



## L'olfaction chez les oiseaux : mythe ou réalité ?

par Jacques BALTHAZART<sup>1</sup>

*On pense généralement que les oiseaux ne possèdent que peu ou pas d'aptitude à la détection des odeurs. Cette opinion ignore cependant un bon nombre de faits expérimentaux qui suggèrent ou démontrent que beaucoup d'espèces aviaires possèdent un sens de l'olfaction comparable à celui des autres vertébrés. Nous passons ici en revue une série d'arguments anatomiques, électrophysiologiques et comportementaux qui sont en accord avec cette thèse. Nous discutons enfin du rôle que les odeurs pourraient jouer dans le contrôle des interactions sociales chez les oiseaux.*

### 1. Introduction

L'existence d'un sens olfactif chez les oiseaux a donné lieu à de nombreuses controverses dans la littérature. La majorité des traités de zoologie affirment ou suggèrent fortement que les oiseaux ont un sens de l'olfaction qui est peu ou pas développé (GRASSÉ, 1950; MARSHALL, 1961). On trouve encore très récemment dans le *Handbook of the Birds of the World*, actuellement en cours de publication (DEL HOYO *et al.*, 1992), des déclarations telles que "Généralement le sens de l'olfaction est peu développé chez les oiseaux, peut-être

---

(1) Université de Liège, Centre de Neurobiologie Cellulaire et Moléculaire, Groupe de Recherches en Neuroendocrinologie du Comportement, Liège B-4020, Belgique  
Cette revue a fait l'objet d'une présentation publique, organisée par Aves, le 21 mars 2000 à Liège.

en partie à cause de la régression de la mandibule supérieure du crâne". Ce traité reconnaît tout de même que certaines espèces d'oiseaux, comme les kiwis, diverses espèces de procellariiformes (pétrels, puffins) et les vautours du nouveau monde (Cathartidés), ont probablement un sens olfactif plus développé.



*Fulmar boréal (Fulmarus glacialis), Terschelling (NL). D. Hubaut.*

On peut se demander jusqu'à quel point une telle opinion est réellement basée sur des données scientifiques solides supportées par des observations quantitatives réalisées en conditions contrôlées. Ainsi, il semble que les oiseaux, contrairement aux mammifères, n'utilisent pas de signaux olfactifs pour marquer leur territoire, mais aucune expérimentation systématique n'a été réalisée pour investiguer cette question. Par ailleurs, divers arguments suggèrent que beaucoup d'espèces d'oiseaux seraient capables de percevoir les stimuli olfactifs qui les entourent. Cet article a pour objectif de passer en revue l'ensemble des données qui ont été récoltées au cours des 50 dernières années et qui concernent l'existence ou la non-existence d'un mécanisme développé de perception de signaux olfactifs chez les oiseaux.

Des études anatomiques montrent que la partie du cerveau qui est consacrée spécifiquement au traitement des signaux olfactifs, en l'occurrence les bulbes olfactifs, est relativement petite chez les oiseaux, si on la compare aux bulbes olfactifs des reptiles ou des mammifères. Cependant diverses données indiquent que les oiseaux ne sont pas microsmiques, c'est-à-dire ne sont pas dotés d'un sens olfactif peu ou pas développé. Chez les oiseaux existe en effet une structure constituée d'une cavité nasale, de nerfs et de bulbes olfactifs totalement fonctionnels qui devraient permettre le traitement de l'information liée aux odeurs. Des techniques électrophysiologiques permettent de mettre en évidence une activité électrique déclenchée, tant au niveau des nerfs et des bulbes olfactifs que de diverses parties du cerveau, suite à l'exposition à des odeurs particulières. Enfin il existe de nombreuses données comportementales qui suggèrent fortement, et dans certains cas précis démontrent, que les oiseaux utilisent la perception des odeurs dans leur vie quotidienne, soit pour localiser leur nourriture, soit au niveau de leur interaction avec leurs partenaires.

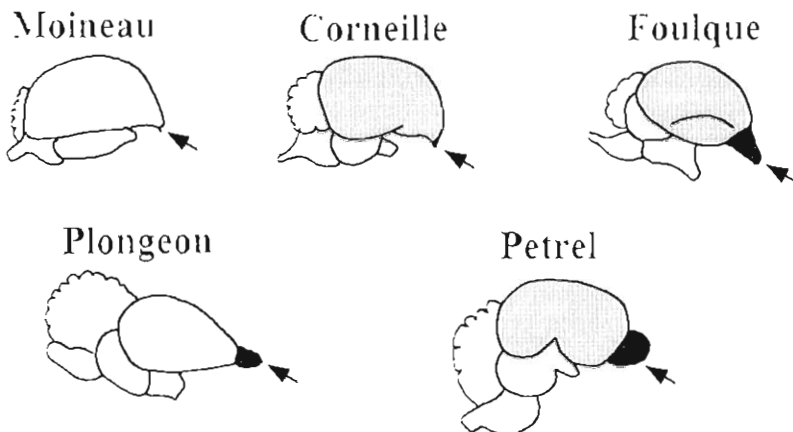


Fig. 1 - Représentation schématique en vue latérale du cerveau de quelques espèces d'oiseaux illustrant les variations interspécifiques de la taille des hémisphères cérébraux (en gris) et des bulbes olfactifs (en noir, flèche). Dessin modifié d'après Wenzel (1971a). - Schematic representation in lateral view of the brain in a few avian species illustrating interspecific variations in the size of the telencephalon (gray) and olfactory bulbs (black, arrow). Modified from Wenzel (1971a).

Nous défendons dans cette revue que l'opinion selon laquelle les oiseaux possèdent un sens de l'olfaction peu ou pas développé résulte simplement d'une vision anthropomorphique du monde qui conduit à penser que les oiseaux ne possèdent pas de sens olfactif parce qu'ils sont dépourvus d'un nez mobile et ne peuvent pas renifler l'air ambiant, ce qui donne l'impression qu'ils sont insensibles aux odeurs qui les entourent. Les résultats des travaux scientifiques qui soutiennent cette thèse sont résumés ici.

## 2. Aspects anatomiques

D'un point de vue morphologique, la narine des oiseaux est parfaitement développée. On retrouve au niveau du bec les deux narines externes qui font communiquer l'air extérieur avec des cornets olfactifs bien développés qui sont tapissés d'un épithélium sensible, l'épithélium olfactif (BANG, 1960; BANG, 1965; WENZEL, 1971a; WENZEL, 1973). A ce niveau les odeurs sont perçues et transformées en signaux électriques. Ces signaux sont transmis par les axones du nerf olfactif, qui pénètre dans le cerveau par les bulbes olfactifs, petites structures situées à l'avant du cerveau. C'est à leur niveau que se fait le premier stade d'analyse de l'information olfactive. Celle-ci est alors transmise à d'autres zones du cerveau où est exploitée l'information qui a été ainsi perçue. L'analyse morphologique simple démontre donc que les oiseaux sont pourvus d'un système olfactif qui doit pouvoir être fonctionnel.

La comparaison des systèmes olfactifs réalisée chez une diversité d'espèces d'oiseaux démontre des variations extrêmement importantes de la taille et de la complexité des structures impliquées dans l'olfaction et ce en rapport avec le comportement des espèces. Ainsi les espèces qui, comme les vautours américains, utilisent l'olfaction pour localiser leur nourriture, possèdent des cornets olfactifs beaucoup plus ramifiés et complexes que les oiseaux chez qui l'olfaction joue un rôle moindre, comme les pigeons ou les hérons. La grande surface de ces cornets olfactifs permet d'accommoder une beaucoup plus grande surface d'épithélium olfactif et donc de recueillir une beaucoup plus grande quantité d'information olfactive. De même, si on compare la taille relative des bulbes olfactifs d'un grand nombre d'espèces d'oiseaux à la taille de leur cerveau, on remarquera que le pourcentage du volume du cerveau qui est occupé par les bulbes olfactifs varie considérablement (Fig. 1). Ainsi, le diamètre relatif du bulbe olfactif par rapport à celui du cerveau varie de moins de 1% chez les passereaux à plus de 35 % parmi les oiseaux marins qui semblent utiliser des informations olfactives pour détecter leur nourriture (WENZEL, 1980; voir ci-après). La morphologie comparée indique donc que la structure de l'épithélium olfactif et la taille des bulbes olfactifs varient énormément d'une espèce à l'autre et qu'il existe des corrélations entre ces paramètres et le comportement des animaux. Ces corrélations suggèrent que ces variations ont effectivement une signification fonctionnelle.

### **3. Preuves électrophysiologiques de l'existence d'un sens de l'olfaction développé chez les oiseaux**

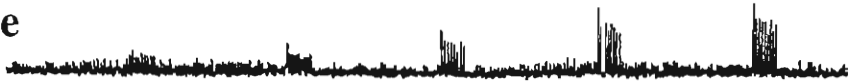
Par des techniques électrophysiologiques, il est possible d'enregistrer les signaux électriques qui soit cheminent à travers les nerfs olfactifs, soit sont propagés à l'intérieur du cerveau dans des zones précises dont on connaît en général le rôle fonctionnel. Si on enregistre les potentiels d'action (signaux électriques) transmis au niveau du nerf olfactif d'une série d'espèces d'oiseaux, on observe une activité électrique intense qui va aller croissante en fonction de la concentration des stimuli olfactifs auxquels va être exposé l'animal (TUCKER, 1965) (Fig. 2). Pour la concentration la plus élevée du stimulus olfactif qui a été utilisé (acétate d'amyle), toutes les espèces étudiées ici présentent une réaction électrique tout à fait nette au niveau du nerf olfactif. Cette réaction électrique diminue avec la concentration du stimulus olfactif, mais certaines espèces, en particulier le vautour américain testé dans cette expérience (*Coragyps atratus* ou Urubu noir), présentent encore une réaction tout à fait claire, même à la concentration en stimulus la plus faible. De façon intéressante, le rat (*Rattus norvegicus*), qui est considéré comme une espèce macrosmique (puisqu'il utilise abondamment les signaux olfactifs dans sa vie sociale et la recherche de sa nourriture), ne présente plus de réponse aux concentrations les plus faibles en acétate d'amyle. Ceci suggérerait donc que certains oiseaux au moins seraient plus sensibles aux signaux olfactifs que le rat (WENZEL, 1971a).

Il est également possible d'enregistrer les signaux électriques générés dans le cerveau, au niveau du bulbe olfactif, par l'exposition à des stimuli olfactifs. Chez une variété

## Epervier



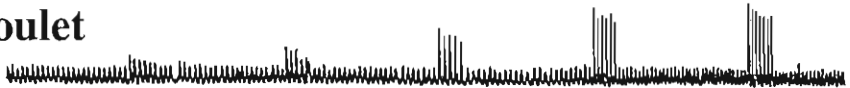
## Oie



## Vautour



## Poulet



## Rat



$10^{-3}$        $10^{-2.75}$        $10^{-2.5}$        $10^{-2.25}$        $10^{-2}$

Fig. 2 - Réponses électrophysiologiques primaires enregistrées au niveau du nerf olfactif chez quelques espèces d'oiseaux et chez le rat en réponse à l'exposition à des concentrations croissantes d'acétate d'amyle, un composé chimique à odeur fruitée. Les concentrations sont exprimées en fractions exponentielles de la vapeur saturante à 20 °C. Dessin modifié d'après Wenzel (1971a). Primary electrophysiological responses recorded on the olfactory nerve in a few species of birds and in rats in response to increasing concentrations of amyl acetate, a chemical with fruity odor. Concentrations are expressed as exponential fractions of the saturating vapor at 20 °C. Modified from Wenzel (1971a).

d'espèces d'oiseaux allant du Pigeon domestique (*Columba livia*) à l'Urubu noir, l'exposition à des concentrations croissantes de différents composés (acétate d'amyle ou pyridine) génère une activité électrique intense au niveau des bulbes olfactifs (SIECK & WENZEL, 1969; WENZEL & SIECK, 1972; MACADAR *et al.*, 1980). Des expériences électrophysiologiques démontrent aussi que l'activité électrique induite au niveau des nerfs olfactifs se transmet dans diverses zones du cerveau. Parmi celles-ci, des parties du ganglion basal et de larges fractions du télencéphale comprenant les zones associatives impliquées dans le décodage et l'utilisation des informations que l'animal collecte à propos du monde extérieur (MACADAR *et al.*, 1980). L'électrophysiologie nous indique donc que d'un point de vue fonctionnel le système olfactif des oiseaux est parfaitement capable de détecter des informations olfactives prélevées dans l'environnement.

#### 4. Les signaux nerveux sont effectivement perçus et modifient la physiologie de l'espèce

Il serait évidemment tout à fait concevable que le cerveau soit capable de réagir aux stimuli olfactifs de l'environnement mais que cette information ne soit, pour diverses raisons, pas disponible pour l'animal, c'est-à-dire que celui-ci ne soit pas capable de les interpréter et donc de les utiliser au niveau de sa biologie. Diverses expériences physiologiques montrent cependant que ce n'est pas le cas. Le premier type d'expérience qui peut être réalisé consiste à enregistrer les réactions organiques d'un animal, comme la vitesse de la respiration et la fréquence cardiaque, à l'exposition à diverses odeurs. On a ainsi pu démontrer que l'exposition à de très faibles concentrations de substances olfactives telles que l'acétate d'amyle modifie de façon tout à fait significative la fréquence cardiaque ou respiratoire chez l'Oie cendrée (*Anser anser*) ou le Pigeon domestique (NEUHAUS, 1963; WALKER *et al.*, 1986). Chez une autre espèce réputée macrosmique, le Puffin des anglais (*Puffinus puffinus*), on a pu démontrer que l'exposition à divers types de stimuli olfactifs provoque une accélération de la fréquence respiratoire. Cette accélération est liée à la concentration des substances olfactives utilisées, mais aussi à leur nature, les animaux réagissant à une série de composés chimiques comme l'acétate d'amyle et la pyridine, mais aussi à l'odeur de poisson, qui représente un stimulus physiologique puisque constituant une partie importante de leur nourriture (voir WENZEL, 1971a; WENZEL, 1973 pour discussion).

Ces expériences démontrent donc que l'oiseau est sensible aux stimuli olfactifs de l'environnement. La nature de cette réponse est cependant difficile à quantifier et la sensibilité des oiseaux aux stimuli olfactifs est difficile à mesurer étant donné que les réponses sont en général de type tout ou rien, ce qui rend difficile l'obtention de mesures quantitatives.

Les psychologues ont cependant développé une série de techniques qui permettent effectivement de demander à l'animal quelle est sa sensibilité à différents aspects du monde extérieur et de quantifier les réponses de l'animal à des variations relativement minimales de certains paramètres. Ces techniques sont d'utilisation générale et permettent d'étudier tant la vision que l'olfaction ou l'audition. Nous verrons ici comment ces techniques ont été utilisées pour étudier l'olfaction chez les oiseaux.

Les psychologues ont défini l'existence de deux grands types de conditionnement, l'un étant appelé conditionnement pavlovien ou de type 1, l'autre étant appelé conditionnement opérant ou skinnérien ou de type 2. Ces deux types de conditionnement, qui reposent sur des principes largement différents, permettent de poser à l'animal des questions concernant sa perception du monde et c'est à ce titre qu'ils ont été largement utilisés pour étudier l'olfaction chez les oiseaux.

Le principe du conditionnement pavlovien a été, comme son nom l'indique, mis en évidence par Pavlov au cours d'expériences célèbres qu'il a réalisées avec des chiens.

Dans un premier temps, de la nourriture est présentée au chien, ce qui déclenche sa salivation. Ensuite la présentation de nourriture est associée à la présentation d'un stimulus neutre, par exemple une sonnerie. L'animal continue à saliver en réponse à la présentation de nourriture, mais associe cette salivation à la perception du son. Dans un troisième temps, on présente la sonnerie seule et l'animal continue à saliver à la simple audition du stimulus sonore, ayant formé une association entre sonnerie et présentation de nourriture. La sonnerie devient donc un signal avant-coureur de la disponibilité prochaine de nourriture. On peut alors utiliser cette technique pour mesurer qu'elle est la sensibilité auditive de l'animal en diminuant progressivement l'intensité du son et en déterminant jusqu'à quel moment l'animal va commencer à saliver en réponse à la présentation d'un son de plus en plus faible. Au moment où l'animal ne salivera plus, on en déduira qu'on est passé à une intensité sonore inférieure au seuil de détection de l'animal.

On peut utiliser le même principe pour quantifier des réponses olfactives chez les oiseaux. Pour ces expériences, un pigeon est immobilisé dans une cage de conditionnement qui est reliée à un olfactomètre, c'est-à-dire une structure qui permet de diffuser des signaux olfactifs à travers la cage, dont l'air est extrait par un ventilateur, ce qui permet de mettre fin à l'exposition au stimulus olfactif quand l'expérimentateur le désire. Le pigeon est en plus muni de deux électrodes qui vont permettre de mesurer sa fréquence cardiaque et de deux autres électrodes implantées au niveau des os du pubis, qui vont délivrer de légers chocs électriques qui seront un stimulus aversif auquel le pigeon réagira par une augmentation de sa fréquence cardiaque. Dans la première phase de l'expérience, on va associer l'exposition du pigeon à une odeur à la délivrance d'un petit choc électrique au niveau des os pubiens. Ce choc électrique va donc induire une augmentation de la fréquence cardiaque. Mais au cours de ces différents tests, l'animal va associer le stimulus olfactif, s'il est perçu, au choc électrique. Dans un deuxième temps, on pourra donc alors exposer le pigeon uniquement au stimulus olfactif et induire une augmentation de sa fréquence cardiaque. Lorsqu'on a établi ce conditionnement, la diminution de la concentration du stimulus olfactif présenté permet de tester la sensibilité de l'espèce à une substance donnée. L'utilisation de cette technique a ainsi permis de démontrer que les pigeons sont extrêmement sensibles à des concentrations infinitésimales de certains produits comme le butanol, l'acétate de butyle ou l'acétate d'amyle. Cette sensibilité des pigeons aux stimuli odorants est bien contrôlée par le système olfactif et les nerfs olfactifs puisque la section de ceux-ci supprime presque totalement la réponse conditionnée. Cependant une forte augmentation de la concentration des stimuli olfactifs (de 10 à 100 fois) induit à nouveau une augmentation de la fréquence cardiaque due à une perception par d'autres sens tels que le goût et une perception faciale modulée par l'activité du nerf trijumeau (WALKER *et al.*, 1986).

Il est aussi possible de réaliser des mesures de sensibilité olfactive par la technique de conditionnement opérant appelé aussi skinnérien ou de type 2. Dans ce cas l'animal est également entraîné à former une association entre deux types de stimuli, mais c'est ici une réponse comportementale que l'animal doit produire volontairement qui est observée. L'animal est donc l'opérateur dans ce type de conditionnement. Les protocoles expérimentaux sont extrêmement complexes et variés, mais le principe est le suivant :

l'animal doit réaliser une action donnée quand il est mis en présence d'un stimulus et ne pas la réaliser ou en réaliser une autre lorsque le stimulus n'est pas perçu.

Dans les expériences de discrimination olfactive, on entraîne par exemple un pigeon à donner un coup de bec sur une clé de couleur lorsqu'un stimulus est présent et sur une clé d'une autre couleur lorsque le stimulus n'est pas présent. La réponse correcte est récompensée par l'attribution d'une petite quantité de nourriture. La réponse erronée peut être soit ignorée soit punie en plaçant par exemple l'oiseau dans l'obscurité. On peut de cette façon obtenir des mesures de sensibilité olfactive très comparables à celles obtenues par la technique de conditionnement pavlovien (voir MICHELSEN, 1959; HENTON *et al.*, 1966; STATTELMAN *et al.*, 1975; WALKER, 1983 pour des exemples de ce type d'études).

De plus cette approche permet de démontrer que les pigeons sont aussi sensibles à de très faibles variations de concentration de stimulus olfactif. Il est en effet important d'un point de vue fonctionnel qu'un sujet puisse aussi déterminer si l'intensité d'un stimulus olfactif est croissante ou décroissante. En effet l'animal qui tenterait de localiser sa nourriture de manière olfactive doit pouvoir remonter la trace olfactive de l'aliment qu'il recherche. Il doit donc pouvoir apprécier si la concentration des odeurs augmente ou diminue lorsqu'il se rapproche ou s'éloigne de leur source, et modifier sa route en conséquence. Cette sensibilité à des différences de concentration est appelée seuil différentiel. Elle est du même ordre de grandeur chez le pigeon et chez le rat (DAVIS, 1973).

Toutes les données récoltées tant au niveau physiologique qu'au niveau comportemental et en utilisant les techniques de conditionnement démontrent donc que les pigeons et un certain nombre d'autres espèces d'oiseaux sont dotés d'un sens olfactif parfaitement développé.

## **5. Preuves comportementales de l'utilisation des stimuli olfactifs dans la biologie des oiseaux**

Il existe de nombreuses observations comportementales et de tests comportementaux réalisés dans la nature qui indiquent que l'olfaction est utilisée par un certain nombre d'espèces, soit pour rechercher la nourriture, soit pour localiser leur nid, soit au niveau des relations sociales entre parents et jeunes, ou entre adultes lors des relations sexuelles.

### **5.1. La recherche de nourriture chez le kiwi**

Le kiwi est l'oiseau chez qui la plupart des auteurs s'accordent à reconnaître un sens développé de l'olfaction. Il y a de bonnes raisons biologiques qui justifient l'utilisation de ce type de stimulus puisque le kiwi est un oiseau nocturne qui recherche sa nourriture dans des conditions où la vision est de peu d'utilité. Il est donc raisonnable qu'il ait développé des stratégies alternatives utilisant l'olfaction pour la recherche des aliments.



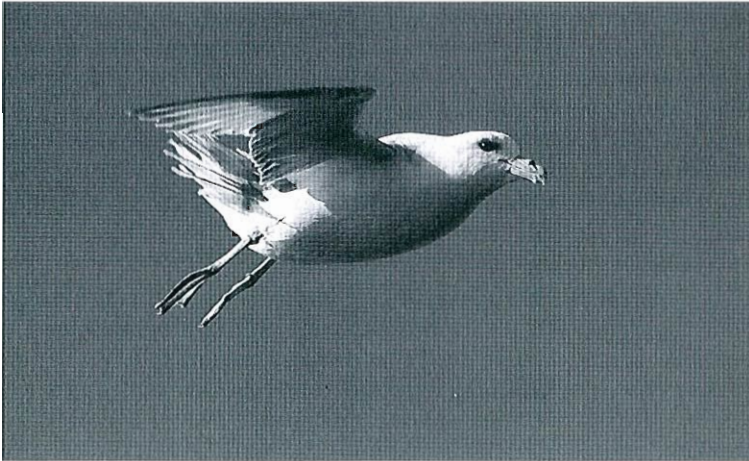
En relation avec ces contraintes écologiques, les bulbes olfactifs du kiwi sont extrêmement développés par rapport à la taille de son cerveau. Des expériences comportementales réalisées dans des conditions contrôlées du laboratoire ont montré que la fréquence respiratoire du Kiwi austral (*Apteryx australis*) augmente de façon marquée lorsqu'on expose l'oiseau d'une part à la lumière, ce qui indique que ce paramètre physiologique est sensible à des modifications de l'environnement, mais aussi lorsqu'on expose l'oiseau aux stimuli odorants divers utilisés couramment en laboratoire (WENZEL, 1971b). Ceci démontre donc que le kiwi perçoit différents types d'odeurs.

Des expériences montrent également que le kiwi utilise la perception des odeurs lors de la détection de ses proies (WENZEL, 1968; WENZEL, 1971b). Il est ainsi capable de détecter la présence de nourriture dans des boîtes fermées par une toile de jute qui empêche l'oiseau de voir, mais pas de sentir, si la boîte est appâtée ou non. Ces boîtes sont disposées en forêt ou dans des volières renfermant des kiwis, ce qui permet à l'expérimentateur le matin de déceler par la présence de trous creusés par le bec du kiwi si celui-ci est allé y chercher de la nourriture ou pas. Ainsi on a pu démontrer que le kiwi perçoit préférentiellement la toile de jute couvrant les boîtes qui contiennent de la nourriture et laissait intacte la toile couvrant des boîtes qui ne contiennent pas d'appât alimentaire.

## 5.2. La localisation de la nourriture en mer par les procellariiformes

La simple observation naturaliste a pu montrer que beaucoup d'espèces de procellariiformes, c'est-à-dire des pétrels et des puffins, s'assemblent fréquemment dans des régions de la mer qui contiennent des poissons ou des débris de poissons. La question qui se pose est de savoir si la localisation de cette source de nourriture se fait par des stimuli olfactifs ou visuels.

Les observations éthologiques suggèrent fortement que la première de ces hypothèses est correcte. En effet lorsqu'un pétrel ou un puffin s'approche d'une source de nourriture, il le fait très souvent en remontant au vent, c'est-à-dire en remontant un gradient potentiel d'odeurs émises par la source de nourriture, et en avançant en zigzag à l'intérieur d'un cône d'odeurs. Au moment où il s'écarte de ce cône et donc sort de la zone de forte concentration en odeur, il fait demi-tour pour rentrer à nouveau dans le cône et se rapprocher progressivement jusqu'à quelques mètres de la source de nourriture (HUTCHISON & WENZEL, 1980). Cette observation est cependant anecdotique et ne prouve pas que l'animal utilise effectivement les stimuli olfactifs pour localiser la source de nourriture. Des expériences réalisées en pleine mer en conditions naturelles apportent cependant des arguments quantitatifs qui suggèrent très clairement que ce sont les stimuli olfactifs qui sont utilisés (GRUBB, 1972; HUTCHISON & WENZEL, 1980). Pour une de ces expériences, les chercheurs ont placé en pleine mer un petit radeau qui pouvait être appâté avec différents types de produits. Ces produits étaient masqués de manière à ce qu'ils ne procurent pas de stimulus visuel, mais permettent une éventuelle détection sur la base de l'odeur. Les produits utilisés étaient soit de l'eau de mer, soit de l'huile de moteur, soit une huile minérale, soit un produit chimique, l'hexane, soit une série de composés en relation avec



*Fulmar boréal*  
(*Fulmarus glacialis*),  
Cap Fréhel. D.  
Hubaut.

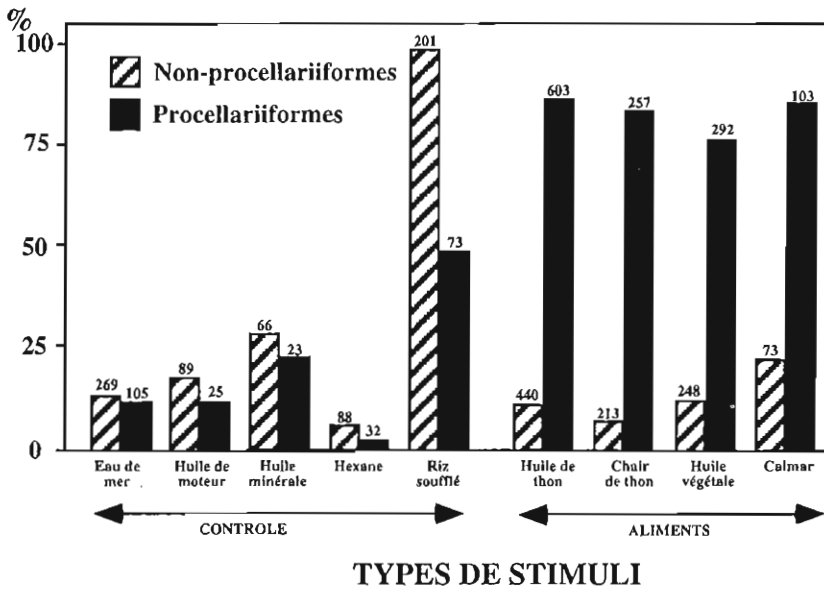


Fig. 3 - Pourcentages d'oiseaux procellariiformes et non-procellariiformes qui approchent à moins de 10 mètres en remontant au vent vers des stimuli olfactifs qui correspondent à des éléments de leur nourriture (aliments) ou à des contrôles. Le nombre total d'oiseaux qui a été observé volant dans la direction choisie (contre le vent en aval des stimuli) est indiqué au sommet de chaque barre. Dessin modifié d'après HUTCHISON & WENZEL (1980).

Percentages of procellariiforms and non-procellariiforms approaching upwind within 10 meters of olfactory stimuli corresponding to food or to control substances. The total number of birds seen flying in the selected direction (against the wind downstream from the stimuli) is indicated at the top of each bar. Modified from HUTCHISON & WENZEL (1980).

l'alimentation des oiseaux de mer : huile de thon, viande de thon compressée, huile végétale ou calmars compressés. Un autre aliment partiellement compressé était aussi utilisé comme contrôle additionnel, du riz soufflé. Le nombre d'oiseaux s'approchant de ces différentes cibles a alors été compté, en considérant d'une part les procellariiformes (albatros, puffins, pétrels...) et d'autre part les autres oiseaux de mer non-procellariiformes, en l'occurrence les laridés, pélicans, cormorans, phalaropes, alcidés etc. L'observateur enregistrait aussi le mode d'approche des oiseaux vers la cible, soit en remontant au vent, c'est-à-dire en étant potentiellement exposé aux odeurs qui étaient émises par la cible, soit en descendant avec le vent dans des conditions telles qu'ils ne pouvaient pas percevoir les stimuli olfactifs éventuellement présents.

Les résultats de cette expérience sont extrêmement parlants. Pour tous les stimuli qui n'ont pas de valeur alimentaire ou pas de composante olfactive nette, c'est-à-dire l'eau de mer ou les huiles de moteur et minérale, l'hexane et le riz, on n'observe pas de différence entre les nombres de procellariiformes et non-procellariiformes qui abordent le radeau. De même il n'y a pas de différence entre les nombres d'oiseaux qui approchent ces stimuli sous le vent et au vent. Cependant les stimuli qui ont une valeur alimentaire pour les procellariiformes, huile de thon, thon et calmars compressés, attirent beaucoup plus souvent les procellariiformes, qui les approchent en remontant au vent, que les non-procellariiformes (Fig. 3) (HUTCHISON & WENZEL, 1980). Lors de l'approche par la direction opposée, en descendant au vent, il n'y a pas de différence de comportement entre procellariiformes et non-procellariiformes. Cette situation qui sert de contrôle lors de l'expérience est utile car elle montre que les différences d'approche entre procellariiformes et non-procellariiformes ne sont manifestes que dans des conditions où les oiseaux sont susceptibles de se servir de leur sens de l'odorat pour détecter la cible. Enfin les non-procellariiformes, en l'occurrence les goélands, sont nombreux à s'approcher, en remontant au vent, du riz soufflé, dont ils sont particulièrement friands et dont l'odeur suffit apparemment à les attirer.

Ces données apportent donc des arguments extrêmement forts suggérant que les procellariiformes utilisent l'olfaction pour localiser leur nourriture. Des conclusions semblables ont été tirées d'expériences au cours desquelles on dénombrait le nombre d'oiseaux s'approchant d'une éponge qui avait été trempée soit dans de l'eau de mer soit dans de l'huile de poisson (GRUBB, 1972). Cette dernière attirait un beaucoup plus grand nombre de procellariiformes, océanites ou Puffins majeurs et fuligineux (*Puffinus gravis* et *P. griseus*) que l'éponge trempée dans l'eau de mer.

### 5.3. Localisation de nourriture chez les vautours du nouveau monde

De façon peut-être moins surprenante, il est particulièrement bien établi que les vautours du nouveau monde (Cathartidés) utilisent l'olfaction de manière intensive pour localiser leur nourriture. L'image de groupes de vautours planant en cercles autour de la carcasse d'un animal mort dans la nature est familière. Il est possible de démontrer que la vision ne joue aucun rôle dans la localisation de ces carcasses. En effet, les vautours



*Urubus à tête noire (Coragyps atratus), Brésil.*  
Th. Mééus.

sont capables d'en détecter la présence à plusieurs kilomètres et sont souvent vus remontant au vent en direction de la carcasse qu'ils ont localisée. Dans des expériences contrôlées, lors desquelles les carcasses ou des sources odorantes synthétiques les imitant (éthyl mercaptans) étaient recouvertes de telle sorte qu'elles ne pouvaient pas être vues depuis les airs, les vautours parvenaient à retrouver très efficacement les carcasses même à partir de distances considérables (STAGER, 1964; WENZEL, 1973). Il ne fait donc aucun doute que les cathartidés utilisent l'olfaction pour localiser leur nourriture et cette capacité est associée à la présence de bulbes olfactifs extrêmement développés chez ces espèces.

#### 5.4. Localisation du nid chez les pétrels et les puffins

Les observations comportementales réalisées dans la nature, en association avec quelques expériences réalisées au laboratoire, démontrent également que diverses espèces de procellariiformes (e.g. Océanite culblanc *Oceanodroma leucorhoa*, Océanite de Wilson *Oceanites oceanicus*, Puffin majeur) utilisent l'olfaction pour localiser leurs nids lors du retour à terre après les pêches en mer. Pétrels et puffins nichent sur des falaises en bord de mer et certaines espèces font leurs nids dans des terriers situés dans de vastes colonies. Les nids peuvent donc être parfois très proches les uns des autres et chaque oiseau doit être capable de localiser son propre nid par rapport à ceux des voisins. On peut imaginer que la femelle restée au nid et les poussins émettent des vocalisations qui permettent au mâle de les retrouver. On a cependant pu montrer que des informations olfactives contribuent également à cette localisation (GRUBB, 1971; GRUBB, 1972). D'une part on démontre lorsqu'on observe les oiseaux sur le terrain que les pétrels retrouvent leurs nids et les distinguent de ceux des voisins même si le nid est inoccupé, donc en l'absence de

stimuli acoustiques qui pourraient provenir du nid. Le pétrel est aussi capable de retrouver son nid par nuit noire ou par temps de brouillard épais. Il atterrit à un endroit très proche de l'entrée du nid et s'y dirige ensuite en marchant. Lorsqu'on observe le trajet qu'effectuent les oiseaux pour rentrer au nid, on remarque que, dans la grande majorité des cas, ils se rapprochent en remontant au vent, soit potentiellement dans un cône d'odeur à concentration croissante qui pourrait être émis par le nid. Lorsqu'on interfère expérimentalement avec ce retour, on observe que la section des nerfs olfactifs désoriente partiellement les oiseaux et les rend incapables de retrouver aisément l'entrée de leur nid.

Finalement des tests réalisés en laboratoire ont montré que ces oiseaux étaient capables de localiser du matériel prélevé dans leurs nids et mis en place au fond d'un des deux bras d'un labyrinthe en forme d'Y. Les pétrels sont ainsi capables de reconnaître avec succès le bras de l'Y qui contient du matériel de leur propre nid par rapport à l'autre bras qui ne contient rien ou contient du matériel provenant du nid d'un autre oiseau.

### **5.5. Sélection de la nourriture chez le poulet**

Des expériences réalisées en laboratoire ont aussi montré que les poulets étaient sensibles aux odeurs associées à la nourriture et les utilisaient pour sélectionner les aliments qu'ils vont toucher du bec et éventuellement ingérer (BURNE & ROGERS, 1996; JONES & ROPER, 1997; BURNE & ROGERS, 1999). Au cours de ces expériences on présente au poulet des petits graviers qui ont la forme et la taille de grains de maïs et qui sont imprégnés d'odeurs diverses. Il s'avère que certaines de ces odeurs favorisent l'approche du poulet et la production de coups de becs alors que d'autres odeurs sont considérées comme répulsives. Certains composés artificiels comme l'acétate d'amyle, lorsqu'ils sont placés à des concentrations croissantes sur les graviers, diminuent progressivement le nombre de coups de becs que les poulets donnent à ces graviers avec une redirection de l'activité vers d'autres graviers. Ces concentrations croissantes d'acétate d'amyle augmentent aussi le nombre de secouements de bec produits par les poulets, un comportement qui chez de nombreuses espèces d'oiseaux semble correspondre à une démangeaison de l'extrémité de la mandibule induite par de fortes odeurs.

De très nombreuses expériences de ce type ont été réalisées et ont permis d'établir une liste d'une quarantaine de composés qui sont détectés olfactivement par le poulet dans ce genre de situation.

### **5.6. Comportement parental chez la tourterelle**

L'ensemble des observations qui ont été présentées jusqu'à présent concernent essentiellement l'utilisation de stimuli olfactifs dans la relation de l'oiseau avec son milieu abiotique, c'est-à-dire avec son environnement physique. Nous considérerons maintenant dans les deux dernières sections de cette revue le rôle potentiel que les odeurs pourraient jouer dans le comportement social des oiseaux, c'est-à-dire dans la relation entre congénères et dans un premier temps dans les relations entre les parents et leurs jeunes.

Il est clairement établi chez les mammifères que la reconnaissance olfactive joue un rôle important dans l'établissement de la relation mère-enfant. D'une part le jeune est capable de reconnaître sa mère à l'odeur et inversement la mère est capable de distinguer son jeune parmi d'autres sur la base de stimuli olfactifs exclusivement.

Très peu d'informations de ce type sont disponibles chez les oiseaux. Une expérience réalisée chez la Tourterelle rieuse (*Streptopelia risoria*) suggère cependant qu'une situation analogue pourrait bien se produire chez les oiseaux (COHEN, 1981). Un chercheur américain a en effet montré que si on imprègne de jeunes tourterelles d'une odeur artificielle (parfum de pomme ou de citron), celles-ci seront progressivement abandonnées par leurs parents, qui cesseront de les nourrir. On postule donc que l'odeur interfère avec la relation sociale entre le parent et le jeune en inhibant le nourrissage des oisillons. Des expériences contrôlées démontrent que l'on peut exclure une toxicité du produit odorant dans l'induction de cet abandon. En effet, si on injecte le produit odorant de manière sous-cutanée aux jeunes oiseaux, aucun abandon de ceux-ci ne se produit. Ceci indique bien que c'est la composante odorante du produit placé sur la peau des individus qui interfère avec la relation sociale entre les parents et leurs jeunes.

Une des interprétations possibles de cette expérience serait que les parents reconnaissent olfactivement leurs jeunes et que les odeurs artificielles placées sur ceux-ci empêcheraient cette reconnaissance. Les expériences complémentaires qui permettraient de confirmer cette théorie n'ont cependant pas été réalisées à ce jour.

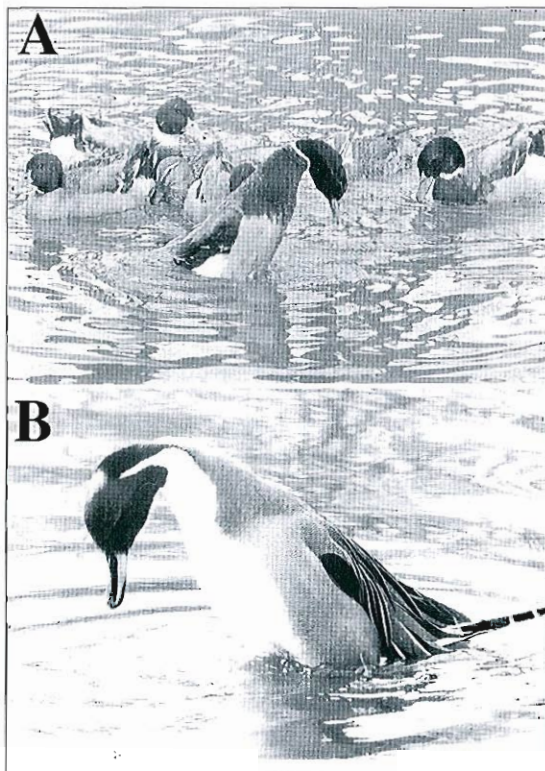
## 5.7. Relations sociales et sexuelles chez les canards

Au cours de mon travail de doctorat, dans les années 70, je me suis intéressé, sous l'impulsion du Professeur Schoffeniels, qui dirigeait à l'époque le Laboratoire de Biochimie Générale et Comparée à la faculté de Médecine de l'Université de Liège, au rôle potentiel que pourraient jouer les odeurs dans le contrôle des interactions sociales chez le Canard colvert (*Anas platyrhynchos*). Au cours du cycle annuel, le Canard colvert passe par différents phases. Après la mue, qui a lieu au début de l'automne, les mâles s'assemblent en groupes de quatre à cinq individus et réalisent une série d'activités de parade, qui sont appelées parades sociales ou jeux d'ensemble, au cours desquelles ils exécutent une série d'actions stéréotypées qui ont été appelées jet d'eau, secouement introductif, balançoire... (Fig. 4). Ces comportements ont deux fonctions principales apparentes : d'une part ils permettent une compétition entre mâles pour la possession des femelles, d'autre part ils sont dirigés vers la femelle afin de la séduire et de former des couples reproducteurs stables qui dureront toute la saison de reproduction. Ces parades sont observées de façon intense entre les mois de septembre et de février. Ensuite les activités strictement sexuelles prennent le dessus et de nombreux accouplements ont lieu qui culminent en fréquence au mois de mars. Enfin, les femelles pondent et passent le reste du printemps et de l'été seules à s'occuper de l'élevage des jeunes.

Nous nous sommes demandé si des stimuli olfactifs pourraient jouer un rôle dans ces interactions complexes qui existent entre les mâles d'une part et entre les mâles et les

Fig. 4 - Pendant les mois d'hiver, les canards de surface (colverts, pilets, sarcelles) effectuent de nombreuses parades ou jeux d'ensemble qui ont pour but d'attirer les femelles et d'établir des hiérarchies entre mâles. La forme de ces parades est très semblable chez les différentes espèces de canards de surface. La figure illustre l'une de ces parades, le jet d'eau, chez un Colvert domestique de race Rouen (*Anas platyrhynchos* - A) et chez un Canard pilet (*Anas acuta* - B). Photographies de Jacques (A) et Claire (B) Balthazart.

During the winter months, dabbling ducks (mallards, pintails, teals) exhibit numerous courtship displays that are used to attract females and establish social hierarchies among males. The pattern of these displays is very similar in different species. The figure illustrates one of these displays, the grunt-whistle, in a domestic mallard of the Rouen breed (*Anas platyrhynchos* - A) and in a Pintail (*Anas acuta* - B). Photos taken by Jacques (A) et Claire (B) Balthazart.



femelles d'autre part. Un groupe de canards a donc subi la section chirurgicale des deux nerfs olfactifs afin de les rendre complètement anosmiques. Un groupe d'animaux contrôles étaient soumis à une opération chirurgicale similaire sans que les nerfs ne soient sectionnés. Le comportement de ces oiseaux a ensuite été testé durant tout l'hiver de manière à voir quel type de comportement ils présenteraient. On a ainsi pu observer que, chez les oiseaux qui avaient les nerfs olfactifs sectionnés, il existait une diminution extrêmement marquée, et parfois une suppression totale, tant des activités de parade sociale que des comportements sexuels comme la prise des plumes du cou des femelles, la monte et les accouplements proprement dits (Fig. 5).

Une des interprétations de ces observations est que l'interruption des nerfs olfactifs, parce qu'elle supprime les interactions olfactives potentielles entre partenaires, est la cause de l'inhibition comportementale. Il est cependant clairement établi que la section des nerfs olfactifs induit une dégénérescence rétrograde du bulbe olfactif et donc des effets morphologiques majeurs au niveau de ces bulbes. On sait également que, en plus de leur rôle au niveau de la perception et de l'interprétation des stimuli olfactifs, les bulbes olfactifs jouent un rôle relativement complexe au niveau du comportement et agissent en tant que facteur énergisant relativement non spécifique. Ils augmentent le niveau d'éveil et d'activité de l'animal et ceci indépendamment de la perception des stimuli olfactifs.

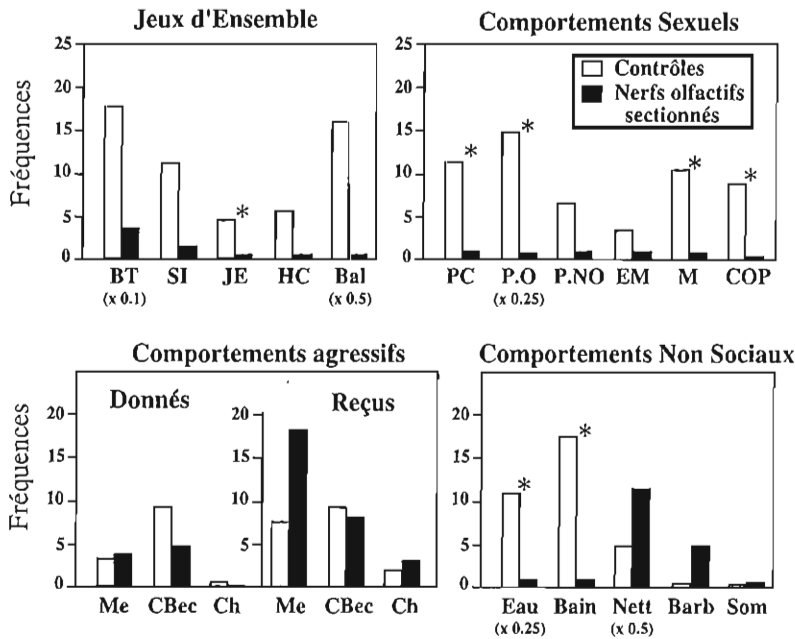


Fig. 5 - Fréquences comportementales enregistrées pendant quatre heures d'observation (16 x 15 min en janvier) chez des canards mâles ayant subi la section bilatérale des nerfs olfactifs (colonnes noires) ou l'opération contrôlée (colonnes blanches). Les fréquences ont été comparées statistiquement dans les deux groupes et un astérisque situé au sommet d'une paire de barres indique une différence significative. On observe chez les oiseaux opérés une chute d'expression des comportements sexuels et de parade (jeux d'ensemble) mais pas de changement au niveau des comportements agressifs donnés ou reçus. Les fréquences des comportements les plus fréquents ont été divisées par 2 à 10 pour permettre une représentation sur les mêmes axes d'ordonnées. Abréviations: BT: balancement de tête; SI: secouement introductif; JE: jet d'eau; HC: haut et court; Bal: balançoire; PC: prise des plumes du cou de la femelle; P.O: pompage orienté vers la femelle; P.NO: pompage non orienté; EM: essai de monte; M: monte; COP: copulation; Me: menace; CBec: coup de bec; Ch: chasse et poursuite; Eau: présence sur le plan d'eau; Bain: baignade dans le bassin; Nett: nettoyage des plumes; Barb: barbotage; Som: sommeil. Dessin modifié d'après BALTHAZART & SCHOFFENIELS (1979).

Behavior frequencies recorded during four hours of observations (16 x 15 min in January) in male ducks that had their olfactory nerves sectioned bilaterally (black bars) and in control subjects (open bars). Frequencies were statistically compared in the two groups and asterisks above a pair of bars indicate a significant difference. A marked decrease in the expression of sexual behaviors and of social displays can be detected after the nerves section while aggressive behaviors (given or received) are not affected. The frequencies of the most frequent behaviors were divided by 2 or 10 to allow representation on the same ordinates. Abbreviations: BT: head shake; SI: introductory shake; JE: grunt-whistle; HC: head-up tail-up; Bal: down-up; PC: neck grab; P.O. oriented pumping; P.NO: non-oriented pumping; EM: mount attempt; M: mount; COP: copulation; Me: threat; CBec: peck; Ch: chase; Eau: presence on the water; Bain: bathing; Nett: feather preening; Barb: dabbling; Som: sleeping. Modified from data in BALTHAZART & SCHOFFENIELS (1979).



Une interprétation alternative des résultats comportementaux obtenus suite à la section des nerfs olfactifs est donc que cette opération a inhibé l'activité générale des oiseaux et non pas simplement leur olfaction. Cette seconde interprétation est cependant relativement peu vraisemblable car d'autres comportements qui ne sont pas directement liés à la sexualité n'étaient pas affectés par la section des nerfs olfactifs. Les comportements agressifs produits par les animaux expérimentaux, tout comme les comportements agressifs qu'ils recevaient d'animaux qui n'étaient pas lésés, n'étaient en effet pas modifiés par la manipulation chirurgicale.

Ces données suggèrent donc que l'olfaction pourrait jouer un rôle lors des interactions sociales chez le Canard colvert. Se pose alors la question de savoir quelle pourrait être la nature des stimuli olfactifs qui sont impliqués dans le contrôle de la vie sociale chez le canard. On n'a pas de réponse définitive à cette question, mais une expérience suggestive a été réalisée dans le laboratoire de biochimie de l'Université de Liège en collaboration avec un chercheur allemand, le Dr. Jürgen Jacob (JACOB *et al.*, 1979). L'observation éthologique montre que les canards passent une partie importante de leur journée à étendre sur leur plumage une sécrétion huileuse qui est produite par la glande uropygienne, une petite glande en forme de coeur située au sommet du croupion. La sécrétion de cette glande est prélevée par le bec du canard, qui l'étend sur son plumage. Elle joue un rôle très important dans le maintien de l'intégrité physique des plumes, qui est indispensable à la survie des oiseaux.

La sécrétion de la glande uropygienne des canards et de nombreux autres oiseaux est extrêmement complexe d'un point de vue chimique. Il est cependant possible d'analyser cette complexité par chromatographie en phase gazeuse. Au cours de cette expérience, nous avons prélevé la sécrétion de glandes uropygiennes d'oiseaux sur un papier buvard, qui était ensuite placé dans un tube contenant de l'alcool et envoyé en Allemagne pour analyse par chromatographie en phase gazeuse. Les corps gras qui ont été identifiés dans ces sécrétions ont été groupés en trois grandes catégories : d'une part des esters ramifiés, d'autre part des esters non ramifiés et finalement des diesters. Ces constituants ont été mesurés dans les sécrétions des glandes uropygiennes de canards mâles et femelles de façon mensuelle entre le mois de décembre et le mois de juin. Au mois de décembre, la sécrétion des mâles et celle des femelles était relativement identique. Les individus mâles possédaient des esters ramifiés et non ramifiés, et aucun d'entre eux ne possédait des diesters. Chez les mâles cette situation ne s'est pas modifiée au cours de la saison de reproduction. Une situation très différente a par contre été observée chez les femelles. Pendant le pic de la saison de reproduction, on a constaté chez toutes les femelles, d'une part une complète disparition des esters ramifiés et non ramifiés, d'autre part l'apparition de diesters (Fig. 6).

Ces données montrent donc que pendant la saison de reproduction la composition chimique de la sécrétion de la glande uropygienne est sexuellement différenciée : les femelles produisent un certain nombre de composés qui sont absents chez les mâles et perdent un certain nombre de composés qui restent présents chez les mâles. Étant donné que cette sécrétion est largement étalée sur le plumage, elle constitue un signal chimique

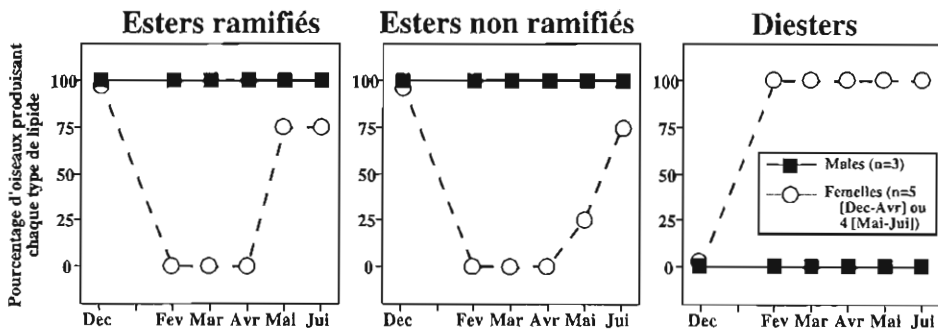


Fig. 6 - Evolution saisonnière chez le canard colvert domestique de race Rouen, de décembre à juin, du pourcentage de mâles ou de femelles qui synthétisent dans leur glande uropygienne trois types de lipides : les esters ramifiés, les esters non ramifiés et les diesters. D'après des données publiées dans JACOB et al. (1979).

Seasonal changes from December to June of the percentage of male or female domestic ducks (Rouen breed) synthesizing three types of lipids in their uropygial (preen) gland : branched ester waxes, unbranched ester waxes and diester axes. Drawn from data in JACOB et al. (1979).

potentiel qui pourrait être exploité par les congénères de manière à assurer la reconnaissance du sexe du partenaire. Ceci reste cependant une hypothèse basée sur la composition chimique de la sécrétion, et des expériences comportementales devraient être réalisées pour savoir si cette différence chimique au niveau de la composition de la sécrétion de la glande a effectivement une valeur comportementale. Malheureusement aucun chercheur ne s'est attaché à ce problème depuis que ces données ont été obtenues.

Nous avons cependant réalisé une expérience complémentaire suggérant que les odeurs pouvaient effectivement introduire un biais dans le choix du partenaire sexuel chez le Canard colvert. Au cours de cette expérience, nous avons élevé deux groupes d'une dizaine de canards mâles en présence de femelles portant des odeurs artificielles. Les femelles qui étaient mises en présence de ces deux groupes de canards pendant les mois de septembre à janvier portaient toutes, attachée au niveau de leur dos, une petite capsule qui était rechargée deux fois par semaine par des produits à l'odeur extrêmement forte. Un groupe de femelles recevait ainsi de l'acétate d'amyle à l'odeur fruitée, l'autre groupe recevait de l'acrylate d'éthyle à l'odeur âcre de produit plastique. Les deux groupes de mâles étaient donc élevés en présence de femelles "parfumées" à l'acrylate d'éthyle ou à l'acétate d'amyle pendant une période de trois ou quatre mois. Au cours d'un test comportemental réalisé au début du printemps, les mâles ont alors été exposés un par un à des femelles inconnues qui portaient une des deux odeurs artificielles utilisées précédemment. Des résultats relativement intéressants ont été obtenus à ce moment.

D'une part, les mâles qui avaient été élevés avec des femelles qui portaient l'odeur d'acétate d'amyle ont montré une très nette préférence pour les femelles inconnues portant

cette odeur, par rapport à d'autres femelles portant l'odeur d'acrylate d'éthyle. En effet dix des douze mâles ont préféré parader et s'accoupler avec les femelles portant l'odeur qui leur était familière. Cependant l'expérience inverse n'a pas montré de résultat concluant et les mâles qui avaient vécu avec des femelles "parfumées" à l'acrylate d'éthyle n'ont pas montré de choix préférentiel pour celles-ci (BALTHAZART & SCHOFFENIELS, 1979).

Deux conclusions sont donc possibles à partir de cette expérience. Soit on peut imaginer que l'expérience olfactive prolongée des mâles a effectivement influencé le choix expérimental, en tout cas pour l'acétate d'amyle, et que pour une raison inconnue cette préférence n'a pas été observée dans l'autre groupe expérimental. L'odeur relativement désagréable (en tous cas pour le nez humain) de ce composé pourrait ici justifier l'absence de préférence. Alternativement, il est possible qu'il n'y ait à ce niveau aucun apprentissage d'une association olfactive et comportementale, et qu'il y ait simplement une préférence innée pour l'odeur fruitée de l'acétate d'amyle par rapport à l'odeur âcre de l'acétate d'éthyle. Des expériences complémentaires utilisant des odeurs plus naturelles devraient être réalisées pour tester laquelle de ces hypothèses explique le mieux les données ainsi observées. Indépendamment de l'interprétation choisie, ces résultats n'en suggèrent pas moins que l'olfaction peut être impliquée dans le choix du partenaire sexuel.

## 6. Conclusions générales

En conclusion, il apparaît donc clairement établi que la plupart des espèces d'oiseaux possèdent un système olfactif normalement développé. Il existe une variation interspécifique très grande dans le degré de développement de l'épithélium olfactif, mais même les espèces qui possèdent de petits bulbes olfactifs, comme les pigeons ou les passereaux, ont des capacités olfactives indéniables.

On a montré que ce système olfactif était capable de réagir électrophysiologiquement aux odeurs ambiantes, et en particulier à des odeurs expérimentalement présentées à l'oiseau. On a également montré que ces odeurs sont capables de déclencher des variations de l'activité physiologique telles que des changements de la fréquence respiratoire ou cardiaque. Par ailleurs, l'observation comportementale en conditions naturelles démontre que les odeurs sont utilisées par les oiseaux pour diverses fonctions biologiques fondamentales, telles que la recherche de nourriture, l'identification du site du nid et éventuellement l'identification du partenaire social, comme cela a été suggéré dans le cas des canards.

Un groupe de recherche particulièrement complexe s'est aussi développé sur les pigeons et suggère que des stimuli olfactifs seraient également utilisés par ces oiseaux lors de leur retour au pigeonnier. Les oiseaux utiliseraient ainsi une carte olfactive qui leur permettrait de savoir à quel endroit ils sont lâchés par rapport au pigeonnier et, utilisant cette information, feraient usage d'une boussole soit solaire soit magnétique pour rentrer au pigeonnier. Il s'agit là cependant d'un sujet qui est encore extrêmement controversé

et qui mériterait des développements beaucoup plus longs (voir PAPI, 1976, 1982, 1989, 1990; PAPI *et al.*, 1978; WALLRAFF, 1996, 2000; WALLRAFF & ANDREAE, 2000 pour plus d'information).

Il est donc très probable que, contrairement à l'idée largement répandue, les oiseaux possèdent un système olfactif fonctionnel qui joue un rôle significatif et largement méconnu dans la biologie de nombreuses espèces. L'ignorance relative dans laquelle nous nous trouvons concernant ce système olfactif résulte probablement du fait que des idées fausses ont été propagées pendant de nombreuses années. Ces notions erronées résultent probablement de notre vision anthropomorphique du monde, qui nous fait penser qu'un animal qui ne renifle pas, n'a pas un nez mobile et/ou n'investigue pas en les reniflant soit les parties ano-génitales, soit les fèces et urine de ses congénères, est incapable de percevoir des stimuli olfactifs. Il est à parier que l'essentiel des données concernant la physiologie de l'olfaction reste à découvrir et il s'agit là d'un champ d'expérimentation relativement vaste qui devrait nous apporter encore de nombreuses surprises.

REMERCIEMENTS - Cette revue est basée sur un exposé présenté à une réunion organisée par la section liégeoise de la société Aves le 21 mars 2000. Je remercie Madame Randaxhe et le Dr. P. Leprince pour leur aide à la retranscription de cet exposé.

#### SUMMARY – Olfaction in Birds : myth or reality?

Most treaties of zoology claim that birds are generally microsmic and unable to detect and use olfactory information in their environment. Exceptions are conceded for species like procellariiforms or the kiwi that are said to detect their food at least in part based on olfactory signals. There are however many publications indicating that this view might not be correct. We review here anatomical, electrophysiological and behavioral data collected during the past 50 years demonstrating that birds in general possess a functional olfactory system and are able to use olfactory information in a variety of ethological contexts. A few experiments are also described that suggest a use of olfactory information in the control of social relationships in doves and ducks. The widespread idea that birds are anosmic or microsmic thus presumably originates in our anthropomorphic view of the world that leads us to think that birds do not smell because they have a rigid beak and nostrils, they do not sniff and they do not obviously display olfactory investigations of the ano-genital region of their congeners. The physiology and ethology of avian olfaction has thus been largely ignored and this field of investigation should bring a good numbers of fairly unexpected findings in the future.

## Bibliographie

- BALTHAZART, J. & SCHOFFENIELS, E. (1979) : Pheromones are involved in the control of sexual behaviour in birds. *Naturwissenschaften* 66 : 55 - 56.
- BANG, B. G. (1960) : Anatomical evidence for olfactory function in some species of bird. *Nature* 4750 : 547 - 549.
- BANG, B. G. (1965) : Anatomical adaptations for olfaction in the snow petrel. *Nature* 4970 : 513 - 515.

- BURNE, T. H. J. & ROGERS, L. J. (1996) : Responses to odorants by the domestic chick. *Physiol. Behav.* 60 : 1441 - 1447.
- BURNE, T. H. J. & ROGERS, L. J. (1999) : Changes in olfactory responsiveness by the domestic chick after early exposure to odorants. *Anim. Behav.* 58 : 329 - 336.
- COHEN, J. (1981) : Olfaction and parental behavior in ring doves. *Biochem. Syst. Ecol.* 9 : 351 - 354.
- DAVIS, R. G. (1973) : Olfactory psychophysical parameters in man, rat, dog, and pigeon. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 85 : 221 - 232.
- DEL HOYO, J., ELLIOTT, A. & SARGATAL, J. (1992) : Handbook of the birds of the world, Vol 1. Lynx Edicions, Barcelona.
- GRASSÉ, P. (1950) : *Traité de Zoologie*, Vol 15. Masson, Paris.
- GRUBB, T. C. J. (1971) : Olfactory navigation by Leach's petrel and other procellariiform birds. These de Doctorat, Univ. Wisconsin, Madison, USA.
- GRUBB, T. C. J. (1972) : Smell and foraging in shearwaters and petrels. *Nature* 1972.
- HENTON, W. W., SMITH, J. C. & TUCKER, D. (1966) : Odor discrimination in pigeons. *Science* 153 : 1138 - 1139.
- HUTCHISON, L. V. & WENZEL, B. M. (1980) : Olfactory guidance in foraging by procellariiforms. *Condor* 82 : 314 - 319.
- JACOB, J., BALTHAZART, J. & SCHOFFENIELS, E. (1979) : Sex differences in the chemical composition of uropygial gland waxes in domestic ducks. *Biochem. Syst. Ecol.* 7 : 149 - 153.
- JONES, R. B. & ROPER, T. J. (1997) : Olfaction in the domestic fowl : A critical review. *Physiol. Behav.* 62 : 1009 - 1018.
- MACADAR, A. W., RAUSCH, L. J., WENZEL, B. M. & HUTCHISON, L. V. (1980) : Electrophysiology of the olfactory pathway in the pigeon. *J. Comp. Physiol. A.* 137 : 39 - 46.
- MARSHALL, J. C. (1961) : *Biology and Comparative Physiology of Birds*. Academic Press, New York.
- MICHELSSEN, W. J. (1959) : Procedure for studying olfactory discrimination in pigeons. *Science* 130 : 630 - 631.
- NEUHAUS, W. (1963) : On the olfactory sense of birds. — In : *Olfaction and taste* (Y. ZOTTERMAN, ed). Macmillan Co., New York, p. 111 - 124.
- PAPI, F. (1976) : The olfactory navigation system of the homing pigeon. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1976 : 184 - 205.
- PAPI, F. (1982) : Olfaction and homing in pigeons: ten years of experiments. — In: *Avian Navigation* (F. PAPI & H. G. WALLRAFF, eds). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, p. 149 - 159.
- PAPI, F. (1989) : Pigeons use olfactory cues to navigate. *Ethology, Ecology and Evolution* 1 : 219 - 231.
- PAPI, F. (1990) : Olfactory navigation in birds. *Experientia* 46 : 352 - 363.
- PAPI, F., KEETON, W. T., BROWN, A. I. & BENVENUTI, S. (1978) : Do American and Italian pigeons rely on different homing mechanisms? *J. Comp. Physiol. [A]* 128 : 303 - 317.
- SIECK, M. H. & WENZEL, B. M. (1969) : Electrical activity of the olfactory bulb of the pigeon. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 26 : 62 - 69.
- STAGER, K. E. (1964) : The role of olfaction in food location by the Turkey vulture (*Cathartes aura*). *Los Angeles County Mus. Contrib. Sci.* 81 : 3 - 63.
- STATTELMAN, A. J., TALBOT, R. B. & COULTER, D. B. (1975) : Olfactory thresholds in pigeons (*Columba livia*), quail (*Colinus virginianus*) and chickens (*Gallus gallus*). *Comp Biochem Physiol A* 50 : 807 - 809.
- TUCKER, D. (1965) : Electrophysiological evidence of olfactory function in birds. *Nature* 207 : 34 - 36.

- WALKER, J. C. (1983) : An operant procedure for testing olfactory capacities in restrained pigeons. *Physiol Behav* 30 : 165 - 168.
- WALKER, J. C., WALKER, D. B., TAMBIAH, C. R. & GILMORE, K. S. (1986) : Olfactory and non-olfactory odor detection in pigeons : elucidation by a cardiac acceleration paradigm. *Physiol Behav* 38 : 575 - 580.
- WALLRAFF, H. G. (1996) : Seven theses on pigeon homing deduced from empirical findings. *J. Exp. Biol.* 199 : 105 - 111.
- WALLRAFF, H. G. (2000) : Simulated navigation based on observed gradients of atmospheric trace gases (models on pigeon homing, part 3). *J. Theor. Biol.* 205 : 133 - 145.
- WALLRAFF, H. G. & ANDREA, M. O. (2000) : Spatial gradients in ratios of atmospheric trace gases : a study stimulated by experiments on bird navigation. *Tellus* 52B : 1138 - 1157.
- WENZEL, B. M. (1968) : Olfactory prowess of the kiwi. *Nature* 220 : 1133 - 1134.
- WENZEL, B. M. (1971a) : Olfaction in birds. — In : *Handbook of Sensory Physiology. IV Chemical senses. J. Olfaction* (L. M. BEIDLER, ed). Springer Verlag, Berlin, p. 432 - 448.
- WENZEL, B. M. (1971b) : Olfactory sensation in the kiwi and other birds. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 188 : 183 - 193.
- WENZEL, B. M. (1973) : Chemoreception. — In : *Avian Biology*, volume 3 (D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parkes, eds). Academic Press, New York, p. 389 - 415.
- WENZEL, B. M. (1980) : Chemoreception in seabirds. — In : *Behavior of marine animals*, Vol 4 (J. BURGER, B. L. OLLA & H. E. WINN, eds). Plenum Publishing Co., New York, p. 41 - 67.
- WENZEL, B. M. & WIECK, M. H. (1972) : Olfactory perception and bulbar electrical activity in several avian species. *Physiol. Behav.* 9 : 287 - 293.



*Uruba à tête rouge* (Cathartes aura), Mexique, Basse-Californie, 1977. S. Sorbi.