

## APPRENTISSAGE DES ODEURS PAR L'ABEILLE : FACTEURS DE VARIABILITÉ DES PERFORMANCES INDIVIDUELLES AU COURS D'UN CONDITIONNEMENT ASSOCIATIF

**D. Laloi<sup>1</sup>, M.-H. Pham-Delègue<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Laboratoire d'Ecologie, UMR 7625, Université Pierre et Marie Curie, 7 quai Saint Bernard, Bât. A 7<sup>ème</sup> étage, case 237, 75252 Paris cedex 05.

<sup>2</sup> Laboratoire de Neurobiologie Comparée des Invertébrés (LNCI), INRA, La Guyonnerie, BP 23, 91440 Bures-sur-Yvette.

### RESUME

Le conditionnement du réflexe d'extension du proboscis est une méthode largement utilisée pour l'étude de l'apprentissage des odeurs par l'abeille. Les performances individuelles obtenues avec cette procédure présentent une importante variabilité. Nous avons évalué l'influence de divers facteurs, épigénétiques et génétiques, sur cette variabilité, en tentant de définir comment ces facteurs, *via* les processus cognitifs sur lesquels ils agissent, peuvent contribuer à la modulation des performances d'apprentissage olfactif de chaque individu.

### INTRODUCTION

Quand elle se trouve à proximité de sources de nourriture, l'abeille est capable de repérer les fleurs les plus favorables pour la récolte de nectar ou de pollen. Son comportement de choix repose alors sur des processus d'apprentissage associatif, au cours desquels la butineuse associe la présence de nourriture avec les caractéristiques visuelles et olfactives des fleurs. Parmi ces caractéristiques, les odeurs sont les signaux les plus rapidement appris et jouent un rôle majeur dans l'orientation à courte distance sur les sites de butinage (Menzel *et al.*, 1993).

De nombreux travaux sur l'apprentissage des odeurs chez l'abeille sont basés sur l'utilisation d'une procédure associative : le conditionnement du réflexe d'extension du proboscis (Bitterman *et al.*, 1983). Cette méthode reproduit, sur des abeilles en contention individuelle, l'apprentissage olfactif qui a lieu au cours de la visite des fleurs. Plusieurs auteurs ont rapporté des variations individuelles dans les performances d'apprentissage exprimées au cours de cette procédure de conditionnement (*e.g.* Getz et Smith, 1987 ; Smith *et al.*, 1991). Dans une situation expérimentale standardisée, permettant un très bon contrôle de nombreux paramètres, il est apparu non seulement que cette variabilité est importante, mais aussi qu'il est possible de définir des catégories de réponses (Laloi *et al.*, 1999).

Divers facteurs peuvent contribuer à la variabilité individuelle des performances d'apprentissage, qu'ils soient d'ordre physiologique (âge, caste, sexe, variation de l'état physiologique avec la saison, motivation alimentaire), génétique, liés à des expériences antérieures (exposition passive à des odeurs de l'environnement) ou encore au partage des tâches dans la colonie. Quelques facteurs ont fait l'objet d'études : l'âge des ouvrières (Pham-Delègue *et al.*, 1990 ; Ray et Ferneyhough, 1997a ; Laloi *et al.*, 2001), leur génotype (Brandes et Menzel, 1990 ; Bhagavan *et al.*, 1994) ainsi que la saison (Ray et Ferneyhough, 1997b). Toutefois les procédures de conditionnement et les stimuli odorants appliqués n'étant pas toujours identiques d'une étude à l'autre, il est difficile de dégager l'influence respective de ces divers facteurs ainsi que leurs interactions éventuelles.

Afin de préciser les bases de la variabilité des performances individuelles d'apprentissage olfactif, nous avons évalué l'influence des principales sources de cette variabilité : âge des abeilles, génotype, saison, différences entre colonies, différences entre castes et sexes, et effet d'une exposition passive précoce. A partir de ces résultats, nous essayons d'expliquer

comment les divers facteurs peuvent permettre la modulation des performances d'apprentissage olfactif de chaque individu.

## MÉTHODES

Les expériences ont été réalisées avec des abeilles domestiques (*Apis mellifera*) provenant de colonies placées en rucher couvert et chauffé. Elles sont collectées à l'émergence et maintenues au laboratoire, en conditions standardisées, jusqu'au moment où elles sont soumises à la procédure de conditionnement. Pour chaque type d'expérience, les conditions de préparation et de maintien des abeilles ont été adaptées afin d'homogénéiser les effets éventuels de facteurs non testés.

Le conditionnement de l'extension du proboscis repose sur l'association temporelle entre la présentation d'une odeur (stimulus conditionnel) et celle d'une récompense alimentaire (stimulus inconditionnel). Sur des abeilles en contention, le réflexe est déclenché par contact des antennes avec une solution sucrée, l'odeur étant délivrée simultanément. L'abeille peut alors prélever une goutte de solution sucrée (renforcement alimentaire). Une fois correctement conditionnée, l'abeille répond à la présentation de l'odeur seule en étendant son proboscis. Le dispositif expérimental ainsi que les procédures de conditionnement ont été adaptées de celles décrites par Bitterman *et al.* (1983) et ont été présentés en détail par ailleurs (*e.g.* Sandoz *et al.*, 1995).

Alors que la plupart des études antérieures n'ont considéré que l'acquisition de la réponse conditionnée, nous avons pris en compte quatre types de réponses qu'il est possible d'enregistrer, pour chaque abeille testée, au cours de la procédure de conditionnement :

- les réponses spontanées : réponses lors de la première présentation d'une odeur, avant toute association avec un renforcement alimentaire.
- l'acquisition de la réponse conditionnée : réponses au cours d'une succession d'associations odeur-renforcement alimentaire.
- la résistance de la réponse à l'extinction : réponses au cours d'une succession de présentations, sans renforcement alimentaire, de l'odeur préalablement apprise.
- la capacité de discrimination : réponses à un stimulus odorant non renforcé présenté en alternance avec l'odeur de conditionnement.

## RÉSULTATS

Tous les facteurs testés dans nos expériences influencent une ou plusieurs réponses enregistrées au cours d'un conditionnement olfactif de l'extension du proboscis (tableau 1). En premier abord, il apparaît que les réponses individuelles varient fortement en fonction des colonies. Il s'agit toutefois d'un effet global et l'influence de la colonie peut recouvrir diverses sources réelles de variation : différences génétiques et physiologiques évidemment, mais aussi exposition passive aux odeurs de la ruche à tous les stades du développement et de la vie imaginale de l'abeille.

Globalement, la capacité de discrimination et la résistance de la réponse conditionnée à l'extinction sont principalement influencées par les facteurs intrinsèques que sont la caste, le sexe, l'âge des abeilles, et le génotype. A l'inverse les réponses spontanées et la performance d'acquisition varient beaucoup en fonction de la saison, et sont probablement dépendantes de facteurs tels que l'exposition à des odeurs de l'environnement, qui pourraient modifier la prédisposition à répondre à un signal odorant. L'acquisition est d'ailleurs affectée expérimentalement par une exposition passive au début de la vie imaginale.

	Facteurs de variabilité					
	Colonie	saison	expérience précoce (imaginale)	âge	génotype (lignées paternelles)	sexe, caste
Réponses spontanées	+++	+++	pas d'effet	+++	pas d'effet	+
Acquisition	+++	+++	++	++	+	++
Discrimination	+++	pas d'effet	?	?	pas d'effet	++
Résistance à l'extinction	+++	pas d'effet	pas d'effet	+++	+	+

**Tableau 1** : Influences respectives de divers facteurs sur les performances individuelles d'apprentissage olfactif des abeilles (les points d'interrogation correspondent à des situations qui n'ont pas été testées).

## CONCLUSION

Nos résultats permettent de proposer un modèle intégrant l'influence de divers facteurs sur les performances d'apprentissage, afin d'expliquer comment, *via* les processus cognitifs sur lesquels ils agissent majoritairement, ces facteurs peuvent conduire à une modulation fine des réponses de chaque individu. Les principes peuvent en être résumés comme suit :

- il existerait un état de base (prédisposition à l'apprentissage) présentant une variabilité individuelle faible. Les variations des performances observées au niveau inter-colonial permettent de suggérer un déterminisme génétique de cet état de base, qui pourrait être un contrôle direct du développement du système nerveux olfactif.
- des facteurs extrinsèques, tels que la saison ou l'environnement olfactif de la colonie, peuvent moduler l'état de base notamment *via* des expositions passives à des odeurs. Cela se traduit par des variations du taux de réponses spontanées et de l'aptitude au conditionnement (acquisition).
- enfin la capacité de discrimination, qui contribue à la spécificité du conditionnement, et la résistance à l'extinction sont influencés par des mécanismes physiologiques, incluant des aspects motivationnels et comportant vraisemblablement une base génétique. Ce niveau de modulation permettrait d'adapter plus finement les performances d'apprentissage olfactif de chaque individu.

La réalisation de diverses activités, telles que les soins à la reine ou le butinage, fait intervenir des processus d'apprentissage et de reconnaissance d'odeurs. Comme l'avait déjà suggéré Brandes (1991), nos résultats indiquent qu'il existe probablement un lien entre la variabilité des performances d'apprentissage et la spécialisation comportementale des ouvrières, qui est à la base du partage des tâches au sein de la colonie. En effet, de nombreux éléments suggèrent qu'il existe une relation entre les variations des capacités d'apprentissage olfactif et les activités de chaque individu à un moment donné de sa vie.

## RÉFÉRENCES

- Bhagavan S., Benatar S., Cobey S., Smith B.H. 1994. Effect of genotype but not of age or caste on olfactory learning performance in the honey bee, *Apis mellifera*. *Anim. Behav.*, 48, 1357-1369.
- Bitterman M.E., Menzel R., Fietz A., Schäfer S., 1983. Classical conditioning of proboscis extension in honeybees (*Apis mellifera*). *J. Comp. Psychol.*, 97, 107-119.

- Brandes C., 1991. Genetic differences in learning behavior in honeybees (*Apis mellifera capensis*). *Behav. Genet.*, 21, 271-294.
- Brandes C., Menzel R., 1990. Common mechanisms in proboscis extension conditioning and visual learning revealed by genetic selection in honeybees (*Apis mellifera capensis*). *J. Comp. Physiol. A*, 166, 545-552.
- Getz W.M., Smith K.B., 1987. Olfactory sensitivity and discrimination of mixtures in the honeybee *Apis mellifera*. *J. Comp. Physiol. A*, 160, 239-245.
- Laloi D., Roger B., Blight M.M., Wadhams L.J., Pham-Delègue M.H., 1999. Individual learning ability and complex odor recognition in the honey bee, *Apis mellifera* L. *J. Insect Behav.*, 12, 585-597.
- Laloi D., Gallois M., Roger B., Pham-delègue M.H., 2001. Changes with age in olfactory conditioning performance of worker honey bees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 32, 231-242.
- Menzel R., Greggers U., Hammer M., 1993. Functionnal organization of appetitive learning and memory in a generalist pollinator, the honey bee. In : *Insect Learning*. Papaj D.R., Lewis A.C. (eds), Chapman and Hall, New-York, pp. 79-125.
- Pham-Delègue M.H., De Jong R., Masson C., 1990. Effet de l'âge sur la réponse conditionnée d'extension du proboscis chez l'abeille domestique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 310, 527-532.
- Ray S., Ferneyhough B., 1997a. The effects of age on olfactory learning and memory in the honey bee *Apis mellifera*. *NeuroReport*, 8, 789-793.
- Ray S., Ferneyhough B., 1997b. Seasonal variation of proboscis extension reflex conditioning in the honey bee (*Apis mellifera*). *J. Apicult. Res.*, 36, 108-110.
- Sandoz J.C., Roger B., Pham-Delègue M.H., 1995. Olfactory learning and memory in the honeybee : comparison of different classical conditioning procedures of the proboscis extension response. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie*, 318, 749-755.
- Smith B.H., Abramson C.I., Tobin T.R., 1991. Conditional withholding of proboscis extension in honeybees (*Apis mellifera*) during discriminative punishment. *J. Comp. Psychol.* 105, 345-356.