

RÔLE DE L'APPRENTISSAGE DANS LA RECHERCHE ALIMENTAIRE CHEZ *BLATTELLA GERMANICA* (L.)

Virginie Durier & Colette Rivault

CNRS UMR 6552, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu,
Avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex, FRANCE

Résumé: Pour tout animal, l'exploitation des ressources alimentaires est la condition même de sa survie. La source alimentaire qu'un animal choisit d'exploiter présente plusieurs caractéristiques, dont sa position dans l'environnement. Les connaissances qu'un animal a de son environnement, en particulier suite à un apprentissage, peuvent influencer les tactiques utilisées lors de la recherche alimentaire. Nous nous sommes intéressées à la mémorisation et à l'utilisation de l'information spatiale pendant la recherche alimentaire chez une blatte urbaine, *Blattella germanica* (L.). Afin de tester le rôle de l'apprentissage lors de la recherche alimentaire, nous avons étudié les trajectoires de larves de stade 1 de *B. germanica* entre l'abri et la source potentielle de nourriture en fonction de la présence des repères visuels. Après trois jours dans un environnement stable, les blattes sont capables de rejoindre l'emplacement du site de nourriture à l'aide des repères visuels appris. Elles disposent ainsi d'un moyen pour limiter la durée et la longueur du trajet lié à la recherche alimentaire. Cependant, l'information olfactive issue de la source alimentaire est prioritaire sur l'information visuelle donnée par les repères, lorsque les informations sont contradictoires.

Mots-clés: *Blattella germanica*, apprentissage, repères visuels, recherche alimentaire.

Abstract: **Role of learning during food searching in *Blattella germanica* (L.).**

For every animal, exploitation of food resources is a fundamental condition for its survival. One important characteristic of a food source that an animal chooses to exploit is its position in the environment. The knowledge of its environment gained by an animal, particularly by learning, can influence the tactics it uses while foraging. We investigated memorization and use of spatial information during foraging in an urban cockroach, *Blattella germanica* (L.). The role of learning while foraging was estimated by analysing the paths followed by first instar *Blattella germanica* larvae between their shelter and a potential food source in relation to the presence of visual cues. After three days in a stable environment, these cockroaches were able to reach the site of the food source using the visual cues they had learnt. Thus, they possess a mean to limit the duration and the length of their search paths. However, under our experimental conditions, odour from the food source predominated over information from visual cues when they were conflicting.

Key-words: *Blattella germanica*, learning, visual cues, food searching.

INTRODUCTION

Pour tout animal, l'exploitation des ressources alimentaires est la condition même de sa survie. La source qu'il choisit d'exploiter présente plusieurs caractéristiques dont sa position dans l'environnement. En effet, la distance entre une source alimentaire et le gîte de l'animal, ainsi que leur stabilité dans l'environnement sont des facteurs importants qui peuvent influencer les modalités de la recherche alimentaire. Les

mécanismes de navigation adoptés lors de cette recherche peuvent donc dépendre des facteurs environnementaux.

La navigation correspond au processus qui maintient un déplacement et une trajectoire pour aller d'un endroit à un autre, suivant une direction choisie (Gallistel, 1990). La navigation au sein du domaine vital a donc deux composantes : l'orientation vers un but, c'est-à-dire la direction à suivre pour l'atteindre, et la distance séparant l'animal de ce but. Les deux principaux mécanismes utilisés par les insectes pour naviguer dans leur environnement lors du retour au gîte sont l'intégration du trajet et l'apprentissage de repères visuels (Beugnon, 1986). L'utilisation de la position des repères topographiques pour se déplacer dans le domaine vital, modélisée par Cartwright et Collett (1983 ; 1987), permet à l'abeille d'utiliser l'équivalent d'un cliché photographique du site à atteindre, pour se diriger vers celui-ci. La méthode consiste à se déplacer de façon à améliorer la superposition entre l'image rétinienne perçue et le cliché mémorisé dans le sens actuel du déplacement.

Certains insectes sont capables d'apprendre la position de sites fixes de nourriture, grâce à des repères visuels terrestres, afin de les retrouver plus facilement et plus rapidement (Wehner, 1983). Toutefois, le moyen le plus simple de trouver un site alimentaire est de suivre l'odeur de la nourriture, qui diffuse graduellement autour de la source. Lorsqu'un individu en recherche alimentaire perçoit un stimulus olfactif attractif, il se dirige vers la source d'émission en remontant le gradient d'odeur (Bell, 1991). Les mécanismes utilisant ces deux types d'informations (odeur de la nourriture et repères visuels) font appel à des structures et des mécanismes physiologiques différents, et vont du simple stimulus-réponse à l'apprentissage d'arrangements plus ou moins complexes des repères topographiques présents dans le panorama visuel. Ils peuvent donc être utilisés simultanément et/ou préférentiellement l'un par rapport à l'autre.

En ce qui concerne les blattes *Blattella germanica* (L.), nous avons montré qu'elles ont recours à l'intégration du trajet et à l'apprentissage des repères visuels pour retrouver leur abri après leurs activités exploratoires nocturnes (Dabouineau & Rivault, 1994 ; Durier & Rivault, 1999). Même si la distribution des zones de nourriture dans leur milieu "naturel" est souvent considérée comme aléatoire, on peut considérer que les sites importants de nourriture sont très souvent placés au même endroit dans une cuisine, qu'il s'agisse de la poubelle, de la boîte à pain, ... etc.

Nous nous sommes donc intéressées à la mémorisation et à l'utilisation, pendant la recherche alimentaire, de l'information spatiale disponible dans l'environnement ainsi qu'au rôle joué par le stimulus olfactif émanant de la nourriture.

MATERIEL ET METHODES

Insectes

Les individus testés sont des larves de premier stade de *Blattella germanica* (L.). Tous les individus d'une boîte de test viennent de la même oothèque placée dans l'abri la veille de l'éclosion (Tanaka, 1976). Les tests sont effectués au milieu du stade larvaire quand les larves ont 4 jours. Chaque boîte n'est utilisée qu'une seule fois afin d'avoir des données indépendantes. Toutes les salles (expériences et élevage) ont une photopériode artificielle de 12h de jour et 12h de nuit, la nuit commençant à 14h.

Protocole expérimental

Trois expériences ont été effectuées. Chacune d'elles se décompose en deux phases : une phase d'apprentissage qui correspond aux 3 premiers jours après l'éclosion de l'oothèque et une phase de test qui se déroule le 4ème jour, pendant la première heure de la scotophase, ce qui correspond au début du pic d'activité des blattes.

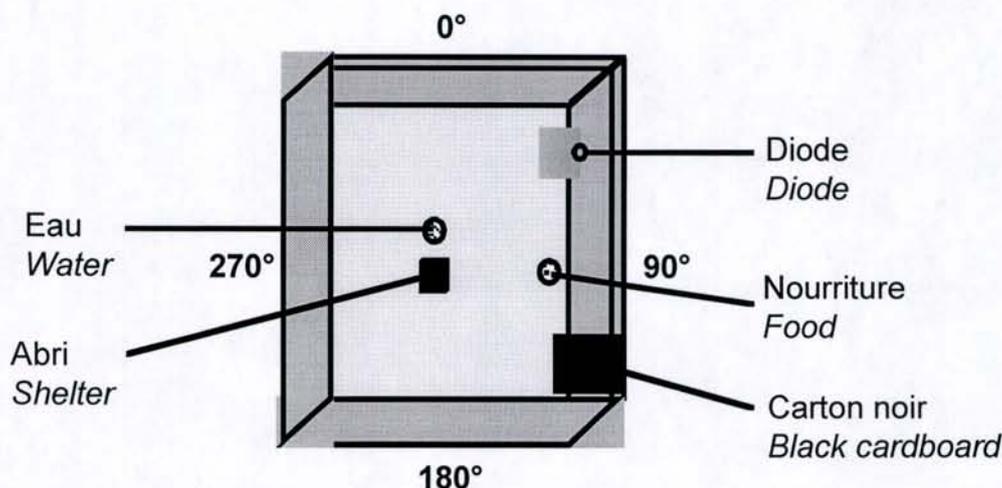


Figure 1. *Dispositif expérimental permettant l'étude des trajets entre l'abri et la source de nourriture.*
Experimental test box used to study orientation of outgoing paths.

Les expériences sont effectuées dans des boîtes en plastique (29×28×8 cm) dépourvues de couvercle. Les boîtes sont munies d'une clôture électrique afin d'éviter la fuite des blattes et contiennent un abri en carton noir (2×2×1 cm) et une coupelle d'eau ($\varnothing = 3$ cm) placés au centre. Pendant toute la durée de la scotophase, une faible lumière homogène (3.8 W/m^2) permet aux blattes de distinguer leur environnement. Pendant la période d'apprentissage, les larves peuvent s'alimenter dans une coupelle remplie de pain ($\varnothing = 1$ cm) placée près du bord de la boîte. Cette coupelle est disponible pendant les 4 premières heures de la nuit. Une diode lumineuse de faible intensité et un morceau de carton noir (6×4 cm) sont installés de part et d'autre de la coupelle de nourriture (Fig. 1). Ces deux repères visuels pourraient être utilisés par les larves pour apprendre la position du site alimentaire. Les boîtes sont orientées de 0 à 360°, la position de la source pendant la période d'apprentissage est choisie arbitrairement à 90°. Ces conditions d'apprentissage sont identiques pour les trois expériences. Ainsi, les larves peuvent utiliser les informations olfactives fournies par la nourriture et les informations spatiales fournies par les repères visuels pour atteindre le site alimentaire.

- L'expérience 1 a pour but de vérifier que la recherche alimentaire des individus, après la sortie de l'abri est orientée vers la source de nourriture. Pour ce faire, le jour du test, les informations environnementales ne sont pas modifiées par rapport aux conditions d'apprentissage. La nourriture est placée entre les repères visuels. Ainsi, les larves peuvent répondre aux stimuli visuels et au stimulus chimique. Dans ces conditions, nous faisons l'hypothèse que les larves se dirigent préférentiellement vers la source de nourriture, à 90° en sortant de leur abri.

- L'expérience 2 a pour but de déterminer si les repères visuels sont appris pour retrouver un site fixe de nourriture. Le jour du test, la nourriture n'est pas introduite dans le dispositif. De plus, les repères visuels subissent une rotation de 180° autour de la boîte et indiquent désormais un emplacement de la nourriture à 270°. Les informations fournies par les repères visuels sont les seules disponibles pour choisir la direction du site de nourriture. Nous faisons l'hypothèse que les orientations prises à la sortie de l'abri sont groupées autour de 270°.

- L'expérience 3 a pour but de mettre en évidence une utilisation hiérarchique des informations olfactives et visuelles. Pour montrer ceci, les larves sont placées en situation de conflit entre les deux types d'informations. Le jour du test, les informations environnementales sont modifiées : la nourriture est placée à l'opposé des repères visuels, à 270°. Les blattes doivent donc choisir entre les informations fournies par les stimuli visuels, et s'orienter vers 90°, et celles fournies par le stimulus olfactif, et s'orienter vers 270°.

Pendant le test, les trajets des blattes en recherche alimentaire sont filmés et enregistrés grâce à une caméra haute sensibilité (CCD Ikegami, 0.01 lux) munie d'un zoom et d'un projecteur infrarouge.

Analyse des données

Ces trois expériences permettent de mesurer les angles d'orientation (entre 0 et 360°) pris par les individus qui sortent de l'abri pour trouver de la nourriture. Les données obtenues sont des valeurs angulaires, comprises entre 0° et 360°, qui correspondent à l'angle entre la position 0° et la position exacte

des individus quand ils touchent le bord de la boîte ou de la coupelle de nourriture. Les individus qui mettent plus de 50 sec. avant d'atteindre le bord de la boîte ne sont pas pris en compte, afin d'éliminer les individus peu ou pas motivés par la recherche alimentaire. L'analyse de données circulaires et les représentations graphiques sont issues d'un logiciel de statistiques circulaires (Oriana, Kovach computing System). La distribution des directions est caractérisée par un vecteur moyen ayant 2 coordonnées polaires : r , sa longueur (entre 0 et 1), et ϕ , son angle d'orientation. Le test de Rayleigh et le V test permettent de tester l'uniformité de la distribution. Si le test V est significatif, et que l'angle attendu est compris dans l'intervalle de confiance du vecteur moyen, alors, l'orientation des blattes est significativement orientée autour de cette valeur angulaire (Batschelet, 1981).

RÉSULTATS

Expérience 1 : Nourriture + Repères visuels stables (Fig. 2)

Cette expérience sert de contrôle pour vérifier que la recherche alimentaire des individus après la sortie de l'abri est orientée vers la source de nourriture. Les stimuli visuels et olfactifs sont présents. La distribution des angles observés lors de la recherche alimentaire n'est pas aléatoire (Rayleigh, $p < 0.01$). De plus, 90° , direction du site de nourriture, est compris dans l'intervalle de confiance du vecteur moyen ($\phi \pm \delta = 110^\circ \pm 21^\circ$) et le test V est significatif ($u = 4.69$, $p < 0.05$). Les directions observées sont donc groupées autour de l'angle attendu. Dans cette expérience, les larves se dirigent significativement vers la coupelle de nourriture. Pour ce faire, elles ont pu utiliser les informations olfactives fournies par la nourriture elle-même et/ou les informations spatiales données par les repères visuels.

Expérience 2 : Absence de nourriture + Repères visuels déplacés (Fig. 2)

Le but de cette expérience est de déterminer si les repères visuels sont appris pour retrouver un site fixe de nourriture. La distribution angulaire des individus en recherche alimentaire n'est pas aléatoire (Rayleigh, $p = 0.03$). La position du site de nourriture indiquée par les repères visuels, 270° , est comprise dans l'intervalle de confiance du vecteur moyen ($\phi \pm \delta = 241^\circ \pm 41.7^\circ$) et le test V est significatif ($u = 2.28$, $p < 0.05$). Les blattes se sont donc significativement orientées dans cette direction. Par conséquent, elles utilisent les repères visuels pour retrouver le site de nourriture où elles sont déjà allées.

Expérience 3 : Nourriture opposée aux repères visuels (Fig. 2)

Cette expérience permet de mettre en évidence une utilisation hiérarchique des informations disponibles pour retrouver une source de nourriture. Pour ce faire, la source de nourriture est placée près du bord opposé à celui indiqué par les repères visuels. La répartition des larves pendant la recherche alimentaire n'est pas aléatoire. Le test V est significatif ($u = 5.42$, $p < 0.05$) et la direction indiquée par le stimulus olfactif, 270° , est compris dans l'intervalle de confiance du vecteur moyen ($\phi \pm \delta = 265^\circ \pm 19.6^\circ$). Les larves ont donc majoritairement suivi le stimulus olfactif et se sont dirigées vers la source de nourriture. Dans cette situation de conflit entre deux types d'informations de nature différente (stimulus olfactif et repères visuels appris), les blattes ont significativement choisi de suivre les informations fournies par le stimulus olfactif émanant de la nourriture et ont complètement négligé celles fournies par les repères visuels appris. Même si les déviations angulaires des expériences 2 et 3 ne sont

pas significativement différentes, l'information olfactive (exp. 3) semble vraiment très directionnelle comparée à l'information visuelle (exp. 2).

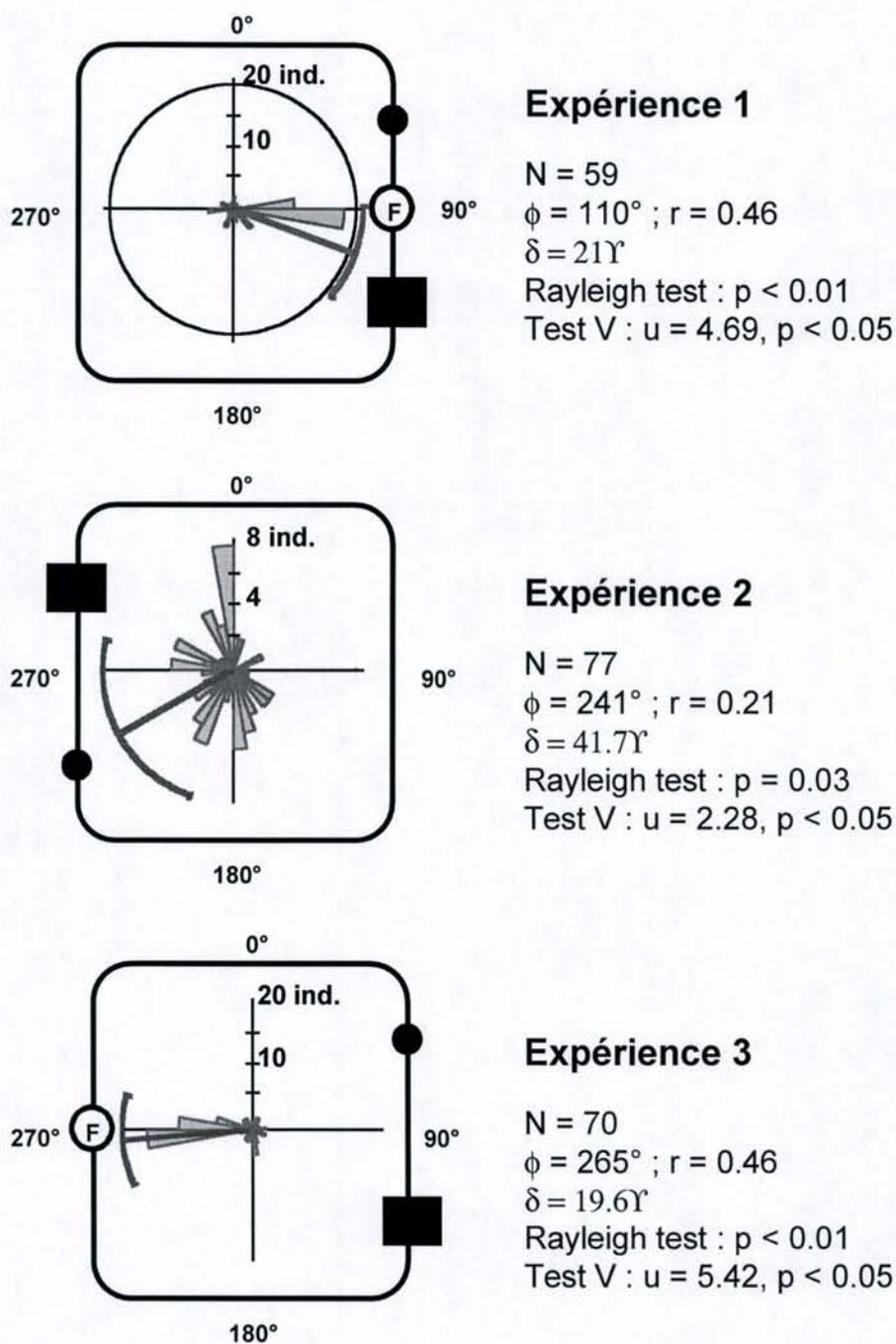


Figure 2. *Distribution des angles d'orientation des trajets dans les 3 expériences. Le carré extérieur indique la procédure expérimentale (présence de nourriture : F, position des repères visuels : rond et carré). Légende: N: effectif; ϕ : angle du vecteur moyen; r: longueur du vecteur moyen; δ : déviation angulaire; p: seuil de significativité du test de Rayleigh et du test V; u: valeur calculée du test V.*

Distribution of angular directions of paths in the 3 experiments. External square indicated the experimental procedure (presence of food: F, landmarks position: dot plus square). Legend: N: number of larvae; ϕ : mean vector angle; r: mean vector length; δ : angular deviation; p: significance level of Rayleigh test and V test; u: calculated value of V test.

DISCUSSION

Cette étude a mis en évidence différentes caractéristiques de la recherche alimentaire chez les larves de *Blattella germanica*. Lorsque les blattes se sont alimentées pendant plusieurs jours sur un site alimentaire spatialement stable et entouré de repères visuels, elles sont capables d'apprendre la localisation de ce site et donc de s'orienter directement vers celui-ci le jour du test (Exp. 1 et 2). Dans l'expérience 1, elles peuvent suivre le stimulus olfactif et utiliser les repères visuels pour atteindre le site de nourriture. Toutefois, quand aucune information olfactive n'est disponible, comme dans l'expérience 2, les blattes se sont globalement dirigées entre les repères visuels, dans la zone où la source aurait dû être. Elles peuvent donc apprendre la position d'une source alimentaire par rapport à des repères visuels et utiliser ces repères pour se diriger vers la zone où la nourriture était présente les jours précédents. Toutefois, l'expérience 3 a permis de mettre en évidence une utilisation hiérarchique des différents stimuli permettant de localiser le site alimentaire en fonction de leur disponibilité dans l'environnement. Quand les larves ont à choisir entre des informations olfactives et des informations visuelles contradictoires (indiquant des sites spatialement opposés), elles suivent le stimulus olfactif pour s'orienter vers la source de nourriture. Par conséquent, le stimulus olfactif émanant de la nourriture elle-même est utilisé prioritairement aux autres stimuli environnementaux. Une utilisation hiérarchique des informations par les larves de *Blattella germanica* a déjà été mise en évidence (Rivault & Dabouineau, 1996). Lors du retour au gîte, les stimuli visuels sont utilisés prioritairement à l'intégration du trajet, elle-même utilisée prioritairement à la scototaxie. Dans le cas de la recherche alimentaire, les stimuli olfactifs sont utilisés prioritairement aux stimuli visuels. Dans nos expériences, les informations disponibles pour s'orienter ne sont pas de même nature. D'autre part, la motivation et le but du trajet sont différents. Les blattes, au cours de leur recherche alimentaire, peuvent utiliser des informations olfactives émanant de la nourriture ou des informations visuelles données par des repères proches du site alimentaire. Par conséquent, la hiérarchie entre ces deux types d'informations (odeur de nourriture prioritaire sur repères visuels) peut s'expliquer par la fiabilité relative de chaque information. En effet, une odeur indique la présence réelle d'une source alimentaire ainsi qu'une direction relativement précise, les larves étant capables de remonter un gradient d'odeur. Les repères visuels indiquent une zone où il y a eu de la nourriture les jours précédents et donc où il peut éventuellement y en avoir. L'odeur de la nourriture est donc plus fiable que les repères visuels. Toutefois, ces deux types d'informations jouent un rôle très important lors de la recherche alimentaire en milieu naturel car leur perception dépend de la distance séparant l'individu de la source d'émission (nourriture ou repères visuels). Dans nos conditions expérimentales, les blattes avaient accès aux deux types d'informations dès la sortie de l'abri. Elles pouvaient estimer leur importance relative avant de commencer la recherche alimentaire proprement dite. Par contre, en milieu naturel, les repères visuels perçus depuis l'abri peuvent être utilisés pour se rapprocher des sites habituels d'alimentation. Lorsqu'une odeur est détectée, elle est suivie, car elle permet une localisation plus précise de la source. L'utilisation des informations se ferait donc en cascade. Le même schéma a déjà été observé chez des fourmis du genre *Cataglyphis* lors du retour au gîte. Quand elles sont dans des zones inconnues, ces insectes utilisent l'intégration du trajet pour retourner au nid. Arrivés dans des zones connues, elles utilisent des repères visuels appris pour en trouver l'entrée exacte (Wehner et coll., 1996).

RÉFÉRENCES

- Batschelet, E., 1981. *Circular statistics in biology*. Academic Press, New-York.
- Bell, W.J., 1991. *Searching Behavior*. Chapman & Hall, London.
- Beugnon, G., 1986. *Orientation in space*. Privat. Toulouse.
- Cartwright, B.A. & T.S. Collett, 1983. Landmark learning in bees: experiments and models. *J. Comp. Physiol.*, 151: 521-543.
- Cartwright, B.A. & T.S. Collett, 1987. Landmark maps for honeybees. *Biological Cybern.*, 57: 85-94.
- Dabouineau, L. & C. Rivault, 1994. Spatial orientation in *Blattella germanica* (L.) larvae. *Ethology*, 98: 101-110.
- Durier, V. & C. Rivault, 1999. Path integration in cockroach larvae, *Blattella germanica* (L.) (insect: Dictyoptera): Direction and distance estimation. *Anim. Learn. Behav.*, 27: 108-118.
- Gallistel, C.R., 1990. *The organization of learning*. Bradford Books. MIT Press. Cambridge.
- Rivault, C. & L. Dabouineau, 1996. Weighting of different orientation sources in conflict experiments in *Blattella germanica* (L.), (Dictyoptera: Blattellidae). *Anim. Learn. Behav.*, 24: 318-326.
- Tanaka, A., 1976. Stages in the embryonic development of the German cockroach *Blattella germanica* (Blattaria, blattellidae). *Kontyû, Tokyo*, 44: 512-525.
- Wehner, R., 1983. Celestial and terrestrial navigation : Human strategies - Insect strategies. In: *Neuroethology and behavioral physiology*. (Huber P. Markl, Ed.), Springer Verlag. Berlin: pp. 366-381.
- Wehner, R., B. Michel & P. Antonsen, 1996. Visual navigation in insects: coupling of egocentric and geocentric information. *J. Exp. Biol.*, 199: 129-140.