraj S, Garcia A. (2019) A novel boar pheromone mixture induces sow estrus behaviors and reproductive success. *Applied Animal Behaviour Science*, 219, 104832.
- Patterson RLS. (1968a) Identification of 3 $\alpha$ -hydroxy-5 $\alpha$ -androst-16-ene as the musk odor component of boar submaxillary gland and

- its relationship to the sex odor taint in pork meat. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 19, 434-438.
- Patterson RLS. (1968b) 5 $\alpha$ -andro-16-ene-3-one compound responsible for boar taint in boar fat. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 19, 31-38.
- Talou T, Gaset A, Delmas M, Kulifaj M, Montant C. (1990) Dimethyl sulphide : The secret for black truffle hunting by animals ? *Mycological Research*, 94, 277-278.
- Wysocki CJ, Dorries KM, Beauchamp GK. (1989) Ability to perceived androstenone can be acquired by ostensibly anosmic people. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86, 7976-7978.



## LE NEZ DE LA MOUCHE *UNE HISTOIRE DE SEXE*

---

La petite mouche *Drosophila melanogaster* est une compagne de choix des biologistes, en particulier en génétique et en neurosciences. Elle est très facile à élever en laboratoire, son cycle générationnel est relativement court et elle se reproduit en grand nombre. En génétique, elle *a obtenu* plusieurs prix Nobel de physiologie médecine, notamment en 1933 (avec le concours de l'américain TH. Morgan) pour sa contribution à l'étude du rôle joué par les chromosomes<sup>61</sup> dans l'hérédité, en 2011 (avec le concours de l'Américain B. Beutler et du Français J. Hoffmann) pour la découverte des gènes liés au système immunitaire et en 2017 (avec le concours des Américains JC. Hall, M. Rosbach et MW. Young) pour la découverte du rôle des gènes impliqués dans les mécanismes de son horloge biologique. Son génome a été entièrement séquencé à la fin du xx<sup>e</sup> siècle. En neurosciences, elle est aussi une espèce modèle. Malgré la petite taille de son système nerveux et un faible nombre de neurones (100 000 environ), il est possible de travailler sur le fonctionnement moteur et sensoriel, sur des fonctions complexes telles que la mémoire et l'apprentissage

---

61. *Drosophila melanogaster* possède des chromosomes géants, donc plus faciles à étudier avec les outils disponibles en cette première moitié du xx<sup>e</sup> siècle.

ou encore d'étudier les mécanismes liés au vieillissement et à certaines maladies neurodégénératives.

Dans ce contexte, le système olfactif de *Drosophila melanogaster* est particulièrement intéressant, tant du point de vue adaptatif et comportemental que du point de vue moléculaire et des réponses neuronales. Elle est communément appelée *mouche du vinaigre* en raison de son attirance pour ce liquide et pour les matières volatiles issues de la fermentation, en particulier des fruits trop mûrs. Elle vient en effet se nourrir des levures qui se développent sur les fruits en cours de décomposition. Le plus étonnant est qu'il existe un lien étroit entre la perception de ces odeurs et le déclenchement de la parade nuptiale. Une équipe de chercheurs européens dirigée par Richard Benton a publié dans la revue *Nature* (Grosjean *et al.*, 2011), des résultats qui montrent que les mâles présentent des comportements typiques de reproduction vis-à-vis des femelles par le mécanisme suivant : les molécules odorantes issues de l'acide phénylacétique (que l'on retrouve au niveau des fruits mais également de nombreuses fleurs ou du miel) se fixent sur un récepteur olfactif spécifique (IR84 a) situé sur les antennes des mouches mâles. La stimulation initiale de ce récepteur spécifique entraîne en cascade la stimulation de nombreux autres neurones (constituant un circuit neuronal complexe) aboutissant à l'activation d'un facteur de transcription appelé Fruitless (FRU<sup>M</sup>) responsable du comportement de parade. Ainsi, un mécanisme de perception olfactive conduit à la stimulation sexuelle chez cette espèce, l'odeur issue du fruit agissant en quelque sorte comme une substance aphrodisiaque. Ce mécanisme qui associe source alimentaire et sélection du site d'oviposition se révèle particulièrement pertinent du point évolutif, et ce mécanisme est initié par la seule voie sensorielle qu'est l'olfaction et – *a priori* – par le truchement d'un seul récepteur. Les autres odeurs de fruits dont les molécules ne se fixent pas au récepteur IR84 a, ne déclenchent pas le comportement spécifique de parade et, en supprimant l'expression du récepteur IR84 a, l'activité sexuelle des mouches mâles se trouve très fortement diminuée.

Évidemment, l'acide phénylacétique n'est pas seul responsable de l'excitation sexuelle de *Drosophila melanogaster*. Si elle ne possède pas de nez localisé, elle possède de nombreux récepteurs chimiosensibles répartis aussi bien sur la surface du corps que sur les pattes ou les antennes, dont certains sont dédiés aux phéromones. Des chercheurs canadiens (Billeter *et al.*, 2009) ont modifié génétiquement des mouches de sorte qu'elles ne produisent plus un type de phéromones au niveau cuticulaire. Étant donné le rôle connu des phéromones dans l'attractivité des partenaires sexuels, les chercheurs pensaient que les mouches ainsi dépourvues de cet attrait allaient être délaissées. À leur grande surprise, les femelles sans phéromones devenaient totalement irrésistibles, y compris pour des mâles d'autres espèces. De leur côté, les mâles dépourvus de phéromones se sont vus courtisés et les chercheurs ont même observé des tentatives d'accouplement entre mâles. Ainsi, plutôt que de jouer un rôle attractif, certaines phéromones jouent en fait un rôle de garde-fou dans les comportements sexuels et le nez de *Drosophila melanogaster* lui permet donc également d'identifier le sexe du partenaire potentiel et de reconnaître s'il appartient ou non à la même espèce que la sienne. Poursuivant leurs investigations, les chercheurs ont identifié une molécule (7,11-HD) qui, ajoutée aux femelles dépourvues de phéromones, suffit à elle seule à rétablir la barrière entre espèces et à réduire la frénésie des mâles à leur égard<sup>62</sup>.

Le nez de *Drosophila melanogaster* est donc crucial – et à de nombreux points de vue – au niveau sexuel, mais il ne garantit pas la satisfaction du désir. Une équipe israélienne (Shohat-Ophir *et al.*, 2012) s'est focalisée sur l'accomplissement de la chose, sur les implications liées à la frustration et les mécanismes neuronaux sous-jacents. Dans une première expérience, les chercheurs ont placé des drosophiles mâles dans une enceinte en compagnie de femelles vierges prêtes à copuler.

62. Les histoires de sexe chez *Drosophila melanogaster* ne se limitent d'ailleurs pas à son nez. Il est observé depuis longtemps que l'agressivité des femelles augmente notablement après l'accouplement. Il a été démontré récemment que ce comportement est dû à la délivrance du sperme et à une protéine associée au fluide séminale (Bath *et al.*, 2017 ; Chapman et Wolfner, 2017).

Dans une seconde enceinte, ils ont confiné d'autres mâles avec des femelles qui s'étaient déjà accouplées et qui de ce fait, rejetaient leurs avances. Après le confinement, tous les mâles ont été placés dans des enceintes contenant deux pailles : l'une avec de la nourriture liquide normale et l'autre contenant 15 % d'alcool. Les mâles sexuellement satisfaits ont principalement consommé de la nourriture normale, alors que les mâles frustrés ont consommé de grandes quantités de nourriture alcoolisée. Parallèlement, les chercheurs ont mesuré la concentration d'un neuropeptide cérébral (nommé neuropeptide F, impliqué dans les mécanismes de récompense) dans le cerveau des drosophiles et ils ont constaté qu'il augmente chez les mâles satisfaits et diminue chez les mâles frustrés. Ils font l'hypothèse que la consommation accrue d'alcool chez les mâles frustrés agirait comme récompense alternative<sup>63</sup>.

Il existe au niveau de l'abdomen de la drosophile des neurones Crz qui expriment le neuropeptide corazonine et déclenchent la libération de sperme et de liquide séminal. Shohat-Ophir et son équipe (Zer-Krispil *et al.*, 2018) ont modifié génétiquement des mâles chez lesquels la lumière rouge vient activer les neurones Crz. Ils ont ainsi pu démontrer que l'éjaculation produit une réponse immédiate et intrinsèquement gratifiante pour la mouche mâle. En outre, après quelques jours d'activation répétée des neurones Crz, le niveau de neuropeptide F dans le cerveau est notoirement augmenté. Enfin, les chercheurs ont eu l'idée d'associer la lumière rouge avec une odeur particulière et lors des tests de rappels, les souris conditionnées montrent une préférence significative pour l'odeur associée à l'activation des neurones Crz et donc à l'éjaculation. Ainsi le nez de *Drosophila melanogaster* rappelle que les circuits cérébraux de récompense sont particulièrement impliqués dans la séquence sexuelle et que l'accouplement abouti en est l'un des moteurs.

---

63. Sachant que le neuropeptide F est un homologue du neuropeptide Y présent chez l'homme, les travaux chez la drosophile ouvrent la voie à des hypothèses concernant les traitements contre la dépendance à l'alcool et d'autres drogues.

**BIBLIOGRAPHIE**

- Bath E, Bowden S, Peters C, Reddy A, Tobias JA, Easton-Calabria E, Seddon N, Goodwin SF, Wigby S. (2017) Sperm and sex peptide stimulate aggression in female *Drosophila*. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 0154, doi : 10.1038/s41559-017-0154
- Billeter JC, Atallah J, Krupp JJ, Millar JG, Levine JD. (2009) Specialized cells tag sexual and species identity in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 461, 987-991.
- Chapman T, Wolfner MF. (2017) Make love, then war. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 174, doi : 10.1038/s41559-017-0174
- Grosjean Y, Rytz R, Farine JP, Abuin L, Cortot J, Jefferis GS, Benton R. (2011) An olfactory receptor for food-derived odours promotes male courtship in *Drosophila*. *Nature*, 478, 236-240.
- Shohat-Ophir G, Kaun KR, Azanchi R, Mohammed H, Heberlein U. (2012) Sexual experience affects ethanol intake in *Drosophila* through neuropeptide F. *Science*, 335, 1351-1355.
- Zer-Krispil S, Zak H, Shao L, Ben-Shaan S, Tordjman L, Bentzur A, Shmueli A, Shohat-Ophir G. (2018) Ejaculation induced by the activation of Crz neurons is rewarding to *Drosophila* males. *Current Biology*, 28, 1445-1452.



# 5.

---

## Comportements d'évitement du danger

L'olfaction permet aux animaux de détecter des substances leur indiquant la présence d'un danger et ainsi d'adopter des comportements d'évitement appropriés. Ainsi, **le colibri** repère à l'odeur la présence potentielle de fourmis dont les piqûres sont particulièrement douloureuses et l'odorat **du mandrill** lui permet l'évitement parasitaire vis-à-vis des congénères infestés. Dans le cadre de la menace créée par les parasites, **la mésange bleue** utilise l'odeur de plantes aromatiques dans le nid pour améliorer les chances de survie de sa couvée. **L'aplysie** secrète une substance particulière qui constitue un leurre pour les prédateurs et lui permet de s'enfuir. Toutefois, cette fonction de protection vis-à-vis des dangers peut parfois être empêchée ou atténuée comme dans le cas de **la mangouste**, alors plus vulnérable aux prédateurs.

## LE NEZ DU COLIBRI

### UNE HISTOIRE D'ACIDE FORMIQUE

Colibri est un nom vernaculaire ambigu car il concerne en réalité plusieurs taxons différents et l'on recense un très grand nombre d'espèces qui renvoient à ce terme. Parmi ces espèces, on trouve le plus petit de tous les oiseaux, le colibri d'Elena (*Mellisuga helenae*) qui pèse seulement 1,8 g pour une longueur de 5,5 cm (bec compris). Le colibri est aussi connu sous le nom d'oiseau-mouche car hormis sa taille, il est réputé pour ses mouvements d'ailes très rapides (jusqu'à 200 battements par seconde) et sa vitesse de déplacement. Des études menées en soufflerie ont montré qu'il se déplace en moyenne à plus de 50 km/h et peut atteindre des pointes de vitesse à près de 100 km/h. En outre, s'il bat des ailes de haut en bas comme les autres oiseaux volatiles, il est le seul capable de faire l'inverse (de bas en haut) et donc de reculer. Il est également remarquable par la taille de son cerveau qui représente 4,2 % de son poids total, soit le ratio le plus important de toutes les espèces d'oiseaux (le ratio est de 2 % seulement dans l'espèce humaine). Le colibri doit compenser ses grandes dépenses énergétiques par une quantité de nourriture importante, constituée en majeure partie par le nectar de fleurs, ce qui peut le conduire à en visiter jusqu'à un millier par jour. Pour maximiser cette

activité (*foraging* en anglais), l'oiseau est contraint de faire sans cesse des choix sur les fleurs à explorer. Ces prises de décision reposent sur une mémoire exceptionnelle qui lui permet de reconnaître un nombre incommensurable de fleurs ainsi que leurs emplacements (il est d'ailleurs pourvu d'un système visuel tétrachromatique<sup>64</sup> extrêmement performant). Des études ont en outre démontré que le colibri disposait d'une mémoire épisodique<sup>65</sup> (Marshall *et al.*, 2013) lui permettant de se souvenir du temps écoulé depuis la dernière visite dans une fleur donnée, de laisser suffisamment de temps pour qu'elle soit à nouveau remplie de nectar et donc finalement de ne pas perdre son temps !

Les colibris utilisent principalement des repères visuels pour localiser les fleurs mais les ornithologues savent peu de choses sur le rôle que joue l'olfaction dans la recherche de nectar. Des observations naturalistes ont depuis longtemps révélé que les colibris évitaient les fleurs occupées par certains types d'insectes, notamment les fourmis. Partant de ce constat, des chercheurs américains (Kim *et al.*, 2021) ont étudié les réponses comportementales de colibris sauvages et de colibris élevés en captivité en réponse à des signaux olfactifs relatifs à des visiteurs floraux de l'ordre des hyménoptères, incluant les fourmis des bois indigènes (*Formica francoeuri*), les fourmis d'Argentine (*Linepithema humile*) et les abeilles européennes (*Apis mellifera*). Ils ont observé les comportements exploratoires d'un peu plus d'une centaine de colibris de différentes espèces – colibris à gorge noire (*Archilochus alexandri*), colibris de Costa (*Calypte costae*), colibris d'Anna (*Calypte anna*) et colibris d'Allen (*Selasphorus sasin sasin*) – à la fois dans la nature et en volières. Les oiseaux avaient le choix entre deux mangeoires strictement identiques du point de vue visuel, l'une contenant uniquement de l'eau sucrée, l'autre contenant de l'eau

---

64. La vision tétrachromatique repose sur l'existence de quatre types de cônes présents au niveau de la rétine. La vision chez l'homme est trichromatique.

65. Les scientifiques ont longtemps pensé que ce type de mémoire était spécifique à l'espèce humaine.

sucrée à laquelle un élément supplémentaire avait été ajouté, leurre olfactif de la présence ou du passage d'un insecte. Il s'agissait soit d'hydrocarbures cuticulaires [CHCs] déposés par les abeilles lors du butinage, soit d'acide formique [CH<sub>2</sub>O<sub>2</sub>], un composé de défense produit par les fourmis des bois, soit d'une phéromone d'agrégation [(Z)-9-hexadecenal], produite par les fourmis d'Argentine.

Les résultats démontrent clairement que les colibris utilisent leur nez pour prendre des décisions de recherche de nourriture, lorsque celle-ci est présentée conjointement à des signaux chimiques issus d'insectes indépendamment des conditions environnementales, c'est-à-dire en terrain naturel ou en volière et quelle que soit l'espèce de colibris. Tous les oiseaux en effet, qu'ils soient sauvages ou captifs, ont évité de se nourrir sur les mangeoires contenant des composés chimiques issus de *Formica francoeuri* et des phéromones d'agrégation de *Linepithema humile*, mais n'ont montré aucune réponse particulière aux hydrocarbures cuticulaires des abeilles. Pour confirmer que les colibris réagissaient effectivement aux odeurs présentées en fonction de leurs caractéristiques et ne les évitaient pas du fait d'un biais de nouveauté, un certain nombre de colibris sauvages ont été testés de la même manière avec du butanoate d'éthyle<sup>66</sup> [C<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>2</sub>], sans effets sur l'exploration.

Spécifiquement, l'acide formique est bien connu pour sa dangerosité tant chez les oiseaux que chez les mammifères. Sur la peau à découvert des pattes de l'oiseau, l'acide formique se révèle assez douloureux. S'agissant d'un composé extrêmement volatil, il s'avère également douloureux au niveau des yeux.

Ainsi, le nez du colibri intervient dans les relations trophiques en lui permettant littéralement de repérer le danger et d'utiliser son odorat dans ses prises de décision, lors de la recherche de nourriture. Cette découverte est édifiante dans la mesure où les oiseaux ont longtemps

66. Le butanoate d'éthyle (odeur fruitée, proche de l'ananas) est un additif alimentaire fréquemment utilisé pour tester l'apprentissage olfactif et la discrimination chez de nombreux animaux, y compris les colibris.

été considérés comme des animaux microsmatiques<sup>67</sup>, *a fortiori* un oiseau tel que le colibri dont les bulbes olfactifs ne dépassent pas quelques centaines de microns (Ioalé et Papi, 1989). Le nez du colibri témoigne surtout de la complexité des relations interspécifiques au sein d'un écosystème particulier et invite à la prudence vis-à-vis de certains aphorismes du type : les fleurs pollinisées par les oiseaux ne dégagent pas d'odeurs prégnantes contrairement aux fleurs pollinisées par les insectes.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Ioalé P, Papi F. (1989) Olfactory bulb size, odor discrimination and magnetic insensitivity in hummingbirds. *Physiology & Behavior*, 45, 995-999.
- Kim AY, Rankin DT, Rankin EW. (2021) What is that smell ? Hummingbirds avoid foraging on resources with defensive insect compounds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75, 132.
- Marshall RES, Hurly TA, Sturgeon J, Shuker DM, Healy SD. (2013) What, where and when : deconstructing memory. *Proceedings of the Royal Society B*, 280, 20132194.

---

67. Dont la fonction olfactive est peu (ou pas) développée.

## LE NEZ DU MANDRILL *UNE HISTOIRE DE PARASITES*

---

Les scientifiques ont longtemps négligé l'odorat chez les primates (Heymann, 2006) au détriment de la vision et de l'audition. Ces dernières années toutefois, les études au niveau physiologique, comportemental, anatomique et génétique ont proliféré. Bien qu'il existe des disparités importantes en fonction des espèces, ces études ont permis de montrer l'importance de l'olfaction chez les primates – en particulier chez les mandrills (Vaglio *et al.*, 2016) – qu'il s'agisse des comportements sociaux, de la recherche de nourriture ou encore de l'évitement parasitaire vis-à-vis des congénères.

Les parasites – comme les prédateurs – constituent une pression sélective ubiquiste jouant un rôle considérable dans les processus adaptatifs des organismes vivants au cours du temps. Dans le règne animal (Rivas *et al.*, 2014), les mécanismes adaptatifs mis en place au cours de l'évolution par les différentes espèces pour prévenir et se protéger des contaminations par les agents pathogènes et les parasites sont regroupés sous l'acronyme anglais ART (pour *Avoidance, Resistance, Tolerance*). L'évitement renvoie principalement à un ensemble de processus comportementaux, la résistance au fonctionnement du système immunitaire lorsque l'infection a eu lieu

et la tolérance aux réponses physiologiques de l'organisme pour s'adapter à la présence de l'agent pathogène. Parmi ces trois processus, l'évitement est naturellement crucial. Il a été mis en évidence chez des espèces aussi différentes que les fourmis, les langoustes des Caraïbes, les souris ou les mandrills (Romano *et al.*, 2020). Si l'évitement peut être réalisé grâce à la prise d'information de modalités sensorielles telles que la vision ou la sensibilité tactile, il est fréquemment consécutif à la prise d'informations olfactives. Il s'agit d'abord d'identifier et reconnaître les substrats (urines, fèces, sang, sperme...) susceptibles d'indiquer la présence d'agents pathogènes et de parasites dans la mesure où nombre d'entre eux se transmettent à partir de relations de proximité et de contacts. Chez les mandrills comme chez de nombreux autres singes, les contacts sociaux sont extrêmement fréquents, notamment lors des interactions de toilettage et donc propices à la transmission des agents pathogènes et parasitaires.

Une équipe de chercheurs (Poirotte *et al.*, 2017) a ainsi mis en évidence que les mandrills évitent les contacts avec leurs congénères infectés par des amibes gastro-intestinales pour se soustraire à la contamination et que cet évitement est possible grâce à la prise d'informations olfactives. Comme chez d'autres primates, les comportements de toilettage et d'épouillage permettent d'éliminer une partie des ectoparasites tout en jouant un rôle de cohésion sociale, notamment en apaisant les tensions après un conflit et en structurant la hiérarchie au sein du groupe.

Ils ont observé des mandrills sauvages en grand nombre dans la forêt équatoriale du Gabon sur plusieurs années et constaté que les animaux infectés étaient significativement moins toilettés que leurs congénères sains. Des captures d'animaux réalisées par anesthésie à distance ont permis de prélever des mandrills infectés, de les traiter puis de les relâcher dans la nature au sein de leur groupe d'appartenance. Les animaux ainsi déparasités ont vu leur fréquence de toilettage retrouver le même niveau que celui des animaux sains.

Pour vérifier l'hypothèse du rôle de l'odorat dans le comportement d'évitement, ils ont d'abord réalisé des analyses chimiques des matières fécales de mandrills infectés et de mandrills sains. Les résultats révèlent des compositions et des odeurs différentes. Les chercheurs ont ensuite procédé à des tests comportementaux sur des animaux captifs. Dans le protocole, il s'agit de déposer dans les enclos des bambous souillés de matière fécale récoltée chez des mandrills infectés (et dont les parasites se transmettent par voie oro-fécale) et lors de période où ils ne l'étaient pas. Les observations font clairement apparaître que les mandrills reniflent les bambous présentés en évitant soigneusement les bambous recouverts de matière fécale provenant d'animaux infectés. Cela démontre sans équivoque le rôle de l'information olfactive dans l'évitement parasitaire des congénères. Naturellement, les signaux olfactifs présents au niveau des fèces se retrouvent également au niveau de la zone ano-génitale des animaux infectés qui sont identifiés comme tels et donc moins ou pas toilettés.

De façon intéressante, les résultats soulèvent la question des disparités en fonction du type de parasite. Dans l'étude citée, *Balantidium coli* entraîne plus d'évitement que *Entamoeba coli* et *Entamoeba histolytica/dispar*. L'hypothèse d'un évitement proportionnel à la virulence du parasite (*B. coli* peut causer des crises aiguës de dysenterie qui se révèlent parfois mortelles chez les primates) mérite d'être posée. En effet, sachant que chez une espèce comme le mandrill, le toilettage (et plus largement, les comportements sociaux) s'avère très important, il est raisonnable de postuler qu'une adaptation coût/bénéfice de l'évitement ait pu se mettre en place au cours de l'évolution en fonction du type de parasite, et que le nez du mandrill en soit un élément constitutif indispensable. D'ailleurs, l'étude du rôle de l'olfaction dans les comportements d'évitement des congénères infectés pourrait être étendue à d'autres agents pathogènes, avec d'autres modes de transmission ainsi qu'à la possibilité d'un repérage interspécifique pour les espèces qui cohabitent étroitement.

Ainsi, les processus constants de coévolution entre les parasites et leurs hôtes ont non seulement entraîné l'évolution des mécanismes de défense, mais ont également profondément façonné l'évolution des systèmes sociaux. Dans l'espèce humaine, la question des relations entre « le système immunitaire comportemental », les comportements sociaux en général et la santé est ancienne<sup>68</sup>, mais elle semble se poser avec une acuité croissante chez l'homme moderne (Schaller *et al.*, 2015).

## BIBLIOGRAPHIE

- Heymann EW. (2006) The neglected sense – olfaction in primate behavior, ecology, and evolution. *American Journal of Primatology*. 68 : 519–524.
- Poirotte C, Massol F, Herbert A, Willaume E, Bomo PM, Kappeler PM, Charpentier MJE. (2017) Mandrills use olfaction to socially avoid parasitized conspecifics. *Sciences Advances*.3, 4. doi :10.1126/sciadv.1601721.
- Rivas FV, Chervonsky AV, Medzhitov R. (2014) ART and immunology. *Trends in Immunology*. 35, 451. doi :10.1016/j.it.2014.09.002.
- Romano V, MacIntosh AJ, Sueur C. (2020) Stemming the flow : Information, infection and social evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. 35, 849-853.
- Schaller M, Murray DR, Bangerter A. (2015) Implications of the behavioural immune system for social behaviour and human health in the modern world. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 370, 1669. doi :10.1098/rstb.2014.0105.
- Vaglio S, Minicozzi P, Romoli R, Boscaro F, Pieraccini G, Moneti G, Moggi-Cecchi J. (2016). Sternal gland scent-marking signals sex, age, rank and group identity in captive mandrills. *Chemical Senses*. 41, 177-186.

---

68. *It is certain that either wise bearing or ignorant carriage is caught, as men take diseases, one of another : therefore, let men take heed of their company* (Shakespeare, *Henry IV*, part 2, 1600).

## LE NEZ DE LA MÉSANGE BLEUE *UNE HISTOIRE DE PLANTES AROMATIQUES*

---

Les mésanges sont plus connues pour leur chant (elles zinzinent, zinzibulent ou titinent, c'est selon) ou pour leur capacité à nettoyer le jardin des insectes nuisibles que pour leur odorat. Pourtant, plusieurs observations naturalistes révèlent des spécificités liées à la perception et à la sélection des odeurs chez ces oiseaux qui en font de véritables experts en fragrances. Peu farouches de nature, il est aisé de les approcher et d'utiliser le nid pour réaliser des manipulations expérimentales. Et à cet égard, les biologistes du comportement ne manquent pas de ressources, comme en témoignent de nombreuses publications, issues notamment du Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive de Montpellier.

Les chercheurs de cette équipe observent de longue date les mésanges bleues (*Cyanistes caeruleus*) en Corse, près de Calvi. Comportement connu également chez d'autres passereaux tels que les étourneaux<sup>69</sup>, les mésanges bleues incorporent des fragments frais de plusieurs espèces de plantes aromatiques dans le nid dès la fin de sa construction, quelques jours avant le début de la ponte des œufs, et

---

69. Les passereaux ne sont pas les seuls oiseaux à parfumer leur nid, ce comportement est par exemple observé chez plusieurs espèces d'aigles.

poursuivent ainsi tous les jours jusqu'à l'envol des jeunes ; une recette de *pot-pourri* qui recèle bien des secrets (Lambrechts et Dos Santos, 2000). Le fait de parfumer le nid répond à un certain nombre de facteurs que l'équipe de Montpellier a découvert (Petit *et al.*, 2002).

Dans un premier temps et une fois les œufs éclos, les chercheurs ont prélevé l'ensemble des plantes aromatiques dans la moitié des nichoirs utilisés pour leur étude. Les mères de ces nichoirs sont alors immédiatement parties en collecter de nouvelles. Dans l'autre moitié des nichoirs, des plantes aromatiques ont été enfouies dans de petits sacs ouverts, et cachés sous les nids. Dans ce cas, les mésanges se sont contentées d'apporter des herbes fraîches correspondant à celles cachées qui étaient trop sèches pour exhaler leur odeur. Ces observations confirment que les mésanges perçoivent les odeurs, qu'elles les discriminent puisqu'elles choisissent les plantes dont le parfum les intéresse et enfin qu'elles savent évaluer la concentration de telle ou telle odeur, puisqu'elles remplacent une plante donnée dès qu'elle n'exhale plus suffisamment. L'analyse des émissions de substances volatiles sur des fragments frais a d'ailleurs montré que ces émissions diminuent rapidement, devenant nulles en 24 heures pour la plupart, ce qui explique le renouvellement quasi quotidien de ces fragments.

Dans un second temps, les chercheurs ont identifié les plantes déposées dans le nid et se sont rendu compte que sur une variété estimée d'environ 200 espèces végétales présentes dans l'environnement des mésanges, elles n'en sélectionnaient qu'une dizaine. Cette sélection ne correspond pas au niveau d'abondance puisque certaines espèces rares font partie du cocktail tandis que d'autres très abondantes en sont absentes. Il s'agit en fait de plantes généralement riches en composés phénoliques (camphre, eucalyptol...) ou en terpènes comme l'achillée de Ligurie, la lavande papillon, l'immortelle d'Italie, la menthe à feuilles rondes, la pulicaire odorante et une demi-douzaine d'autres herbes aromatiques<sup>70</sup>. Une observation comparative réalisée

---

70. Ceux-là même qui sont généralement utilisés dans les produits ménagers.

au Portugal a révélé qu'à de rares exceptions locales, les mêmes types de plantes étaient prélevés par les mésanges.

Dans une autre série d'expériences (Mennerat, 2008), des fragments frais aromatiques distincts de ceux déjà déposés par les oiseaux, sont ajoutés dans le nid. L'observation du comportement des parents venant nourrir leurs poussins après ces ajouts, montre qu'ils hésitent plus longtemps à l'entrée des nichoirs lors de la première visite suivant la modification. Ceci suggère que les mésanges bleues détectent la présence de nouvelles plantes aromatiques avant même d'entrer dans le nid.

L'hypothèse la plus évidente de la présence de ces fragments de plantes aromatiques dans le nid, serait de considérer qu'il s'agit d'une forme de phytothérapie ou d'aromathérapie, les propriétés chimiques antiparasitaires, antiseptiques, fongicides, insecticides ou bactéricides des composés phénoliques et des terpènes, permettant d'assurer un environnement sain aux oisillons. Plusieurs hypothèses méritent toutefois d'être testées.

Parmi les propriétés des plantes retrouvées dans les nids, on trouve la répulsion anti-insectes. Les nichées de mésanges bleues en Corse sont fortement infestées par des asticots de mouches bleues. Les mouches adultes sont fréquentes dans les nids et y pondent leurs œufs, juste après l'éclosion des poussins. Les asticots éclosent sont hématophages (suceurs de sang) et profitent de la peau nue des poussins. Cette infestation par les asticots a des effets délétères sur le développement des oisillons, sur leur poids atteint à l'envol et leurs chances de survie après le sevrage. Dans une étude comparative (Mennerat *et al.*, 2009 a), certains nichoirs sont dépourvus de plantes aromatiques tandis que pour d'autres, un volume supplémentaire est ajouté. Il s'avère que l'enlèvement ou l'ajout de plantes aromatiques ne modifie pas de façon significative le niveau d'infestation des poussins par les asticots. Ainsi, l'hypothèse d'une fonction répulsive des fragments végétaux vis-à-vis des mouches bleues n'est pas vérifiée.

Toutefois, avec l'infestation des asticots de mouches bleues, les poussins affaiblis par ce parasitisme externe se trouvent de fait plus exposés à certains types de bactéries (staphylocoques et entérobactéries en particulier). Les chercheurs (Mennerat *et al.*, 2009 b) ont alors mis en culture des prélèvements bactériens effectués sur les poussins afin de tester l'impact des plantes aromatiques. Les résultats montrent une influence significative sur le nombre d'espèces de ces communautés de bactéries (dont plusieurs sont pathogènes), ce qui réduit naturellement les risques de contamination. D'ailleurs, les chercheurs observent un effet positif des plantes aromatiques sur la rapidité de croissance des poussins et un taux d'hématocrite dans le sang plus élevé, ce qui tendrait à conforter l'hypothèse d'un renforcement du système immunitaire.

Une autre hypothèse de l'ajout des fragments aromatiques, concerne son rôle dans les relations sexuelles (Tomas *et al.*, 2013). La parade nuptiale des mâles ne semble pas concernée ici puisque chez les mésanges bleues, seules les femelles construisent le nid et y déposent des plantes aromatiques. Il pourrait s'agir en revanche d'un signal qualitatif des femelles destiné aux mâles qui, percevant les odeurs dégagées par le nid, s'investiraient plus dans l'élevage des jeunes. L'étude de l'équipe de Tomas est réalisée en Espagne sur le même modèle que celles décrites précédemment. Les résultats comportementaux (obtenus pas vidéos et pose de balise sur les oiseaux) montrent que dans les nids odorisés, les mâles s'investissent significativement plus et en prenant plus de risques. Ils pénètrent plus fréquemment dans les nids et nourrissent plus les jeunes. L'ajout des fragments aromatiques par les femelles serait donc également un comportement adaptatif, permettant d'améliorer les chances de survie de la couvée.

Reste pour les chercheurs à découvrir comment se met en place ce comportement. Il existe des compositions spécifiques de *pot-pourri* chez les mésanges bleues qui ne semblent pas dépendre de la nature des plantes disponibles dans l'environnement. De même, la composition

d'une femelle donnée, ne provient pas d'un apprentissage néonatal car la comparaison des fragments provenant de son nid d'origine et du nid qu'elle construit elle-même, indique clairement qu'ils sont différents. Il s'agirait plutôt de préférences individuelles (Mennerat *et al.*, 2009 c) mais il n'est pas exclu qu'il existe conjointement une sorte d'apprentissage social par transmission des préférences de voisinage, une perspective euristique excitante et une sorte de retour à l'origine du mot « commère »...

## BIBLIOGRAPHIE

- Lambrechts MM, Dos Santos A. (2000) Aromatic herbs in Corsican blue tit nests : the « pot-pourri » hypothesis. *Acta Oecologica*, 21, 175-178.
- Mennerat A. (2008) Blue tits (*Cyanistes caeruleus*) respond to an experimental change in the aromatic plant odour composition of their nest. *Behavioural Processes*, 79, 189-191.
- Mennerat A, Perret P, Bourgault P, Blondel J, Gimenez O, Thomas DW, Heeb P, Lambrechts MM. (2009a) Aromatic plants in nests of blue tits : positive effects on nestlings. *Animal Behaviour*, 77, 569-574.
- Mennerat A, Mirleau P, Blondel J, Perret P, Lambrechts MM, Heeb P. (2009b) Aromatic plants in nests of the blue tit *Cyanistes caeruleus* protect chicks from bacteria. *Oecologia*, 161 849-855.
- Mennerat A, Perret P, Lambrechts MM. (2009c) Local individual preferences for nest materials in a passerine bird. *PloS ONE*, 4.
- Petit C, Hossaert-McKey M, Perret P, Blondel J, Lambrechts MM. (2002) Blue tits use selected plants and olfaction to maintain an aromatic environment for nestlings. *Ecology Letters*, 5, 585-589.
- Tomas G, Merino S, Martinez de la Puente J, Moreno J, Morales J, Rivero de Aguila J. (2013) Nest size and aromatic plants in the nest as sexually selected traits in blue tits. *Behavioral Ecology*, 24, 926-934.



## LE NEZ DE L'APLYSIE *UNE HISTOIRE D'ENCRE ET D'OPALINE*

---

L'aplysie est un animal hermaphrodite dont plusieurs phéromones sexuelles telles que l'attractine, la temptine, l'enticine ou la séductine (Cummins *et al.*, 2006) ont été identifiées. Au cours de l'accouplement, l'aplysie peut être tour à tour mâle ou femelle mais le phénomène le plus confondant est que lorsque d'autres aplysies repèrent un couple en train de copuler, elles s'y joignent sans retenue. Dans ces conditions, des accouplements collectifs peuvent se former, regroupant de très nombreux individus. Ainsi, alors que de nombreuses espèces animales utilisent leur nez pour en découdre violemment avant l'accouplement (les mâles en général), l'aplysie en tire profit pour partouzer sereinement.

Cela dit, une fois n'est pas coutume, évoquer le nez de l'aplysie oblige surtout à l'ignorer pour parler de celui de ses prédateurs. De longue date, l'aplysie est l'un des animaux préférés des neurophysiologistes. En effet, ce mollusque marin possède peu de neurones ; en revanche, ces neurones peuvent être de très grande taille et donc facilement observables. L'aplysie est un gastéropode à corps nu (nommée également *lièvre de mer* en raison de sa forme) qui utilise comme d'autres mollusques (calmar, pieuvre...) un système de jet d'encre

violine pour dérouter et éviter les prédateurs en se dissimulant à leurs yeux. L'aplysie ne possède pas de coquilles et se révèle donc particulièrement vulnérable vis-à-vis des prédateurs potentiels, très nombreux au demeurant (poissons de toutes sortes, crustacés, anémones de mer, etc.). Toutefois, elle dispose de moyens de défense variés (connus et décrits dès l'Antiquité) car outre sa glande spécialisée qui sécrète une encre de couleur pourpre, elle dispose également d'une autre glande qui sécrète une substance blanchâtre et visqueuse appelée *opaline*. En 2005 (Kicklighter *et al.*, 2005 ; Eisthen et Isaacs, 2005), des travaux de recherche ont montré que ces sécrétions s'avèrent particulièrement riches en composés aux propriétés stimulantes du point de vue alimentaire, notamment des acides aminés comme la taurine<sup>71</sup>. Ainsi, une langouste (*Panulirus argus*) qui s'apprête à attaquer l'aplysie sera détournée de son objectif en tentant d'ingurgiter la sécrétion sachant que la viscosité de l'opaline complète le leurre en provoquant des stimulations tactiles chez la langouste qui lui donnent l'impression de se nourrir, mécanisme appelé phagomimétisme. Cependant, d'autres effets conjugués de ces sécrétions existent.

Des biologistes d'Atlanta (Love-Chezem *et al.*, 2015) ont ainsi montré que l'opaline présente au niveau des antennules (petites antennes où l'on trouve des récepteurs sensoriels) de la langouste, inhiberait certains chémorécepteurs et provoquerait donc chez elle une perte d'information et conséquemment une désorientation. De la même façon, l'activité de certains neurones moteurs serait diminuée, réduisant les mouvements et les déplacements de la langouste. L'ensemble représente un arsenal complet permettant à l'aplysie de prendre la fuite. D'un point de vue expérimental, les chercheurs ont appliqué directement sur les antennules de la langouste les sécrétions de l'aplysie. Ils ont ensuite présenté à ce crustacé un stimulus alimentaire à base de jus de crevette (remarquablement appétant

---

71. La taurine a été initialement isolée dans la bile de taureau (d'où son nom) au début du XIX<sup>e</sup> siècle. Elle est depuis devenue célèbre car on la trouve en quantité dans les boissons énergisantes très en vogue aujourd'hui.

pour la langouste) et enregistré conjointement l'activité électrique des neurones sensoriels olfactifs pour constater qu'ils ne répondent pas à la stimulation. Les scientifiques ont alors voulu savoir quel(s) composé(s) contenu(s) dans les sécrétions avai(en)t le pouvoir de neutraliser l'odorat du prédateur. Ils ont testé séparément des acides aminés qui isolément n'ont pas le moindre effet et une gomme de cellulose, la carboxyméthylcellulose<sup>72</sup>. Dans ce dernier cas et appliqué seul, le gel empêche l'accès des molécules odorantes aux récepteurs. S'enduire le nez de gel pour lutter contre les mauvaises odeurs, voici peut-être une voie de recherche potentielle ? Chez l'aplysie, l'ensemble de ces effets est efficace puisqu'avec des glandes en état de marche, elle évite la prédation dans près de deux tiers des cas tandis qu'après inactivation de ces glandes, ce taux d'évitement devient inférieur à 20 % !

Dans l'étude du rôle de l'olfaction dans les relations proie-prédateur, les biologistes concentrent souvent leur activité sur les émetteurs de signaux chimiques, permettant à telle ou telle espèce d'éviter les prédateurs mais beaucoup plus rarement sur la façon dont ces signaux agissent à leur niveau. En règle générale, les substances chimiques émises par les proies produisent des effets répulsifs vis-à-vis des prédateurs, en particulier du fait de leur nocivité ou de leur toxicité. La stratégie de l'aplysie semble ingénieuse car elle combine plusieurs effets, certains étant attractifs (comme le phagomimétisme, par exemple), d'autres répulsifs, d'autres encore fondés sur l'inactivation des systèmes sensoriels du prédateur. Finalement, le mérite de l'aplysie est aussi de nous rappeler sa grande inventivité du point de vue adaptatif... Autrement dit, que le nombre de neurones ne fait pas le génie !

## **BIBLIOGRAPHIE**

Cummins SF, Nichols AE, Schein CH, Nagle GT. (2006) Newly identified water-borne protein pheromones interact with attractin to stimulate mate attraction in *Aplysia*. *Peptides*, 27 : 597-606.

---

72. La carbométhylcellulose est aussi un agent de texture (E466) utilisé dans l'industrie alimentaire.

- Eisthen HL, Isaacs R. (2005) Integrative biology : sea hares saved by a delicious distraction. *Current Biology*, 15 : 194-196.
- Kickigher CE, Shabani S, Johnson PM, Derby CD. (2005) Sea hares use novel antipredatory chemical defenses. *Current Biology*, 15 : 549-554.
- Love-Chezem T, Agio JF, Derby CD. (2015) Defense through sory inactivation : sea hare ink reduces sensory and motor responses of spiny lobsters to food odors. *Journal of Experimental Biology*, 216 : 1364-1372.

## LE NEZ DE LA MANGOUSTE *UNE HISTOIRE DE BRUIT*

---

Les mangoustes représentent la famille des Herpestidés (*Herpestidae*) (voir aussi « *Le nez du suricate* »). Des recherches menées chez la mangouste naine (*Helogale parvula*) qui vit principalement en Afrique du Sud ont montré l'existence d'interférences relativement inattendues entre le nez et des perturbations environnementales extérieures (Morris-Drajke *et al.*, 2016). L'immense majorité des espèces animales subissent à plus ou moins grande échelle, les effets de l'activité humaine. Dans cet ouvrage sont évoqués par exemple, les effets de la pollution au plastique ou l'augmentation du CO<sub>2</sub> sur la fonction olfactive. Chez la mangouste, c'est l'effet de l'augmentation du niveau de bruit comme entrave aux performances de l'odorat qui intéresse les chercheurs.

Parmi les changements environnementaux d'origine anthropique, l'augmentation des niveaux de bruit (ou la survenue de bruits puissants inopinés) est un problème crucial non seulement pour les espèces qui utilisent principalement les signaux acoustiques mais pour la quasi-totalité des espèces (Shannon *et al.*, 2016 ; Kunc et Schmidt, 2019). C'est le cas dans un grand nombre d'écosystèmes aquatiques où les bruits anthropiques en modifiant l'espace sonore,

perturbent certains animaux par une mauvaise réception des signaux, capable notamment de les rendre plus vulnérables à la prédation ou d'entraver la recherche de partenaires sexuels lors des périodes de reproduction. Il semble que ce soit également le cas chez les animaux terrestres (Shannon *et al.*, 2016). Si l'on comprend aisément le rôle des bruits extérieurs sur la fonction acoustique, il est plus étonnant de constater les effets sur d'autres modalités sensorielles – comme dans le cas du son et de l'odeur – dans la mesure où il n'y a pas d'interférences physique, chimique ou physico-chimique entre les deux types de stimuli. Pourtant, les interférences sensorielles croisées existent et peuvent venir entraver la perception, le traitement et la réponse en lien avec chacun des stimuli pris individuellement (Halfwerk et Slabbekoorn, 2015).

L'équipe d'Andrew Radford de l'université de Bristol en Angleterre, a mené des observations sur les mangoustes naines sauvages d'Afrique du Sud. Bien que sauvages, ces animaux sont habitués à la présence humaine ce qui permet de les approcher sans les effrayer pour réaliser les protocoles expérimentaux. Par ailleurs, cette espèce est soumise à une forte pression de la part de nombreux prédateurs parmi lesquels se trouvent les civettes, les chacals, les chats sauvages, les servals ou certains reptiles.

Il s'agit de tester les réponses comportementales à l'odeur de prédateur (sont utilisées les fèces de serval et de chat domestique) et à l'odeur de mammifère herbivore témoin (sont utilisées les fèces de girafe). Chez un grand nombre d'espèces, les fèces sont habituellement identifiées comme celle d'un prédateur grâce à l'odeur, les fèces d'une espèce non prédatrice sont habituellement ignorées. Avec les mangoustes naines, les observations sont réalisées dans l'environnement sonore habituel et lors d'ajouts de bruits anthropiques. En milieu naturel, l'enregistrement des données relatives à ces deux conditions n'est pas une sinécure. Pour la condition habituelle, il s'agit d'abord de travailler par météo favorable (sans pluie et sans vent, notamment) et de pouvoir approcher un groupe de mangoustes en étant certains

de l'absence de prédateurs à cet endroit (et de fèces de prédateurs !), et en espérant que le groupe étudié ne décide pas de migrer dès le début des observations. La condition « bruit » est réalisée grâce à la diffusion d'un enregistrement de trafic routier selon des conditions standardisées. En situation de bruit habituel, les résultats logiques montrent que les comportements de vigilance à la suite de la détection des fèces, sont significativement plus nombreux avec les fèces de prédateurs qu'avec les odeurs de girafes. En revanche, cette différence n'existe plus en situation de bruit anthropique. Lorsque le bruit anthropique est ajouté sans présence de fèces, les comportements de vigilance augmentent par rapport à la condition bruit habituel et ne sont pas différents de la condition fèces de prédateurs/bruit habituel. Ainsi, lorsque le bruit anthropique est ajouté, les mangoustes ont des difficultés à repérer les odeurs de prédateurs parce qu'elles collectent moins d'informations. D'ailleurs, elles présentent moins le réflexe de retourner à leur terrier et y séjournent moins longtemps après avoir détecté l'odeur de prédateur en situation de bruit anthropique. Enfin, il apparaît en situation de bruit anthropique, un déficit de communication entre les animaux du groupe. L'ensemble de ces modifications comportementales conduit indéniablement à affecter les chances de survie face aux prédateurs comme cela a été démontré chez les poissons (Simpson *et al.*, 2016). Les chercheurs posent alors la question de savoir dans quelle mesure le bruit anthropique peut conduire à la migration des animaux ou si certaines espèces peuvent s'accoutumer aux bruits. Ils posent aussi la question de savoir si ces perturbations peuvent affecter la reproduction.

Il avait déjà été montré que le bruit anthropique pouvait perturber les informations au niveau d'autres modalités sensorielles, en particulier la vision. S'il est évident que le bruit ne perturbe pas directement le fonctionnement du nez de la mangouste en tant que tel, les perturbations concernent d'autres fonctions telles que la vigilance et l'attention mais probablement aussi le niveau de stress (qui n'est pas mesuré dans l'étude présentée ici). Ces nuisances sont nommées « pollutions

sensorielles » et si certains effets au sein d'une même modalité sont bien étudiés tels que l'effet de l'éclairage nocturne des agglomérations sur le cycle naturel d'alternance lumière-obscurité chez certains animaux ou sur la navigation, l'effet de produits chimiques affectant l'utilisation du système olfactif chez d'autres, les interactions croisées sont sans doute très largement sous-estimées. Les pollutions sensorielles agissent donc soit en masquant soit en mimant les informations habituellement recueillies mais également en perturbant des fonctions physiologiques essentielles. L'espèce humaine ne serait-elle pas d'ailleurs la première à souffrir des nuisances anthropiques ?

### **BIBLIOGRAPHIE**

- Halfwerk W, Slabbekoorn H. (2015) Pollution going multimodal : the complex impact of the human-altered sensory environment on animal perception and performance. *Biology Letters*, 11, 1051.
- Kunc HP, Schmidt R. (2019) The effects of anthropogenic noise on animals : a meta-analysis. *Biology Letters*, 15, 0649.
- Morris-Drake A, Kern JM, Radford AN. (2016) Cross-modal impacts of anthropogenic noise on information use. *Current Biology*, 26, 911-912.
- Shannon G, McKenna MF, Angeloni LM, Crooks KR, Fristup KM, Brown E, Warner KA, Nelson MD, White C, Briggs J, McFarland S, Wittemyer G. (2016) A synthesis of two decades of research documenting the effects of noise on wildlife. *Biological Reviews*, 91, 982-1005.
- Simpson SD, Radford AN, Nedelec SL, Ferrari MC, Chivers DP, McCormick MI, Meekan MG. (2016) Anthropogenic noise increases fish mortality by predation. *Nature Communications*, 7, 10544.

# 6.

---

L'odorat des animaux :  
une multitude  
de modèles

La fonction olfactive constitue un modèle de choix dans de très nombreux domaines de recherches qu'il s'agisse d'un modèle permettant de travailler sur l'histoire phylogénétique comme dans le cas de *T. rex*, ou strictement génétique comme dans le cas de l'**éléphant**, qu'il s'agisse de modèle en toxicologie chez le **poisson zèbre**, de conditionnement chez le **chien** ou d'apprentissage chez l'**abeille**. La fonction olfactive constitue naturellement un modèle pertinent dans l'étude des mécanismes neuronaux, tels que ceux liés à l'attraction/ évitement des molécules odorantes chez le **ver** ou du codage et de la flexibilité neuronale chez le **souris**. Dans certains cas, ce modèle trouve des applications pratiques comme dans l'exemple de la neuro-robotique chez le **criquet**.

## **LE NEZ DE *T. REX*** ***UNE HISTOIRE D'AMPOULES***

---

L'histoire des dinosaures fascine et le plus emblématique d'entre eux est sans nul doute *T. rex* (*Tyrannosaurus rex*). Ce théropode dont la silhouette caractéristique a été largement popularisée par le cinéma, vivait au Crétacé il y a environ 66 millions d'années. Plusieurs dizaines de spécimens sont actuellement recensées et beaucoup présentent un squelette presque complet. Sur certains, il a même été retrouvé des vestiges de tissus mous, de quoi aiguïser la curiosité des biologistes sur la possibilité de découvrir des traces d'ADN. Toutefois, malgré l'avancée des connaissances, beaucoup d'interrogations subsistent, tant sur la physiologie de *T. rex*, que sur ses aptitudes (sa vitesse de course, par exemple) et de façon générale sur ses comportements et son adaptation à l'environnement de l'époque. Ainsi, concernant les habitudes alimentaires, il n'a toujours pas été déterminé si *T. rex* était un prédateur ou un charognard, voire les deux à la fois. L'observation de ses mâchoires et de sa dentition laisse à penser qu'il est probablement l'un des plus grands carnivores que la planète Terre n'ait jamais connu, avec une taille de près de 13 mètres, un poids de plusieurs tonnes et un crâne particulièrement massif. Si ses comportements et ses capacités restent

largement méconnus c'est qu'il s'agit pour l'essentiel de spéculations basées quasi exclusivement sur des données morphologiques obtenues sur les squelettes. Il en va ainsi de ses capacités sensorielles et parmi elles, l'hypothèse que les tyrannosaures avaient probablement un bon odorat a été posée dès les premières découvertes fossiles au début du xx<sup>e</sup> siècle.

Il est difficile de concevoir la neurologie sans neurones, mais il est possible de spéculer sur certaines fonctions en analysant la taille (ou le volume) d'aires cérébrales, rapportée à la taille du cerveau. C'est le cas de l'odorat pour lequel les scientifiques établissent un *ratio olfactif* qui correspond au rapport du diamètre maximal du bulbe olfactif<sup>73</sup> (BO) sur le diamètre maximal de l'hémisphère cérébral ipsilatéral<sup>74</sup>. Grâce à une technique de tomographie par rayons X réalisée sur des crânes de dinosaures (Zelenitsky *et al.*, 2009), il a été possible de déterminer la taille respective des ampoules olfactives (les cavités où sont logés les bulbes olfactifs dans le crâne) et donc le volume des BOs. Il existe en effet une corrélation entre ce volume et l'acuité olfactive au regard du nombre de cellules mitrales<sup>75</sup> dans les BOs (Mackay-Sim et Royet, 2006) et le nombre de récepteurs aux odorants. En prenant en compte le *ratio olfactif* et la masse estimée de l'animal, il est possible d'obtenir une indication sur l'étendue des capacités olfactives. Zelenitsky et ses collègues ont ainsi comparé les ampoules olfactives de 21 espèces de théropodes, dont le fameux *T. rex*. Les résultats montrent que les capacités olfactives des tyrannosaures sont significativement plus importantes que chez les autres théropodes et conséquemment que l'olfaction jouait probablement un rôle non négligeable chez *T. rex*, notamment au regard des comportements alimentaires et du repérage dans l'espace.

---

73. On parle généralement du bulbe olfactif alors qu'il existe deux bulbes olfactifs (droit et gauche) de la même manière qu'il existe deux hémisphères cérébraux.

74. Du même côté.

75. Les cellules mitrales sont des cellules du bulbe olfactif qui reçoivent l'information en provenance des récepteurs olfactifs périphériques et qui transmettent ensuite l'information vers d'autres structures cérébrales.

Il est également possible de coupler ces informations morphologiques avec des modèles d'évolution phylogénétique incluant différentes espèces, y compris des espèces vivantes. Ainsi, travailler sur l'évolution du système olfactif permet de mieux comprendre les caractéristiques générales de l'évolution chez certaines espèces. Dans ce cadre, et sachant que les oiseaux sont les derniers descendants vivants des dinosaures (notamment des droméosaures), une autre étude (Zelenitsky *et al.*, 2011) menée par la même équipe que celle précédemment citée, a comparé 157 espèces : 20 espèces de théropodes non aviaires, 7 espèces d'oiseaux fossiles et 130 espèces différentes d'oiseaux actuels. Les oiseaux modernes ont des capacités olfactives variées mais il est assez communément admis qu'il existerait un déclin de l'olfaction au cours de l'évolution phylogénétique chez les oiseaux, au profit d'un développement des capacités visuelles et des capacités vestibulaires liées à l'équilibration, toutes deux nécessaires au déplacement en vol. Contrairement à cette hypothèse, les travaux de l'équipe de Zelenitsky montrent que l'évolution du système olfactif des oiseaux primitifs s'est probablement poursuivie en parallèle de l'évolution du système visuel et du système vestibulaire. À titre d'exemple et par comparaison des ampoules olfactives, l'archéoptéryx – l'un des ancêtres des oiseaux actuels – présente des bulbes olfactifs de taille comparable aux théropodes alors qu'il est beaucoup plus petit. Dès lors, *T. rex* avait peut-être un bon nez, mais il n'était sans doute pas le seul de son époque !

Récemment (Hugues et Finarelli, 2019) ont repris les modèles d'analyses développés ci-dessus à partir des ampoules olfactives, en y adjoignant des données génomiques croisées de nombreuses espèces. Ils ont ainsi examiné 42 espèces aviaires existantes, 6 espèces aviaires éteintes, 25 théropodes non aviaires et 3 dinosaures ornithischiens (l'un des deux grands ordres de dinosaures ; les théropodes et en particulier les tyrannosaures comme *T. rex*, font partie de l'ordre des saurischiens). Dans cette étude, les auteurs établissent que chez les oiseaux actuels (parmi ceux étudiés) le *ratio olfactif* varie de 5 chez le corbeau à 28,7 chez le vautour. En outre, ils confirment que

le *ratio olfactif* des oiseaux actuels est non seulement plus faible que celui des dinosaures aviaires mais également plus faible que celui des dinosaures non aviaires. Ainsi, *T. rex* possède un *ratio olfactif* de 71, nettement supérieur à celui du vautour actuel. Surtout, à partir des animaux vivants et en croisant le *ratio olfactif*, la masse corporelle et des données génomiques sur un nombre important d'espèces vivantes et éteintes, il est possible d'estimer le nombre de gènes codants pour les récepteurs olfactifs. Le nombre de gènes codants pour les récepteurs olfactifs chez les dinosaures est estimé entre 360 et 500 mais la simulation donne un nombre plus important pour *T. rex* de l'ordre de 620 à 645, soit guère moins que l'espèce humaine. Naturellement, cette estimation ne fournit pas d'indications sur la fonctionnalité des gènes, en particulier la proportion de pseudogènes. Surtout, elle ne renseigne pas sur la nature de ces gènes et des odeurs potentiellement perçues par *T. rex* et ses contemporains. D'ailleurs, l'environnement olfactif animal, végétal et minéral du Crétacé très mal connu, se révèle aussi un vaste sujet d'exploration. L'importance des odeurs dans les comportements de *T. rex*, qu'ils soient alimentaires, sociaux, territoriaux ou autres, reste donc à ce jour une *terra incognita*.

## BIBLIOGRAPHIE

- Hugues GM, Finarelli JA. (2019) Olfactory receptor repertoire size in dinosaurs. *Processings of the Royal Society B*. 286 : 1-6.
- Mackay-Sim A, Royet JP. (2006) Structure and function of the olfactory system. In : Brewer W., Castle D., Pantelis C., editors. *Olfaction and the brain*. Cambridge University Press ; Cambridge, UK : pp. 3-27.
- Zelenitsky DK, Therrien F, Kobayashi Y. (2009) Olfactory acuity in theropods : palaeobiological and evolutionary implications. *Processings of the Royal Society B*. 276 : 667-673.
- Zelenitsky DK, Therrien F, Ridgely RC, McGee AR, Witmer LM. (2011) Evolution of olfaction in non-avian theropod dinosaurs and birds. *Processings of the Royal Society B*. 278 : 3625-3634.

## LE NEZ DE L'ÉLÉPHANT *UNE HISTOIRE DE GÈNES*

---

L'éléphant est un animal fascinant pour de multiples raisons aussi différentes que sa taille, son mode de vie ou sa fameuse trompe. Depuis très longtemps, les chercheurs estimaient que chez les mammifères, les rongeurs et les chiens étaient les plus performants du point de vue de l'odorat, mais une étude menée à l'université de Tokyo démontre que le nez de l'éléphant n'est pas seulement très long, il pourrait bien être aussi le plus efficace du règne animal.

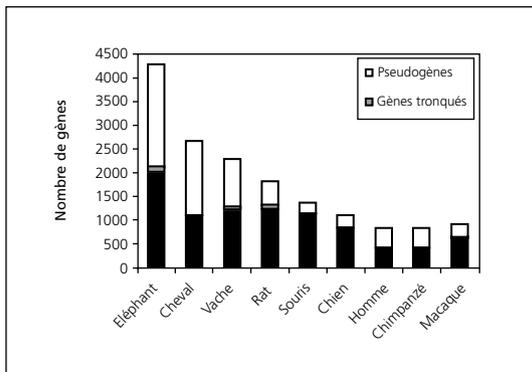
Les chercheurs japonais (Niimura *et al.*, 2018) ont réalisé des analyses bioinformatiques du génome chez 13 espèces différentes de mammifères. Ils confirment que le nombre de gènes codants pour les récepteurs olfactifs (*OR genes*, en anglais) varie fortement selon les espèces (Figure 8). Dans leur étude, ils distinguent les gènes intacts, les gènes tronqués<sup>76</sup> et les pseudogènes. Chez l'éléphant d'Afrique (*Loxodonta africana*), ils recensent un total de 4 267 *OR genes*<sup>77</sup>

---

76. Qui présentent une modification structurale associée à une modification fonctionnelle.

77. Logiquement, à ce nombre important d'*OR genes* correspond un épithélium olfactif très étendu, des bulbes olfactifs volumineux et de façon générale, des aires cérébrales conséquentes dédiées au traitement de l'information olfactive chez l'éléphant (Shoshani *et al.*, 2006).

(1 948 gènes intacts, 89 gènes tronqués et 2 230 pseudogènes). Ce chiffre est nettement supérieur au cheval – second de la liste – avec 2 658 *OR genes* (1 066 gènes intacts, 23 gènes tronqués et 1 569 pseudogènes). Surtout, concernant les gènes intacts, la différence est considérable par rapport au rat (1 207), à la vache (1 186), ou à la souris (1 130). Même si son flair est légendaire, le génome du chien relatif à l'odorat au regard des mammifères précédemment cités, apparaît quantitativement très inférieur (811 gènes intacts, 11 gènes tronqués et 278 pseudogènes). Enfin, pour que la comparaison soit complète, les primates arrivent bien en deçà avec un nombre total d'*OR genes* compris entre 600 et 900 : à titre d'exemple, chez le chimpanzé (380 gènes intacts, 19 gènes tronqués et 414 pseudogènes) et chez le macaque (309 gènes intacts, 17 gènes tronqués et 280 pseudogènes). Pour mémoire, dans l'espèce humaine 821 gènes codants pour les récepteurs olfactifs ont été inventoriés (396 gènes intacts, 0 gène tronqué et 425 pseudogènes)<sup>78</sup>.



**Figure 8** | Nombre de gènes codants pour les récepteurs olfactifs chez quelques mammifères (adapté de Niimura *et al.*, 2018).

78. Chez l'homme, il a été considéré pendant un temps que la proportion importante de pseudogènes était à relier au déclin de l'olfaction au cours de son évolution, et que ce déclin provenait en grande partie de son redressement et donc de l'éloignement de son nez par rapport au sol. Les exemples donnés ci-dessus chez plusieurs mammifères, démontrent que l'on peut toujours avoir le nez au ras du sol et posséder de très nombreux pseudogènes.

En données brutes, cela signifierait que l'éléphant disposerait d'un odorat cinq fois plus développé que celui de l'être humain. Le lien entre le nombre de gènes codant pour les récepteurs olfactifs et les capacités olfactives n'est toutefois pas clairement démontré même s'il paraît raisonnable de penser qu'un plus grand nombre de gènes permette la discrimination d'une plus large palette d'odorants. Naturellement, ceci ne préjuge en rien du niveau de sensibilité à telle ou telle odeur. D'un point de vue évolutif, il est admis que le nombre d'*OR genes* est en grande partie dépendant de la nature du milieu environnant de chaque espèce (Hayden *et al.*, 2010 ; Niimura, 2012) et de son mode de vie.

L'importance des sens chimiques est à rapprocher des comportements fondamentaux tels que ceux relatifs à la prise alimentaire, à la communication sociale, à la reproduction... En ce sens, quelques études comportementales semblent attester du remarquable potentiel olfactif des pachydermes. Au Kenya, les éléphants parviennent à distinguer deux groupes ethniques à l'odeur : les Maasaï dont les jeunes hommes adultes pour prouver leur virilité les pourchassent et les Kamba dont l'activité est principalement agricole et ne constituent qu'une très faible menace pour eux (Bates *et al.*, 2007). Ces éléphants d'Afrique sont également capables de reconnaître plus d'une trentaine de congénères apparentés (conjointement d'identifier un individu comme ne faisant pas partie de leur famille) à partir de l'odeur d'urine<sup>79</sup> (Bates *et al.*, 2008) et de les rejoindre en les suivant à la trace.

Les performances de discrimination olfactive de l'éléphant ont également été démontrées en situation expérimentale. Dans une tâche cognitive complexe (tâche dans laquelle soit le stimulus récompensé soit le stimulus non récompensé est remplacé par un nouveau stimulus), les éléphants d'Asie (*Elephas maximus*) parviennent à distinguer

---

79. S'agissant d'une étude éthologique *in situ*, le lecteur intéressé pourra lire utilement la partie « Méthodologie » de cet article où les chercheurs dans leur 4 x 4 se déplacent d'un groupe d'éléphants à l'autre pour d'une part recueillir les échantillons d'urine et d'autre part les déposer à l'approche d'un autre groupe (même famille *vs.* famille différente) et filmer les comportements.

12 paires de molécules odorantes énantiomères<sup>80</sup> (Rizvanovic *et al.*, 2013). Cela signifie que l'éléphant maîtrise aisément les tâches de transfert de stimulus intramodal et surtout que sa capacité de discrimination des molécules odorantes en fonction de leur structure est nettement supérieure à la plupart des autres mammifères.

Le nez de l'éléphant ne se limite pas au système olfactif. L'éléphant possède aussi un système voméronasal très performant qui lui permet de détecter les signaux chimiques corporels en provenance de ses congénères. Des phéromones sexuelles ont été chimiquement identifiées et leur validité fonctionnelle confirmée (Greenwood *et al.*, 2005 ; Rasmussen *et al.*, 2005). La plus emblématique est la frontoline, sécrétée par une glande spécifique appelée glande temporale située derrière chaque œil. Une fois par an, les mâles adultes exsudent de cette glande une sécrétion noirâtre pendant une période appelée musth (ou must). Le musth se caractérise par un niveau particulièrement élevé de testostérone (jusqu'à 60 fois le niveau habituel hors période de musth) et conséquemment une agressivité décuplée (Rajaram et Krishnamurthy, 2003) que les cornacs connaissent bien. L'hypothèse selon laquelle le musth serait lié à la période de rut n'est pas démontrée car s'il a lieu principalement l'hiver, le cycle d'œstrus de l'éléphante quant à lui ne suit pas de variations saisonnières. D'ailleurs, lors du musth, l'éléphant manifeste son agressivité et attaque indifféremment, mâles et femelles de son espèce, que les femelles soient en chaleur ou pas, d'autres animaux et évidemment l'homme, pour lequel les accidents occasionnés par la frontoline ne manquent pas ! L'hypothèse selon laquelle le musth serait plutôt lié à des comportements de dominance entre mâles est à ce jour privilégiée mais il est facile de comprendre la réticence des chercheurs à effectuer des observations comportementales trop rapprochées sur ce sujet !

---

80. Les molécules énantiomères sont les deux formes (droite et gauche, à l'image des deux mains) non superposables d'une même molécule. On parle également de molécules chirales. Suivant les cas, la perception odorante peut être assez similaire ou totalement différente.

**BIBLIOGRAPHIE**

- Bates LA, Sayialel KN, Njiraini NW, Moss CJ, Poole JH, Byrne RW. (2007) Elephants classify human ethnic groups by odor and garment color. *Current Biology*, 17, 1938-1942.
- Bates S, Sayialel KN, Njiraini NW, Poole JH, Moss CJ, Byrne RW. (2008) African elephants have expectations about the locations of out-of-sight family members. *Biology Letters*, 4, 34-36.
- Greenwood DR, Comeskey D, Hunt MB, Rasmussen LEL. (2005) Chirality in elephant pheromones. *Nature*, 438, 1097-1098.
- Hayden S, Bekaert M., Crider TA, Mariani S, Murphy WJ, Teeling EC. (2010) Ecological adaptation determines functional mammalian olfactory subgenomes. *Genome Research*, 20, 1-9.
- Niimura Y. (2012) Olfactory receptor multigene family in vertebrates : from the viewpoint of evolutionary genomics. *Current Genomics*, 13, 103-114.
- Niimura Y., Matsui A., Touhara K. (2018) Extreme expansion of the olfactory receptor gene repertoire in African elephants and evolutionary dynamics of orthologous gene groups in 13 placental mammals. *Genome Research*, 24, 1485-1496.
- Rajaram A, Krishnamurthy V. (2003) Elephant temporal gland ultrastructure and endrogen secretion during musth. *Current Science*, 85, 1467-1471.
- Rasmussen LEL, Krishnamurthy V, Sukumar R. (2005) Behavioural and chemical confirmation of the preovulatory pheromone, (Z)-7-dodecyl acetate, in wild Asian elephants : its relationship to musth. *Behaviour*, 142, 351-396.
- Rizvanovic A, Amundin M, Laska M. (2013) Olfactory discrimination ability of asian elephants (*Elephas maximus*) for structurally related odorants. *Chemical Senses*, 38, 107-118.
- Shoshani J, Kupsky WJ, Marchant GH. (2006) Elephant brain. Part I : gross morphology, functions, comparative anatomy, and evolution. *Brain Research Bulletin*, 70, 124-157.



## **LE NEZ DU POISSON ZÈBRE** ***UNE HISTOIRE DE NEUROTOXICOLOGIE***

---

Le poisson zèbre (*Danio rerio*) de la famille des Cyprinidés est une star à double titre. En effet, il est aussi familier des aquariums familiaux que des laboratoires de recherche où il constitue depuis quelques années un modèle pour les biologistes à de nombreux points de vue. Qu'il s'agisse du niveau larvaire ou de l'âge adulte, ce petit poisson originaire d'Asie de quelques centimètres de long est utilisé dans les travaux de recherche en biologie développementale (la transparence des organismes aux stades primitifs du développement permet au niveau cellulaire, la visualisation directe de la morphogénèse tissulaire) et en biologie reproductive, en génétique (son génome est l'un des mieux décryptés parmi les vertébrés et il présente une grande proportion de gènes équivalents à l'espèce humaine, notamment les gènes associés à de nombreuses pathologies), en physiologie (la plupart de ses organes possèdent des propriétés de régénérations sans équivalent et il constitue aussi un modèle pour les maladies neurodégénératives), en psychiatrie (il est utilisé comme modèle de la dépression aussi bien que des psychoses, de l'autisme ou des addictions), en pharmacologie (dans la lutte contre le cancer notamment) et en toxicologie. La recherche est tellement

prolifique qu'en 2004 une revue scientifique (*Zebrafish*) a vu le jour, entièrement consacrée aux travaux chez ce poisson et chez les espèces apparentées !

En outre, du fait des avantages qu'il présente (développement rapide, grande fertilité, coût d'élevage et d'entretien très faible, facilité d'adaptation et de manipulation, contraintes éthiques à l'état larvaire moins fortes que chez les rongeurs...), beaucoup d'études sur les comportements sociaux, sur les processus cognitifs (apprentissage, mémoire...) et sur les systèmes sensoriels ont recours au poisson zèbre. Dans ce cadre, l'olfaction constitue une cible de choix d'autant que les comportements de ce modèle animal ont été décrits de façon quasiment exhaustive dans un catalogue accessible à tous les chercheurs (Kalueff *et al.*, 2013). Les principaux critères classiquement retenus sont la vitesse de déplacement (accroissement ou réduction), la distance parcourue par unité de temps et les changements de direction ( $> 90^\circ$ ). Les nouveaux systèmes de vidéo-tracking permettent des enregistrements en 3 D et les dispositifs de délivrance des odorants dans les aquariums désormais standardisés (volume par animal, débit d'eau...) permettent de connaître la concentration des odorants à un endroit donné et de corrélérer les comportements de l'animal aux stimuli perçus.

Parmi les différents travaux menés sur le système olfactif du poisson zèbre, ceux qui se focalisent sur la toxicité – et plus précisément la neurotoxicité – sont particulièrement instructifs car ils permettent à la fois d'étudier les conditions dommageables et les processus de régénérations post-expositions. (Calvo-Ochoa et Byrds-Jacobs, 2019). Chez les poissons, les narines ne servent pas à la respiration mais à la détection des molécules présentes dans le flux d'eau. Ainsi, le système olfactif périphérique est directement exposé au milieu environnant et particulièrement vulnérable aux atteintes des toxiques et polluants tels que les métaux lourds ou les pesticides. Du fait des similarités de son système olfactif avec celui des autres vertébrés et des propriétés remarquables de plasticité et de régénération, le poisson zèbre

constitue un modèle idéal pour l'étude des processus liés aux atteintes toxicologiques et de récupération.

Il existe cinq types de neurones sensoriels olfactifs chez le poisson zèbre : les neurones ciliés, les neurones à microvillosités, les neurones crypte, les neurones en forme de casquette et de poire. Leur morphologie, leur distribution et leurs projections au niveau du bulbe olfactif sont spécifiques. Les atteintes toxicologiques peuvent être analysées au niveau tissulaire et cellulaire par différentes techniques (histologiques, immunohistochimiques, ultrastructurales) et la réponse aux odorants peut être observée grâce à des électro-olfactogrammes au niveau des neurones récepteurs olfactifs et *in vivo* par l'imagerie calcique au niveau des glomérules du bulbe olfactif. Conjointement, des observations comportementales permettent de déterminer au niveau fonctionnel si la perte est totale (anosmie) si elle est sélective (anosmie spécifique) si elle est partielle (hyposmie) ou encore si elle est perturbée (dysosmie) et d'observer les cinétiques de récupérations éventuelles.

Les métaux lourds (cadmium, cuivre, cobalt, nickel, zinc...) et les pesticides (chlorpyrifos, roténone...) sont particulièrement neurotoxiques. Ils affectent généralement les canaux calciques et sodiques et perturbent l'excitabilité neuronale. En modifiant l'homéostasie de concentration en  $Ca^{++}$ , ils peuvent conduire à la mort cellulaire. Selon les cas l'atteinte peut concerner, (1) les cellules sensorielles et/ou les cellules non sensorielles de l'épithélium olfactif, (2) l'altération de l'épithélium et/ou la neurorégénération, (3) les cellules ciliées et/ou les cellules à microvillosités et/ou les autres types de cellules. Ces atteintes sont fréquemment corrélées à une diminution des réponses comportementales d'alarme et d'évitement vis-à-vis des odorants, une réduction de l'activité locomotrice et une perturbation des processus d'apprentissage. Concernant le bulbe olfactif, il est normalement protégé par la barrière hémato-encéphalique mais les molécules peuvent transiter par le système olfactif pour l'atteindre (un processus utilisé en pharmacologie pour administrer certaines molécules

thérapeutiques). Ainsi, des molécules comme le cadmium, le nickel ou le zinc, s'accumulent aussi bien au niveau de l'épithélium que du bulbe olfactif. Fréquemment, (et suivant la concentration) la mort cellulaire et une moindre régénération produisent un processus de déafférentation du bulbe conduisant à terme à une diminution de sa taille ; les effets comportementaux sont alors observables à long terme.

Concernant les processus de régénération, la vitesse de réparation chez le poisson zèbre est plus rapide que chez les autres vertébrés, ce que démontrent les mesures structurales et fonctionnelles ainsi que les observations comportementales. Ces processus sont dus à des cellules progénitrices (cellules souches olfactives) situées au niveau de la partie basale de l'épithélium qui se différencient en cellules matures. Les cellules souches s'avèrent relativement protégées comparativement aux neurones olfactifs matures comme cela a été montré également chez les rongeurs (ex : Buron *et al.*, 2009). Très tôt après la lésion, le *turn over* normal s'accélère, et les nouveaux neurones olfactifs viennent faire synapse au niveau des cellules mitrales du bulbe olfactif, empêchant ainsi sa déafférentation et la diminution de son volume évoquées précédemment.

Toutefois, les études en toxicologie n'utilisent que peu d'odeurs dans les tests comportementaux pour évaluer la sensibilité olfactive et les réponses aux stimuli odorants. Pourtant, à l'instar de nombreuses espèces (y compris l'homme), il existe une grande variabilité intra- et inter-individuelle de sensibilité aux odorants chez le poisson zèbre, comme le prouve une étude récente (Kermen *et al.*, 2020) où les auteurs comparent chez plusieurs individus les réponses à de nombreux odorants écologiquement très différents. Les résultats montrent clairement que certains odorants n'induisent pas de réponses comportementales différentes de celles en milieu normal (eau seule), que d'autres induisent des réponses variables suivant les individus et difficilement généralisables et que quelques-uns enfin induisent des réponses relativement homogènes et susceptibles de servir de référence aux études futures.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Buron G, Hacquemand R, Pourié G, Brand G. (2009) Inhalation exposure to acetone induces selective damage on olfactory neuroepithelium in mice. *Neurotoxicology*, 30, 114-120.
- Calvo-Ochoa E, Byrds-Jacobs CA. (2019) The olfactory system of zebrafish as a model for the study of neurotoxicity and injury : Implications for neuroplasticity and disease. *International Journal of Molecular Sciences*, 20, 1639 ; doi :10.3390/ijms20071639.
- Kalueff AV, Gebhardt M, Stewart AM, Cachat JM, Brimmer M, Chawla JS, Craddock C, Kyzar EJ, Roth A, Landsman S. (2013) Towards a comprehensive catalog of zebrafish behavior 1.0 and beyond. *Zebrafish*, 10, 70-86.
- Kermen F, Darnet L, Wiest C, Palumbo F, Bechert J, Uslu O, Yaksi E. (2020) Stimulus-specific behavioral responses of zebrafish to a large range of odors exhibit individual variability. *BMC Biology*, 18 :66. doi.org/10.1186/s12915-020-00801-8.



## **LE NEZ DU CHIEN**

### ***UNE HISTOIRE DE CONDITIONNEMENT***

---

Difficile d'écrire un ouvrage sur l'odorat des animaux sans parler du nez du chien. En effet, le flair du meilleur ami de l'homme est bien connu et il est utilisé dans de nombreux domaines : repérage de produits dangereux ou illicites, recherche de personnes, détection de pathologies (Brand, 2019 a, 2019 b) pour ne citer que quelques exemples. Toutefois, à la lecture des chapitres précédents, il faut admettre qu'il n'est pas le seul – tant s'en faut – à briller par ses capacités olfactives. Du point de vue de la recherche fondamentale (toutes disciplines scientifiques confondues), il apparaît d'ailleurs que des espèces telles que les souris, les rats ou les poissons-zèbres sont nettement plus utilisées que le chien. Lorsqu'il s'agit plus spécifiquement de recherches comportementales, le nombre d'espèces impliquées s'élargit considérablement. Ceci est observé y compris lorsqu'il s'agit d'études portant sur des processus cognitifs (tels que l'apprentissage, la mémoire ou la prise de décision), comme en témoigne les nombreuses publications citées dans cet ouvrage et faisant notamment référence à l'utilisation du labyrinthe en Y (Y-maze) et à ses adaptations aux différents modèles animaux considérés. Mais il est un domaine où le chien avec son nez reste l'animal de prédilection,

c'est le conditionnement. En effet, lorsque l'on connaît l'aptitude de la truie à repérer la truffe ou de la mouche pour la fermentation, on peut se demander pourquoi ne pas recourir à tel animal pour la recherche de drogue et l'identification de criminels ou tel autre pour déterminer la qualité d'un vin ? Simplement parce que chez le chien – tout du moins chez certaines races de chien – c'est sa capacité à être conditionné qui révèle la puissance de son nez plus que ses capacités olfactives intrinsèques.

Depuis les travaux d'Yvan Pavlov au début du xx<sup>e</sup> siècle (prix Nobel de physiologie médecine en 1904 pour ses découvertes sur la physiologie de la digestion), les recherches sur le conditionnement se sont multipliées. Pavlov a décrit le conditionnement classique au cours d'une expérience restée célèbre et facilement reproductible. Le principe est d'associer un comportement que le chien produit naturellement (autrement dit, de manière inconconditionnelle) à un stimulus neutre, tel un ordre par exemple. À la suite de répétitions (répondant à certains critères), le chien produit ce comportement en dehors de son contexte habituel, juste avec le stimulus neutre (appelé stimulus conditionnel). Pavlov avait remarqué que les chiens de son laboratoire salivaient chaque fois qu'il leur donnait de la nourriture. Il utilisa alors une cloche pour produire un son (le stimulus neutre, dit conditionnel) et associer la salivation à ce son. La mise en place du conditionnement se fait en trois étapes :

- l'expérimentateur présente de la nourriture (stimulus inconconditionnel) au chien. Le chien répond par la salivation (réponse inconconditionnelle). Il n'y a ici aucun apprentissage, le chien produit une réponse physiologique classique ;
- l'expérimentateur fait tinter une cloche à proximité du chien (stimulus conditionnel) et lui présente ensuite de la nourriture (stimulus inconconditionnel), le chien salive. À la répétition de ce couple de stimuli, une association va se créer ;
- l'expérimentateur fait tinter la cloche (stimulus conditionnel) sans présenter de nourriture, le chien salive (réponse conditionnée).

Pour que le conditionnement soit efficace, il doit exister un bref délai entre les deux stimuli et la synchronicité est importante sinon le chien ne sera pas en mesure de faire l'association entre les deux stimulations. Ce type de conditionnement se met en place assez rapidement, quelques répétitions suffisent. Le chien présente l'avantage d'être un animal très attentif à son environnement (en particulier à l'homme, à ses consignes, à ses récompenses) et capable de travailler sur de longues périodes sans se distraire. Ainsi, à partir du conditionnement classique, de nombreux apprentissages de plus haute complexité sont possibles. Dans les apprentissages associatifs (dont fait partie le conditionnement classique), on trouve le conditionnement opérant et l'apprentissage par essai/erreur. Le conditionnement opérant a été révélé par le psychologue américain Burrhus Frederic Skinner, inventeur d'un dispositif expérimental pour rongeurs, nommé communément boîte de Skinner. Le principe repose sur le fait qu'un stimulus conditionnel (un ordre, une odeur...) est suivi d'une récompense ou d'un événement gratifiant pour l'animal. Dans la relation ordinaire d'un humain avec son chien de compagnie, la plupart des adaptations de l'animal sont réalisées par conditionnement opérant et la plupart du temps à l'insu de l'un et de l'autre tant cet apprentissage est facile à réaliser. Pour les chiens spécialisés, il est ainsi possible de les orienter vers des comportements qui ne leur sont pas forcément naturels et de les inciter à les reproduire à l'envie.

Le conditionnement par essai/erreur a été développé par Thorndike dans la première moitié du xx<sup>e</sup> siècle : l'expérimentateur utilise un stimulus conditionnel (un ordre, une odeur...) qui doit déclencher une réponse comportementale définie lorsque le conditionnement est réussi. Dans ce paradigme, le stimulus conditionnel déclenche des réponses de l'animal dont seules celles qui répondent aux attentes sont gratifiées. Chez le chien, ce paradigme expérimental est souvent doublé d'un son associé au stimulus conditionnel comme dans le cas du *click-training* ou le « click » constitue ce que l'on nomme un renforçateur secondaire. Lorsque la réponse souhaitée est complexe,

le conditionnement se fera par étapes (*shaping* en anglais). Par exemple, si l'on souhaite que le chien identifie l'odeur d'un individu donné parmi d'autres (un criminel par exemple), il faut d'abord que le chien soit entraîné à répondre à une odeur en général, puis à une odeur humaine, puis à l'odeur à laquelle on le soumet. Sur le principe, les comportements jugés corrects sont gratifiés et les comportements incorrects sont ignorés. De façon générale, dans le conditionnement par essai/erreur, il n'est pas rare que les comportements incorrects soient pénalisés : chez la souris ou le rat, il peut s'agir par exemple d'une légère décharge électrique. Chez le chien, cela ne s'avère pas nécessaire car sa motivation à « travailler » est souvent excellente et il suffit de le gratifier pour la maintenir, ce qui n'est pas le cas chez la plupart des autres espèces animales.

Le conditionnement classique, le conditionnement opérant et le conditionnement par essai/erreur font partie des apprentissages dits associatifs. Il existe naturellement des apprentissages non associatifs parmi lesquels il est possible de citer l'apprentissage latent, l'habituation et la sensibilisation. L'apprentissage latent se réalise sans intervention de tiers, il est présent chez toutes les espèces animales qui explorent et découvrent leur environnement et apprennent par exemple un parcours par la pratique et sans récompense particulière. Le chien, dont la motivation à l'exploration a déjà été notée, utilise son odorat de façon privilégiée dans ses relations à l'environnement. Face à la multitude des informations collectées, il est évidemment nécessaire d'un point de vue adaptatif de les trier pour ignorer celles qui ne sont pas pertinentes et ne garder que celles qui sont appropriées. Cet apprentissage non associatif est permis par deux mécanismes antagonistes, l'habituation (autrement dit, la disparition progressive d'une réponse sans renforcement) et la sensibilisation (autrement dit, une réponse accrue à la stimulation répétée du fait d'un renforcement, même minime).

Si ces mécanismes ne sont pas directement à la base de l'entraînement des chiens dans leurs capacités à réaliser des prouesses de

détection et d'identification des odeurs, ils sont néanmoins tout à fait nécessaires lorsque les séances d'entraînement sont longues, répétées et de complexité croissante au fil des jours et des semaines, principalement lorsqu'il s'agit d'odeurs à reconnaître. En effet, au-delà de ses capacités olfactives et de ses capacités de conditionnement, ce qui distingue aussi le chien des autres espèces est sa résistance à la fatigue liée au travail et à l'effort. C'est aussi cette convergence de potentialités qui conduit généralement à ne choisir les chiens que parmi une ou deux races telles que le berger belge malinois ou le berger allemand. À l'odeur, il est souvent crucial que le chien ne détecte pas de faux positifs et sa capacité à répondre de façon adéquate doit être proche de 100 %. Il faut se souvenir que de nombreux chiens malgré les entraînements standardisés ne parviennent pas à ce taux de réussite et sont écartés d'une utilisation professionnelle. Pour autant, leur nez n'est pas en cause. Enfin, le chien doit être capable à la fois de faire des généralisations olfactives et être capable de discriminations (Moser *et al.*, 2019) car les environnements où il doit travailler sont souvent riches d'une multitude de molécules odorantes (repérer des survivants dans les décombres après un tremblement de terre, par exemple). Ce sont ces capacités qui font du chien – encore aujourd'hui – un meilleur détecteur que les nez électroniques.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Brand G. (2019a) Le chien qui renifle les cancers. In Brand G. *À la découverte des odeurs*. ISTE Éditions, London. pp. 97-99.
- Brand G. (2019b) L'odorologie. In Brand G. *À la découverte des odeurs*. ISTE Éditions, London. pp. 159-162.
- Moser AY, Bizo L, Brown WY. (2019) Olfactory generalization in detector dogs. *Animals*, 9, 702.



## **LE NEZ DE L'ABEILLE** ***UNE HISTOIRE D'APPRENTISSAGE***

---

Les abeilles fascinent les hommes depuis longtemps et les écrits de l'Antiquité (Homère et Virgile en particulier) signifient que pour les Grecs et les Romains, la vie sociale de ces insectes constitue un modèle d'organisation collective (Baudou, 2017). Au cours du xx<sup>e</sup> siècle, et en grande partie sous l'impulsion de l'éthologue autrichien Karl von Frisch (1886-1982), les abeilles ont été utilisées dans les études sur la perception, la mémoire et l'apprentissage. Ses recherches débutées vers 1910 ont été couronnées par le prix Nobel de physiologie médecine (qu'il partage avec Konrad Lorenz et Nikolaas Tinbergen) en 1973. L'une des principales activités des abeilles est le butinage de nectar et/ou de pollen durant laquelle elles visitent toujours la même espèce florale. Elles ne s'orientent vers une autre espèce que lorsque la ressource s'épuise. Ce phénomène appelé « constance florale » est à la base d'une méthodologie proposée par Karl von Frisch, la question posée étant de comprendre comment font les abeilles pour apprendre et mémoriser la distance, le lieu et les caractéristiques de l'espèce florale considérée. Si l'on entraîne les abeilles à reconnaître une tache colorée verte par une récompense de solution sucrée et qu'ensuite on leur propose des taches de différentes couleurs, elles s'orientent

préférentiellement vers le vert. Karl von Frisch a ainsi montré dès 1914 que les abeilles perçoivent le monde en couleurs mais également que le spectre est décalé vers les ultraviolets par rapport au nôtre<sup>81</sup>. Selon le même procédé, il a été montré que les abeilles distinguent aussi les formes. Aujourd'hui, l'on sait qu'elles sont capables de percevoir des images complexes (Avarguès-Weber *et al.*, 2018) telles que des visages humains.

En ce qui concerne la localisation des sources de nourriture (direction et distance) les abeilles utilisent la technique dite de la danse avec différents niveaux de complexité, « la danse frétilante » étant celle qui permet la communication d'informations spatiales aux congénères<sup>82</sup> la plus complète. De façon complémentaire, le comportement trophallaxique<sup>83</sup> permet la transmission d'informations olfactives sur la nature de la source.

Comme la plupart des espèces animales, les abeilles doivent faire face à des changements permanents de leur milieu de vie et doivent donc traiter de façon adaptée et flexible, les informations issues de l'environnement. Le succès évolutif des insectes et des abeilles en particulier, suggère des capacités cognitives élaborées au regard des problèmes écologiques auxquels elles sont constamment confrontées. Il était connu de longue date que les abeilles présentent des formes élémentaires d'apprentissage à partir de l'association entre deux stimuli mais cette capacité offre peu de flexibilité comportementale face à des stimuli nouveaux et des situations complexes. Plus récemment et grâce à leur sens de l'olfaction très développé, il a été possible de montrer la richesse cognitive et la grande capacité d'apprentissage des abeilles. Les recherches utilisent fréquemment un protocole

---

81. Ce phénomène constitue un mécanisme de co-évolution caractéristique fleurs/pollinisateurs dans la mesure où de nombreuses fleurs présentent des reflets dans l'ultraviolet.

82. La danse frétilante est un système de communication qui permet de transmettre des informations sur la distance et la direction d'une source de nourriture jusqu'à plusieurs kilomètres.

83. Etymologiquement « trophallaxie » signifie échange de nourriture pour lequel chez les abeilles le proboscis est impliqué.

appelé conditionnement olfactif du réflexe d'extension du proboscis<sup>84</sup> (PER en anglais pour *Proboscis Extension Reflex*) chez des abeilles immobilisées (Giurfa et Sandoz, 2012). Dans le dispositif expérimental, chaque abeille est fixée à un tube dont la tête émerge (Figure 9). Les seuls mouvements possibles sont ceux des antennes (organes chimio-sensibles) et des parties buccales (mandibules et proboscis). Lorsqu'une abeille affamée est stimulée avec une solution sucrée elle étire son proboscis pour atteindre la solution (comportement que l'on retrouve dans la trophallaxie). Les odeurs ne provoquent pas cette réponse comportementale chez les animaux non entraînés. En revanche, un conditionnement classique de type pavlovien avec une odeur qui précède la solution sucrée est facilement obtenu. Autrement dit, lorsque le conditionnement est établi, l'odeur seule déclenche le réflexe d'extension du proboscis. Le conditionnement olfactif d'extension du proboscis peut être obtenu en substituant à la solution sucrée une dépolarisation provoquée d'un neurone particulier appelé VUMmx1 qui constitue donc le corrélât neuronal du renforcement de solution sucrée dans le cerveau de l'abeille (Hammer, 1993).



**Figure 9** | Abeille immobilisée : seuls les mouvements des antennes sur les côtés de la tête (organes chimio-sensibles) et des parties buccales en particulier le proboscis (visible ici), sont possibles.

À partir de ce protocole, de nombreux travaux ont montré chez les abeilles des capacités d'apprentissage d'associations simples mais

84. *Proboscis* vient du grec qui signifie trompe.

également de résolution de problèmes complexes qualifiés de discriminations complexes non linéaires. Par exemple, des abeilles sont récompensées à la suite de la présentation d'une odeur X et récompensées de même à la suite de la présentation d'une odeur Y. En traitement linéaire, si X est récompensé et Y est récompensé alors la combinaison des deux odeurs XY délivrées simultanément doit être aussi récompensée, autrement dit doit déclencher la réponse d'extension du proboscis. Les expériences montrent que si les odeurs XY délivrées simultanément ne sont pas récompensées, les abeilles apprennent – dans une série de présentation aléatoire – à ne pas répondre à ce couplage de stimulations olfactives tout en répondant individuellement à chaque odeur. Pour un cerveau minuscule contenant moins d'un million de neurones, de telles capacités cognitives peuvent surprendre mais les substrats neurobiologiques de ces apprentissages différenciés sont désormais bien décrits (Devaud *et al.*, 2015). Schématiquement, le système olfactif de l'abeille est une structure à trois étages : les récepteurs olfactifs situés au niveau des antennes envoient les informations vers un premier centre nerveux appelé lobe antennaire (considéré comme la structure équivalente du bulbe olfactif chez les vertébrés) puis vers les corps pédonculés (*mushroom bodies* en anglais). Les lobes antennaires sont les neuropiles (tissus spécialisés dans le traitement d'informations sensorielles spécifiques) olfactifs primaires permettant de traiter et coder l'information issue des récepteurs périphériques. Les corps pédonculés qui reçoivent ces informations constituent des aires d'intégration de niveau plus élevé et participent aux processus de mémorisation et d'apprentissage. Dans leurs travaux, Devaud et ses collègues bloquent le fonctionnement des corps pédonculés avec un anesthésique local et constatent que les tâches de discriminations non linéaires ne sont plus possibles alors même que les abeilles sont toujours capables d'apprendre des discriminations simples. Ils éclairent ainsi les rôles respectifs des lobes antennaires et des corps pédonculés en fonction de la complexité de la tâche. D'un point de vue neurochimique, il existe au niveau des corps pédonculés des

boucles de rétrocontrôle réalisées par les neurones gabaergiques (le GABA, pour acide gamma-aminobutyrique est le principal neurotransmetteur inhibiteur cérébral). L'inhibition pharmacologique de ces boucles bloque l'apprentissage des discriminations non linéaires. Concrètement, ces boucles de rétrocontrôle empêchent les réponses inappropriées (telles que le réflexe d'extension du proboscis lors du couplage des odeurs XY, cité ci-dessus) ou incorrectes, améliorant ainsi les performances grâce à une plus grande flexibilité cognitive.

Des travaux cités précédemment, il ressort que les abeilles apprennent par association odeur-renforcement alimentaire. Il semble désormais que ce ne soit pas l'unique possibilité. En effet, une équipe française (Cholé *et al.*, 2019) a montré à partir d'analyses comportementales et d'enregistrements des mouvements antennaires qu'un simple contact social (par les antennes) pouvait agir comme un renforcement positif. Dans le protocole, une abeille est immobilisée dans les conditions de la Figure 9, tandis qu'une autre abeille de la même colonie est approchée. Les interactions de contact antennaire et la réponse d'extension du proboscis sont enregistrées. Il ressort chez les abeilles testées qu'un simple contact antennaire avec une congénère induit la réponse d'extension du proboscis. Si un conditionnement olfactif est réalisé, les abeilles manifestent alors rapidement la REP à la seule présentation de l'odeur, comme dans le cas de la récompense alimentaire sucrée. Ce résultat montre qu'il s'agit ici d'un mécanisme d'apprentissage social jusqu'alors soupçonné et qui joue probablement un rôle important dans l'optimisation de l'exploitation des ressources par les abeilles.

Depuis quelques années, le sort des abeilles est devenu inquiétant avec une surmortalité très élevée et l'effondrement des colonies. Substances chimiques, changements climatiques, parasites, frelons asiatiques, monocultures... les causes sont nombreuses. La question qui se pose est de savoir si l'intelligence des abeilles leur permettra de s'adapter, de survivre et de continuer à jouer leur rôle clé dans les écosystèmes.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Avarguès-Weber A, d'Amaro D, Metzler M, Finke V, Baracchi D, Dyer AG. (2018). Does holistic processing require a large brain ? Insights from honeybeed and wasps in fine recognition tasks. *Frontiers in Psychology*, 9. doi.org/10.3389/fpsyg.2018.01313
- Baudou A. (2017) Les abeilles et Mélissa, du symbole universel à l'hapax mythologique. *Cahiers des Études Anciennes*. 54, 95-125.
- Cholé H, Carcaud J, Mazeau H, Famié S, Arnold G, Sandoz JC. (2019) Social contact acts as appetitive reinforcement and supports associative learning in honeybees. *Current Biology*. 29, 1407-1413.
- Devaud JM, Papouin T, Carcaud J, Sandoz JC, Grünewald B, Giurfa M. (2015) Neural substrate for higher-order learning in insect : Mushroom bodies are necessary for configural discriminations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 112. doi : 10.1073/pnas.1508422112.
- Giurfa M, Sandoz JC. (2012) Invertebrate learning and memory : Fifty years of olfactory conditioning of the proboscis extension response in honeybees. *Learning & Memory*. 19, 54-66. doi : 10.1101/lm.024711.111.
- Hammer M. (1993) An identified neuron mediates the unconditioned stimulus in associative olfactory learning in honeybees. *Nature*, 366, 59-63.

## LE NEZ DU VER *UNE HISTOIRE DE NEURONES*

---

Si l'aplysie est un modèle animal prisé des biologistes (environ 5 000 occurrences dans *PubMed*), il est une autre bestiole qui a énormément plus de succès : le petit ver nommé *C. elegans* (près de 32 000 occurrences dans *PubMed*). Désolé, il faut toujours le nommer ainsi car il ne possède pas de nom vernaculaire. C'est un petit animal, soit mâle soit hermaphrodite (nom complet *Caenorhabditis elegans*), de l'embranchement des nématodes, presque transparent et non parasitaire. Il mesure un millimètre de longueur à l'âge adulte et son apparente simplicité anatomique cache en réalité un organisme multicellulaire complexe. La physiologie de cet animal a de longue date éveillé la curiosité des scientifiques, en particulier au niveau de ses capacités sensorielles et notamment au regard des stimuli chimiques.

*C. elegans* est composé de moins d'un millier de cellules et parmi celles-ci, de très exactement 302 cellules nerveuses, dont le nombre et la position sont relativement constants d'un individu à un autre. Ce nombre représente le plus petit système nerveux connu, et le comparer à celui de l'espèce humaine (environ 100 milliards de neurones) donne le vertige (Tableau 2). Dans un travail remarquable (White *et al.*, 1986), l'ensemble des connexions neuronales de *C. elegans* (dont

un peu plus de 7 000 synapses chimiques<sup>85</sup>) a été reconstitué, donnant naissance à un niveau concept : le connectome<sup>86</sup>. Par comparaison, chez les mammifères une seule cellule nerveuse peut former plus de 10 000 synapses ! Peu de neurones certes, mais beaucoup de gènes : le séquençage du génome de *C. elegans* réalisé en 1998<sup>87</sup> révèle plus de 20 000 gènes soit les 2/3 du nombre de gènes dans l'espèce humaine. Il démontre surtout qu'à l'échelle moléculaire, il existe un fort degré de similitude entre le système nerveux d'animaux prétendument inférieurs comme les nématodes et celui d'animaux censément plus évolués comme les vertébrés. D'ailleurs, malgré son système nerveux minimaliste, *C. elegans* n'en est pas moins parfaitement adapté à son environnement qui lui permet d'accomplir toutes les fonctions essentielles. Il réalise une large palette de comportements : se déplacer, se nourrir, se reproduire... Nombre de ses comportements dépendent de ses systèmes sensoriels qui captent des informations relatives notamment à la douleur, à la température, à la pression osmotique, à l'oxygène et au CO<sub>2</sub> et naturellement aux molécules volatiles odorantes.

**Tableau 2** | Nombre de neurones chez quelques espèces animales. Il s'agit d'estimations, sauf pour *C. elegans*.

Espèce	Nombre de neurones
<i>C. elegans</i>	302
Escargot	11 000
Grenouille	16 000 000
Souris	75 000 000
Chat	1 000 000 000
Chimpanzé	7 000 000 000
Homme	100 000 000 000

85. On trouve aussi des jonctions neuromusculaires et des synapses électriques.

86. À partir de 2005, les scientifiques ont réfléchi puis débuté la mise en œuvre (*Human Connectome Project*) d'un travail équivalent à celui de White chez l'homme.

87. Genome sequence of the nematode *C. elegans* : A platform for investigating biology. The *C. elegans* Sequencing Consortium. *Science* 1998 ; 282 : 2012–8.

Comme d'autres animaux *C. elegans* utilise son système olfactif pour ajuster ses comportements sociaux, pour la recherche de nourriture et pour éviter les agents pathogènes. Chez cette espèce, les substances olfactives attractives sont les nutriments, les minéraux et les odeurs qui signalent la présence de bactéries (ici, des proies) à proximité. La chimiotaxie<sup>88</sup> en relation avec ces substances attractives induit un pattern spécifique de mouvement – similaire à celui des bactéries – en fonction de la concentration des molécules attractives. Le mécanisme observé est d'ailleurs le même lorsqu'il s'agit de phéromones. À l'inverse, *C. elegans* présente un comportement d'évitement stéréotypé à de nombreuses molécules odorantes ainsi qu'à d'autres molécules, comme le CO<sub>2</sub> par exemple.

Du point de vue structural, *C. elegans* est doté de trois types de neurones chimiosensibles notés AWA, AWB et AWC qui participent à la détection des molécules volatiles odorantes. Contrairement aux mammifères, chacun de ces trois types de neurones exprime un large répertoire de récepteurs, puisque les gènes codants pour plus de 700 récepteurs olfactifs ont été identifiés dans le génome de *C. elegans*. En outre, les neurones vont par paires et il peut exister une asymétrie de réception conduisant à la perception différenciée de plusieurs odorants. Ainsi, il a été montré que si le récepteur olfactif STR-2 est exprimé au niveau de l'un des deux neurones de la paire AWC (on le nommera alors AWC<sup>on</sup>), il permettra à *C. elegans* de percevoir la butanone. Le fait qu'il ne soit pas exprimé dans le second neurone de la paire (on le nommera alors AWC<sup>off</sup>) va lui permettre de percevoir la pentanédione. En revanche, si STR-2 est exprimé simultanément sur les deux neurones de la paire AWC, l'animal ne fera plus la différence entre les deux odorants (Wes et Bragmann, 2001).

---

88. Comme indiqué dans d'autres chapitres, la chimiotaxie est le phénomène par lequel des bactéries ou d'autres organismes, des cellules... se dirigent ou dirigent leurs mouvements en fonction de certaines caractéristiques chimiques présentes dans leur environnement.

Lors du développement embryonnaire (<https://www.youtube.com/watch?v=M2ApXHhYbaw>), il est possible à l'aide d'un faisceau laser de procéder à la destruction sélective de l'un ou l'autre des trois types de neurones cités précédemment. Grâce à cette technique, il a été montré (Bargman *et al.*, 1993 ; Troemel *et al.*, 1997) que l'inactivation des neurones de type AWA et AWC supprimait la plupart des réponses aux odeurs attractives tandis que l'inactivation des neurones de type AWB supprimait la plupart des réponses aux odeurs aversives. Ainsi, une molécule telle que le diacétylène par exemple, codée par le gène *odr-10*, induit chez *C. elegans* des réponses attractives en se liant à des récepteurs « AWA ». Si ces derniers sont inactivés, le ver ne produit plus de réponses spécifiques à la présentation du diacétylène alors qu'il manifeste toujours un comportement répulsif à d'autres molécules comme la pyrazine par exemple, *via* les neurones AWB. Toutefois, un mutant *odr-10* chez lequel la forme fonctionnelle s'exprime dans les neurones AWB plutôt que dans les neurones AWA perçoit le diacétylène, mais dans ce cas il n'est plus attiré mais repoussé par le diacétylène ! Cela signifie que la nature attractive/répulsive de l'odeur est codée par le type de neurone stimulé plutôt que par les caractéristiques de la molécule et du récepteur activé<sup>89</sup>.

Du point de vue du fonctionnement, la modulation de la réponse comportementale s'opère à tous les échelons du circuit neuronal. À titre d'exemple, les neurones de type AWC (à l'instar des autres neurones sensoriels) sont en relation avec plusieurs types d'interneurones. Si les neurones AWC détectent une odeur attractive, ils répondent par une hyperpolarisation et une diminution de la libération de neurotransmetteur (ici le glutamate) au niveau d'un interneurone spécifique nommé AIY, ce qui a pour conséquence de réduire fortement les comportements de rotation et d'exploration

---

89. Dans l'espèce humaine, cette question de la relation entre les caractéristiques de la molécule odorante et sa perception hédonique (agréable/désagréable) est toujours d'actualité.

de *C. elegans*. En revanche, un brusque retrait de l'odeur attractive excite la réponse glutamatergique au niveau d'un autre interneurone nommé AIB, ce qui conduit à augmenter les comportements de rotation et d'exploration de *C. elegans* (Chalasan *et al.*, 2007).

Du point de vue fonctionnel et malgré son faible nombre de neurones, *C. elegans* est capable d'apprentissage. L'odeur de certaines bactéries pathogènes est aversive et conduit naturellement à un comportement d'évitement. Toutefois, l'odeur d'autres bactéries pathogènes s'avère ne pas être aversive et il a été mis en évidence (Zhang *et al.*, 2005) que c'était l'apprentissage de l'odeur associée à la pathologie qui induisait l'évitement vis-à-vis de l'odeur apprise (*via* un mécanisme sérotoninergique). D'ailleurs d'autres stimuli (relatifs à la thermoréception, par exemple) évoquent des apprentissages olfactifs chez *C. elegans*, telle que la surabondance ou la rareté alimentaire, avec des circuits neuronaux différenciés entre les réponses innées et les réponses acquises. En laboratoire, si les animaux sont élevés en présence de nourriture dans un environnement dont la température oscille autour de 20 °C et qu'ensuite, ils sont placés dans un environnement sans nourriture où un gradient de température est établi, *C. elegans* se déplace vers l'endroit où la température est la plus proche du milieu originel. L'inverse est observé si les animaux ont été élevés initialement à cette température mais sans nourriture, donc affamés (Li et Liberles, 2015).

En conclusion, il faut reconnaître qu'à force de lui *tirer les vers du nez*, *C. elegans* malgré la distance évolutive qui le sépare des mammifères et de l'espèce humaine en particulier, fournit de très nombreuses et singulières informations sur le fonctionnement du système olfactif, depuis les récepteurs jusqu'aux comportements induits, en passant par les voies de signalisation moléculaire. Il révèle également que ce modèle binaire attraction/aversion vis-à-vis des odorants, présente un certain degré de plasticité. Finalement, il n'est pas aberrant de poser l'hypothèse selon laquelle l'évolution aurait largement développé cette plasticité perceptive qui rend la valence

hédonique (agréable/désagréable) des odeurs chez l'homme si difficile à appréhender.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Bargmann CI, Hartweg E, Horvitz HR. (1993) Odorant-selective genes and neurons mediate olfaction in *C. Elegans*. *Cell*, 74, 515-527.
- Chalasanani SH, Chronis N, Tsunozaki M, Gray JM, Ramot D, Goodman MN, Bargmann CI. (2007) Dissecting a circuit for olfactory behaviour in *Caenorhabditis elegans*. *Nature*, 450, 63-70.
- Li Q, Liberles SD. (2015) Aversion and attraction through olfaction. *Current Biology*, 25, 20-29.
- Troemel ER, Kimmel BE, Bargmann CI. (1997) Reprogramming chemotaxis responses : sensory neurons define olfactory preferences in *C. Elegans*. *Cell*, 91, 161-169.
- Wes PD, Bargmann CI. (2001) *C. Elegans* odour discrimination requires asymmetry diversity in olfactory neurons. *Nature*, 410, 698-701.
- White JG, Southgate E, Thomson JN, Brenner S. (1986) The structure of the nervous system of the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London – Series B : Biological Sciences*, 314, 1-340.
- Zhang Y, Lu H, Bargmann CI. (2005) Pathogenic bacteria induce aversive olfactory learning in *Caenorhabditis elegans*. *Nature*, 438, 179-184.

## LE NEZ DE LA SOURIS *UNE HISTOIRE DE DÉRIVE*

---

Dans le domaine de l'olfaction, le nez de la souris est un modèle de choix pour la recherche (voir aussi « *Le nez du rat* ») et les histoires scientifiques ne manquent pas. Parmi les découvertes récentes les plus étonnantes, figure incontestablement celle de l'évolution des patterns d'activations neuronales lors de stimulations identiques répétées. Ce phénomène (connu sous le terme *representational drift* en anglais) intrigue les neuroscientifiques dans la mesure où il était supposé depuis longtemps (1) qu'une même stimulation devait produire des schémas identiques ou stables d'activation neuronale, le corollaire étant que (2) la différenciation d'activation neuronale devait survenir lors des modifications des caractéristiques de la stimulation.

En réalité, dans ce processus de fonctionnement cérébral, pour une même stimulation répétée de nombreuses fois, les techniques d'enregistrement de l'activité de populations de neurones spécifiques, font apparaître progressivement une activation différenciée de neurones alors même que la représentation (une image, un son, une odeur...) ne change pas. Des chercheurs de l'université de Columbia aux États-Unis (Schoonover *et al.*, 2021) ont abordé cette question sous l'angle du système olfactif en implantant des microélectrodes dans le

cortex piriforme (région cérébrale impliquée dans l'identification des odeurs) de souris. Ils font sentir la même odeur aux animaux tous les jours pendant environ un mois et enregistrent l'activité neuronale toujours dans la même région<sup>90</sup>. À un instant  $t$ , l'odeur provoque l'activation d'un groupe spécifique de neurones mais au fil du temps (et donc de la répétition de la stimulation avec la même odeur), la composition du groupe de neurones activés évolue progressivement. Ainsi, d'un jour à l'autre, certains neurones cessent de répondre et d'autres (qui ne l'étaient pas auparavant) sont activés. Au bout d'un mois, le schéma d'activation neuronale est totalement différent du schéma initial d'activation. En d'autres termes, le groupe de neurones activés qui représentait l'odeur de pomme le premier jour de l'expérience devient au fil du temps, aussi différent que peut l'être le groupe de neurones activés par une autre odeur que celle de la pomme.

Le système nerveux est connu pour sa flexibilité (ou plasticité) et l'activité neuronale change logiquement au fil des jours lorsque nous apprenons ou que nous acquérons de l'expérience, y compris à l'âge adulte. Ce qui est relativement inattendu ici, c'est que même en l'absence d'apprentissage ou de changement d'expérience, l'activité neuronale dérive au cours du temps. D'ailleurs, les chercheurs ont poursuivi leurs expériences à partir d'un test de conditionnement aversif classique, en associant l'odeur avec un léger choc électrique. Dans cette situation (où il apparaît primordial de bien identifier le stimulus odeur pour éviter le choc électrique), le schéma d'activation neuronale change également, ce qui confirme que la représentation du stimulus (ici l'objet odeur) reste stable malgré la dérive d'activation neuronale<sup>91</sup>. Enfin, les chercheurs ont travaillé sur la vitesse

---

90. Il leur aura fallu pas moins de quatre années pour mettre au point une méthode fiable d'enregistrement électrophysiologique qui garantisse le fait que ce sont bien les mêmes neurones qui sont concernés et que les résultats ne correspondent pas à une « dérive d'enregistrement ».

91. La traduction littérale de *representational drift* (en français dérive représentationnelle) est ambiguë car elle suggère une modification de représentation mentale ce qui n'est pas le cas ; la dérive correspond aux modifications de la représentation de l'activité des neurones étudiés.

d'évolution des patterns d'activation des neurones. L'exposition quotidienne régulière au même odorant ralentit progressivement la vitesse de dérive, en revanche si l'exposition est temporairement suspendue, la vitesse de dérive augmente à nouveau lors des stimulations subséquentes.

Le cortex piriforme (et les systèmes sensoriels en général) constitue un juste milieu entre, à titre exemple, la nature statique des connexions cérébrales qui régissent l'activité des muscles *via* les nerfs d'un côté et toujours à titre d'exemple, la nature éphémère ou diffuse de certains souvenirs d'un autre côté. Assez logiquement, les travaux initiaux sur la dérive se sont intéressés à la mémoire et l'apprentissage spatial. En effet, on trouve dans les hippocampes des cellules de lieux qui correspondent à une catégorie de neurones activés de manière sélective dans l'apprentissage spatial. Ainsi, un déplacement donné d'un point A à un point B *via* un trajet spécifique, déclenche un schéma type d'activation de neurones. Mais l'environnement, la distance, les points de repères... changent, et le schéma d'activation neuronale lié au parcours initial se modifie naturellement au cours du temps. Toutefois, dans une tâche simple de déplacement exécutée plusieurs fois à l'identique, la dérive progressive d'activation neuronale se produit également. Ainsi, des neuroscientifiques de Boston (Driscoll *et al.*, 2017) ont entraîné des souris à se déplacer à gauche ou à droite dans le cadre d'un paradigme expérimental basé sur le classique labyrinthe en T (T-maze). Cette tâche simple est en grande partie traitée par le cortex pariétal postérieur (en lien avec les hippocampes), région cérébrale impliquée dans le raisonnement et l'apprentissage spatial. Grâce à une technique d'imagerie calcique *in vivo*, les chercheurs ont montré que dans cette région également, les neurones activés changent progressivement au cours du temps, alors même que les rongeurs font toujours le même choix (exemple, se diriger toujours à gauche).

Un autre système sensoriel que l'on pensait très stable car censé encoder fidèlement les informations issues de stimuli identiques, est le système visuel. Simultanément aux travaux sur le cortex piriforme

et les odeurs, des chercheurs israéliens (Deitch *et al.*, 2021) et des chercheurs américains (Xia *et al.*, 2021) ont travaillé sur la dérive d'activation dans le cortex visuel de souris, lors du visionnage répété d'une courte séquence vidéo. Il en ressort que bien que moins spectaculaire qu'au niveau du cortex piriforme, la dérive d'activation existe dans le cortex visuel primaire. Surtout, ces travaux suggèrent que pourraient cohabiter plusieurs niveaux hiérarchiques avec une dérive observable au niveau de l'activation individuelle des neurones et des schémas plus stables à un niveau supérieur.

En tout état de cause, cette histoire de dérive suscite de très nombreuses questions (Rule *et al.*, 2019) qui devraient occuper le débat sur le fonctionnement cérébral ces prochaines années. Si une même odeur perçue régulièrement déclenche un pattern différent d'activation neuronale lors de chaque stimulation, comment comprendre la stabilité de sa représentation au cours du temps avec un tel changement, comment cela se produit-il et qu'est-ce que cela signifie du point de vue fonctionnel ? Comment la dérive est-elle contrôlée, modifiée ou orientée ? Qu'en est-il de la vitesse de changement de la dérive ? Du point de vue du fonctionnement, la dérive est-elle la règle ou l'exception dans le fonctionnement cérébral ? Autrement dit, toutes les aires cérébrales sont-elles concernées par la dérive ou existe-t-il des aires (lesquelles ?) où cela ne se produit pas ? Que se passe-t-il au niveau des aires connectées à une région où la dérive existe, comme dans le cortex piriforme par exemple ? Existe-t-il des schémas de synchronisation de la dérive entre ces aires interconnectées ? Ou existe-t-il une permanence d'activation neuronale à un plus haut niveau d'intégration malgré les changements spécifiques des neurones actifs dans les aires primaires telles que le cortex piriforme ? L'interprétation actuelle la plus consensuelle serait que la dérive puisse correspondre à une manifestation de l'apprentissage (plus largement liée à un processus d'adaptation) qui nécessiterait des « mises à jour », un « tri » des informations stockées ou oubliées et l'incorporation de nouvelles informations.

Le nez de la souris nous fait ainsi comprendre que si les neurosciences ont aujourd'hui une idée assez précise du fonctionnement des neurones individuels, les mécanismes à l'œuvre dans les réseaux neuronaux sont loin d'être compris et *a fortiori* les mécanismes complexes qui régissent les comportements !

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Deitch D, Rubin A, Ziv Y. (2021) Representational drift in the mouse visual cortex. *Current Biology*, 31, 1-13.
- Driscoll LN, Petit NL, Minderer M, Chettih SN, Harvey CD. (2017) Dynamic reorganization of neuronal activity patterns in parietal cortex. *Cell*, 170, 986-999.
- Rule ME, O'Leary T, Harvey CD. (2019) Causes and consequences of representational drift. *Current Opinion in Neurobiology*, 58, 141-147.
- Schoonover CE, Ohashi SN, Axel R, Fink AJP. (2021) Representational drift in primary olfactory cortex. *Nature*, 594, 541-546.
- Xia J, Marks TD, Goard MJ, Wessel R. (2021) Stable representation of a naturalistic movie emerges from episodic activity with gain variability. *Nature Communications*, 12, 5170.



## LE NEZ DU CRICQUET *UNE HISTOIRE D'EXPLOSIF*

---

À la suite de conflits armés, des zones très étendues dans de nombreuses régions du monde sont envahies d'engins explosifs dissimulés qui en empêchent totalement l'accès. Des chantiers de déminage sont mis en place mais les moyens classiques demandent un temps considérable et les nez électroniques restent à ce jour moins performants en termes de praticabilité, de sensibilité, de variété dans la détection et de stabilité au cours du temps que les nez biologiques. C'est pourquoi les animaux au flair reconnu comme les chiens ou le cricétome des savanes<sup>92</sup> par exemple, sont régulièrement sollicités. Depuis quelques années, l'armée américaine investit aussi beaucoup d'argent sur l'utilisation des insectes pour le repérage des explosifs et l'équipe du professeur Raman à Washington est l'une des principales

---

92. Le cricétome des savanes est un rongeur d'origine subsaharienne, une sorte de gros rat dont le plus emblématique est sans doute le dénommé Mawaga utilisé au Cambodge pendant plusieurs années pour déminer de vastes zones. Son poids lui permettait (décoré pour services rendus en 2021, il est mort en janvier 2022) de se poser sur une mine sans la déclencher. De surcroît, la détection qui ne repose pas sur l'odeur de la ferraille (comme les détecteurs de métaux) mais sur l'odeur de l'explosif, évite les confusions. Magawa pouvait passer au peigne fin un terrain d'une centaine de m<sup>2</sup> en 30 minutes, là où un humain équipé d'un détecteur de métaux exécute durant plusieurs heures un travail à haut risque.

bénéficiaires. Cette équipe travaille avec des criquets (*Schistocerca americana*) dont l'odorat (comme chez de nombreux insectes) est remarquable.

Tout en recourant à l'utilisation de ces insectes comme détecteurs d'engins explosifs, les chercheurs ont apporté une contribution majeure à la connaissance du fonctionnement du système olfactif d'un point de vue neurophysiologique.

Dans une première étape (Nizampatnam *et al.*, 2018), ils ont procédé à un conditionnement classique (voir aussi « *Le nez du chien* »). Les criquets sont entraînés à associer une odeur avec de la nourriture, ici un brin d'herbe. Après un jeûne de 24 h, ils sont exposés à une odeur (hexanol à l'odeur d'herbe coupée ou l'acétate d'isoamyle à l'odeur de banane, par exemple) puis reçoivent à la suite un brin d'herbe. En seulement quelques présentations (six en moyenne), les criquets apprennent à ouvrir leurs palpes (petits appendices des pièces buccales qui portent les organes sensoriels du goût, du toucher et de l'odorat) à la seule présentation de l'odeur. Le but est ensuite d'implanter des micro-électrodes au niveau de neurones olfactifs capables d'enregistrer leur activité spécifique lors de la présentation d'une odeur particulière, de sorte à recueillir un signal identifiant le stimulus voulu.

Les chercheurs ont donc d'abord cherché à déterminer quels étaient les neurones activés lors de la présentation de vapeurs d'explosifs : le nitrate d'ammonium, le trinitrotoluène ou TNT, le dinitrotoluène ou DNT, le cyclonite RDX et le tétranitrate de pentaérythritol ou PETN, l'un des plus puissants explosifs connus. Cette question du schéma d'activation neuronale à la suite d'une stimulation sensorielle est toujours très débattue en neurosciences (voir aussi « *Le nez de la souris* »), notamment sa constante et ses modifications au cours du temps et en fonction des contextes liés à la stimulation.

Enregistrer l'activité neuronale spécifique à une odeur est une gageure chez un insecte tel que le criquet, car ses antennes contiennent environ 50 000 neurones récepteurs olfactifs (ORs). Dans le lobe

antennaire, les neurones de projection cholinergique et les neurones locaux GABAergiques interagissent pour reformater l'entrée sensorielle reçue des ORs. L'activité spatio-temporelle des neurones de projection est censée représenter le codage de l'identité et de l'intensité de l'odeur. Aussi, à la suite des premiers enregistrements neurophysiologiques, ils ont observé que le schéma d'activation neuronale pour une même odeur, variait en fonction de la présence ou non d'autres odeurs (comme si la stimulation par l'odeur de cookies dans un café ne présentait pas le même schéma d'activation neuronale que cette même odeur de cookies dans un salon de thé).

Cette variabilité correspond évidemment à la réalité écologique, y compris sur un champ de mines où de multiples odeurs viennent stimuler le système olfactif, conjointement à telle ou telle odeur d'explosif. Les chercheurs ont alors développé un algorithme (Nizampatnam *et al.*, 2022) qui exploite deux activités fonctionnelles des neurones : les neurones ON, qui sont activés lorsqu'un odorant est présent, et les neurones OFF, qui ne sont pas activés lorsqu'un odorant est présent mais le sont dès la fin de la présentation de l'odeur. Ainsi, pour s'assurer de la perception d'une odeur apprise par le criquet à la suite du conditionnement, le résultat de la péréquation entre les activations des neurones ON et OFF, lorsqu'il dépasse un certain seuil, permet de déterminer que le criquet perçoit effectivement l'odeur choisie. Finalement, seul un sous-ensemble de neurones associés à une odeur particulière se déclenche lorsque cette odeur est présentée dans un environnement dynamique comprenant d'autres odeurs.

D'un point de vue technique (Saha *et al.*, 2020), ils ont implanté les micro-électrodes sur les neurones cibles (sans affecter par ailleurs le système nerveux) reliées à une LED (*light-emitting diode*) qui s'allume lorsque le criquet perçoit l'odeur de l'explosif à laquelle il a été conditionné. Les chercheurs ont alors réalisé un dispositif en fixant les criquets sur un petit véhicule permettant de les déplacer dans une enceinte où sont délivrées à certains moments et certains endroits des

vapeurs d'explosifs. Grâce à ces cyborgs (organismes cybernétiques), ils ont ainsi pu démontrer l'efficacité de l'ensemble du système.

Les questions suscitées par ces travaux sont nombreuses. À l'avenir, il s'agira notamment de vérifier si ces résultats sont reproductibles chez d'autres espèces, insectes et mammifères notamment. Il s'agira également d'étudier comment d'autres contextes (faim, stress...) et d'autres sources de variabilité telles que la mémoire à court terme par exemple, peuvent affecter le schéma neuronal d'activation d'un même stimulus olfactif, sans en affecter la représentation. Autrement dit, approfondir le compromis entre la stabilité et la flexibilité du codage sensoriel.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Nizampatnam S, Saha D, Chandak R, Raman B. (2018) Dynamic contrast enhancement and flexible odor codes. *Nature Communications*, 9, 3062.
- Nizampatnam S, Zhang L, Chandak R, Li J, Raman B. (2022) Invariant odor recognition with ON-OFF neural ensembles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119, e2023340118.
- Saha D, Mehta D, Altan E, Chandak R, Traner M, Lo R, Gupta P, Singamaneni S, Chakrabartty S, Raman B. (2020) Explosive sensing with insect-based biorobots. *Biosensors and Bioelectronics*. doi :10.1101/2020.02.10.940866.