

APPRENTISSAGE SPATIAL ET MÉMOIRE DE RÉFÉRENCE CHEZ L'ABEILLE

GAUTHIER M.¹, GUEZ D.², DEGLISE P.¹, LAMBIN M.¹.

¹Laboratoire de Neurobiologie et Comportement, Université Paul Sabatier,
F - 31062 Toulouse Cedex (France)

²Station de Phytopharmacie, INRA, F - 84914 Avignon Cedex (France)

Résumé: Sur la base du conditionnement olfactif du réflexe d'étirement de la trompe réalisé en un essai il a été montré que les opérations de la mémoire sont similaires chez l'abeille et chez le vertébré. Selon la classification admise actuellement ce type de conditionnement solliciterait la mémoire de référence.

Dans les expériences décrites ci-dessous, la mémoire de référence chez l'abeille est testée dans une épreuve d'apprentissage spatial mettant en jeu une réponse différée. Les abeilles sont conditionnées à venir de la ruche sur un dispositif comportant deux cibles alimentaires alternativement renforcées. Les abeilles retournant systématiquement à la ruche entre chaque visite, doivent adopter un comportement automatique d'alternance gauche-droite pour obtenir le renforcement en évitant de visiter deux fois consécutives la même cible.

Les résultats obtenus lors de deux expériences réalisées respectivement avec 8 et 7 abeilles montrent que la performance s'améliore au cours d'une séance d'apprentissage (diminution du temps passé sur la mauvaise cible ou du nombre d'erreurs) mais pas nettement entre deux séances successives. Dans nos conditions expérimentales, la règle d'alternance différée semble difficile à maîtriser par l'abeille.

Mots-clés: *abeille, apprentissage spatial, alternance différée, mémoire de référence.*

Abstract: Spatial learning and reference memory in the honeybee

In the honeybee, the mnemonic processes were studied using the one-trial olfactory conditioning of the proboscis extension reflex. Their characteristics were described as being similar to the vertebrates' ones. Following the current accepted terminology, this pavlovian conditioning is related to reference memory.

In the present experiments, reference memory is studied in the honeybee using a delayed alternation task in a spatial learning. The honeybees are taught to come back and forth between the hive and two feeders alternatively reinforced. On the first trial, only the left feeder which contains the reinforcement is accessible, the right feeder is out of reach. On the second trial, the honeybee has to choose between the two feeders but the reinforcement is on the right side. The rule to master for the honeybee is do not visit the same feeder for two consecutive times.

Two experiments were carried out with respectively 8 honeybees in one conditioning session and 7 honeybees submitted to 3 conditioning sessions. The obtained results show a slight performance enhancement during the session (decrease of the time needed to find the reinforcement during errors or decrease of the errors number) but not between sessions. In conclusion, it seems that in our experimental conditions, the delayed alternation is a difficult task to master for the honeybee.

Key-words: *honeybee, spatial learning, delayed alternation task, reference memory.*

INTRODUCTION

Plusieurs auteurs ont précédemment montré que l'abeille possède d'importantes capacités d'apprentissage associatif (Bitterman, 1996, Menzel, 1990). En milieu naturel comme au laboratoire, l'abeille associe rapidement, parfois même en un essai, une odeur ou une couleur à un renforcement alimentaire. Sur la base d'un conditionnement pavlovien, les différentes opérations de la mémoire ont été définies chez l'abeille et sont tout à fait comparables à celles qui ont été définies chez le vertébré: processus d'acquisition et de consolidation de l'information (Erber, 1975, 1976; Erber et al., 1980), processus de rappel. Les différents stocks mnésiques ont été décrits et correspondent à la mémoire à court terme et à long terme.

Les nombreux conditionnements pavloviens auxquels l'abeille a été soumise et qu'elle maîtrise bien, montrent qu'elle est capable d'acquérir des automatismes. Par ailleurs, son comportement en milieu naturel, lors du butinage par exemple, montre qu'elle est aussi capable de s'adapter à des environnements complexes, dans lesquels les informations sont nombreuses et variables. Nous nous sommes donc demandé si chez l'abeille on pouvait décrire les deux formes de mémoire identifiées chez le vertébré et plus précisément chez le mammifère, la mémoire de référence et la mémoire de travail (Squire, 1987).

La mémoire de référence est à la base de l'acquisition des automatismes et des habitudes; elle est qualifiée de mémoire procédurale chez l'homme. C'est une mémoire phylogénétiquement ancienne (on peut la mettre en évidence chez l'aplysie) et robuste car elle est préservée dans les formes d'amnésie les plus courantes chez l'homme. La mémoire de travail chez l'homme et chez l'animal reflète la capacité à appliquer des règles générales dans des situations qui varient. Elle est à la base des capacités d'adaptation comportementale mais en contrepartie, elle est fragile et son existence n'est pas démontrée chez toutes les espèces animales.

Notre but est de rechercher l'existence de ces deux formes de mémoire chez l'abeille. Les premières expériences que nous avons réalisées ont tenté de mettre en évidence la mémoire de référence en utilisant un protocole d'apprentissage mettant en jeu une alternance différée.

MATERIEL ET METHODES

Les expériences se déroulent sur le terrain de juin à septembre. Le dispositif de conditionnement est situé à soixante mètres environ de la ruche, différents repères visuels sont présents (haies, arbres, chemin). Dans un premier temps, les butineuses apprennent à venir se nourrir sur le dispositif de conditionnement. Lors de cette étape, elles sont marquées individuellement par des taches de couleur.

Le dispositif de conditionnement (figure 1) est composé de deux cibles identiques disposées dans un plan horizontal, censées représenter des fleurs. Ces cibles comportent une corolle jaune avec, au centre, un petit réservoir (tube Eppendorf) qui contiendra le liquide de renforcement. Les deux cibles sont distantes de 40 cm qui est la distance minimale permettant à l'abeille de ne pas confondre les deux cibles (Huber et al., 1994). Une caméra vidéo placée au-dessus du dispositif enregistre en continu chaque séance d'apprentissage ce qui permettra, en différé, une analyse détaillée des paramètres temporels.

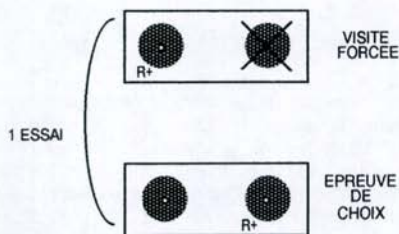


Figure 1: Dispositif de conditionnement et principe de l'alternance différée (voir texte). R+: renforcement sucré
Conditioning set up and principle of the delayed alternation task: one trial (1 essai) is composed of a "sample task" (visite forcée) and a "non-matching to sample task" (épreuve de choix). R+: positive reinforcement.

Les abeilles sont soumises à un apprentissage spatial mettant en jeu une réponse différée. Le principe de l'apprentissage est le suivant:

lors de la première visite de l'abeille sur le dispositif, seule la cible située à gauche est accessible et elle contient une solution de sucre à 60% (poids/volume). La cible de droite est obstruée par une pièce de monnaie. Lorsque l'abeille a trouvé la nourriture, ce qui est en général rapide, elle prélève l'eau sucrée à satiété puis retourne à la ruche. Cette visite pour laquelle il n'y a pas de choix possible constitue une "visite forcée". Au bout de 5 mn environ, l'abeille revient sur le dispositif sur lequel les deux cibles sont accessibles mais l'eau sucrée se trouve maintenant à droite. L'abeille doit effectuer une alternance qui est différée de 5 mn par rapport à la visite précédente pour trouver le renforcement. Cette visite constitue l'épreuve de choix. L'ensemble "visite forcée - épreuve de choix" représente un essai. Une séance de conditionnement, d'une durée de 2 heures environ, comporte 16 essais. Au cours de la séance d'apprentissage, lors de la visite forcée l'eau sucrée était toujours à gauche et lors de l'épreuve de choix, elle était toujours à droite. La maîtrise de cet apprentissage doit donc conduire l'abeille à acquérir un automatisme gauche-droite, cette acquisition étant sous-tendue par la mémoire de référence.

On considère qu'un essai est réussi lorsque, au moment de l'épreuve de choix, l'abeille se pose directement sur la cible positivement renforcée à droite. Une erreur est comptabilisée lorsque l'abeille se pose au moins une fois à gauche mais l'essai se termine toujours par l'obtention du renforcement.

Deux expériences ont été conduites. Dans la première, 8 abeilles ont effectué une séance de conditionnement dans les conditions décrites ci-dessus: lors de l'épreuve de choix, la cible gauche contenait de l'eau et la cible droite contenait la solution sucrée. Les résultats obtenus ne montrant pas une bonne performance des abeilles, une deuxième expérience a été réalisée dans laquelle l'abeille avait le choix entre la solution sucrée (à droite) et une solution amère de quinine (à gauche). Le but poursuivi dans la deuxième expérience était de renforcer négativement les erreurs afin d'améliorer la performance. Sept abeilles ont effectué cet apprentissage qui a été répété sur 3 séances espacées de 6 heures en moyenne.

RESULTATS

L'analyse globale des résultats de la première expérience montre que le choix de la cible renforcée se fait au hasard, la répartition des réponses au moment de l'épreuve de choix étant de 52% sur la cible renforcée et de 48% sur la cible contenant de l'eau. Le temps mis pour trouver le renforcement est plus long quand l'abeille se trompe. Elle se pose plusieurs fois sur la mauvaise cible avant de changer de côté et de trouver le renforcement sucré.

Cette première observation va à l'encontre des résultats rapportés par des auteurs différents montrant que l'abeille présente soit une tendance à alterner spontanément (Brown et Demas, 1994), soit au contraire une tendance à revenir sur des cibles déjà connues (Burmeister et al., 1995; Isnec et al., 1997)

L'analyse des films vidéo nous a permis d'étudier l'évolution des réponses au cours de la séance d'apprentissage et de rechercher une éventuelle amélioration de la performance en cours de séance. Nous avons mesuré la durée des épreuves de choix (du moment où l'abeille arrive sur le dispositif jusqu'au moment où elle trouve le renforcement sucré) de façon globale puis en dissociant les réussites des échecs. Globalement, le temps mis pour trouver le renforcement diminue tout au long de la séance. Cette amélioration est due à une diminution du temps passé à faire des erreurs: quand l'abeille se trompe, elle reste moins de temps sur la mauvaise cible. Par contre, le nombre d'erreurs au cours de la séance ne diminue pas (Figure 2).

En conclusion, cette première expérience ne permettait pas de montrer une maîtrise de la règle d'alternance différée dans les conditions expérimentales initialement définies.

Nous avons donc réalisé une deuxième expérience en remplaçant l'eau par une solution aversive de quinine dans le réservoir gauche au moment de l'épreuve de choix. Il s'agissait de renforcer négativement les erreurs afin de faciliter l'apprentissage.

Sept abeilles ont effectué 3 séances de conditionnement comportant 16 essais; l'intervalle entre les séances était en moyenne de 6 heures. La performance réalisée au cours de chaque séance est représentée par tranche de 4 essais (Figure 3).

Les résultats de la 2ème expérience montrent une augmentation de la performance entre la 1ère et la 2ème séance (respectivement 48% et 60% de choix corrects) mais cette amélioration ne se poursuit pas au-delà de la 2ème séance (45% de choix corrects à la 3ème séance). Les meilleurs résultats sont dus à une diminution du nombre des erreurs entre les séances 1 et 2 et à l'intérieur des séances 2 et 3 comme le montre la représentation par tranches de 4 essais.

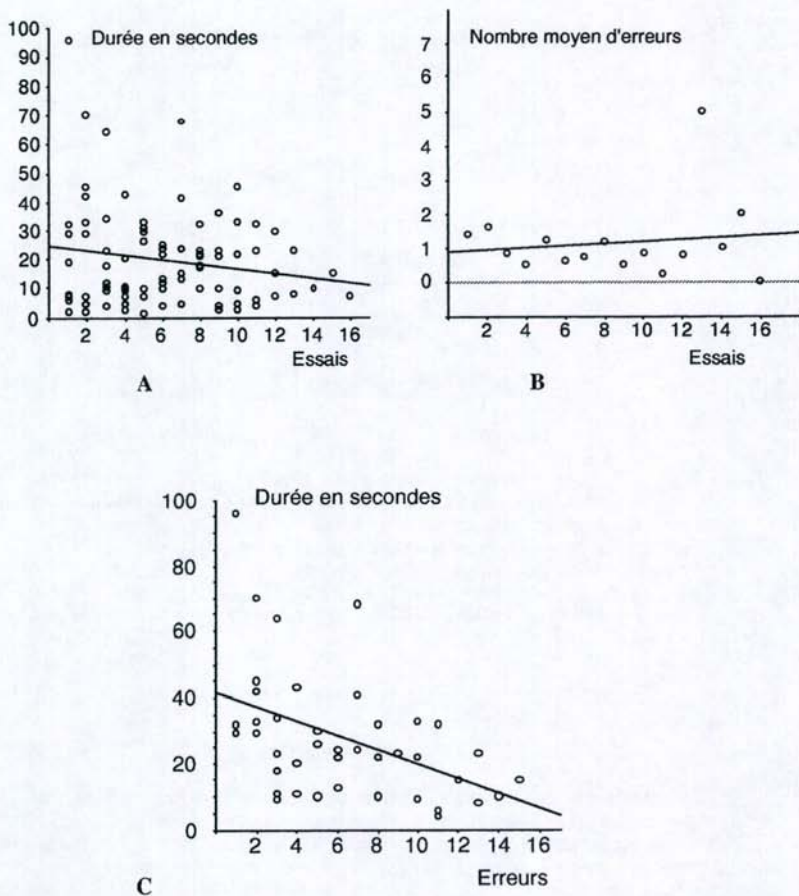


Figure 2: *A* Evolution de la durée des épreuves de choix au cours des essais successifs - Duration of the choice task related to the rank order the task inside the session;

B: Evolution du nombre d'erreurs au cours des essais successifs - Evolution of the number of errors during the learning session;

C: Evolution de la durée des épreuves de choix correspondant à des échecs au cours de la séance - Evolution of the duration of the choice tasks corresponding to errors during the learning session

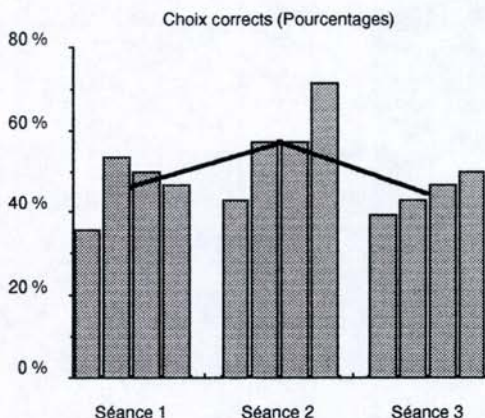


Figure 3: Comparaison de la performance (pourcentage de choix corrects) entre les 3 séances de conditionnement et évolution de la performance à l'intérieur de chaque séance (par tranches de 4 essais). La performance moyenne obtenue à chaque séance est représentée en noir.
Performance comparison (percentage of correct choices) between the 3 learning sessions and performance evolution inside each learning session (4 blocks of 4 trials). In black, the mean-value performance for each session

DISCUSSION

Les résultats de ces expériences montrent que la règle invariante d'alternance différée est difficile à maîtriser pour l'abeille même après trois séances de conditionnement. Il n'est pas exclu qu'un apprentissage s'opère puisque dans la 1ère expérience, nous observons que l'abeille persévère moins longtemps dans ses erreurs bien que le nombre d'erreurs dans la séance ne varie pas; dans la 2ème expérience, le nombre d'erreurs diminue, soit entre les séances, soit au sein d'une même séance mais cette amélioration reste faible.

Ces résultats ne permettent pas cependant de conclure que l'abeille ne possède pas de mémoire de référence, il aurait fallu pour cela la soumettre à une série d'épreuves différentes. Nous avançons deux hypothèses pour expliquer l'échec que nous observons dans nos expériences:

- au plan de l'économie, il est peut-être moins coûteux pour l'abeille de parcourir une distance de 40 cm quand elle se trompe que d'apprendre et de retenir une règle abstraite d'alternance;

- ou bien le problème n'est pas suffisamment bien posé et une modification du protocole pourrait faciliter l'apprentissage. Nous pourrions par exemple placer des indices visuels supplémentaires à proximité des cibles alimentaires pour faciliter leur localisation. Nous pourrions également placer le dispositif dans un plan vertical ce qui limiterait les erreurs de localisation des deux cibles si l'abeille utilise un repérage spatial égocentré: quel que soit son angle d'arrivée de la ruche, elle trouverait toujours les deux cibles face à elle ce qui faciliterait la discrimination droite-gauche.

En guise de conclusion, on peut cependant remarquer que des expériences se rapprochant des nôtres et destinées à tester la mémoire de travail chez l'abeille ont rapporté des performances bien plus faibles que celles qui sont obtenues chez le rongeur dans le même type d'épreuves (Brown et al, 1997). Il semblerait donc que ce type d'apprentissage spatial soit difficile à maîtriser par l'abeille.

REMERCIEMENTS

Ce travail a pu être réalisé grâce à une subvention de la Région Midi-Pyrénées (N° 9609592)

REFERENCES

- BITTERMAN, M.E. 1996. Comparative analysis of learning in honeybees. *Animal Learning and Behavior*. 24, 123-141.
- BROWN, M.F. & DEMAS, G.E. 1994. Evidence for spatial working memory in honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Psychology*. 108, 344-352.
- BROWN, M.F., MOORE, J.A., BROWN, C.H. & LANGHELD, K.D. 1997. The existence and extent of spatial working memory ability in honeybees. *Animal Learning and Behavior*. 25, 473-484.
- BURMEISTER, S., COUVILLON, P.A. & BITTERMAN, M.E. 1995. Performance of honeybees in analogues of the rodent radial maze. *Animal Learning and Behavior*. 23, 369-375.
- ERBER, J. 1975 The dynamics of learning in the honeybee (*Apis mellifica carnica*). I. The time-dependance of the choice reaction. *Journal of Comparative Physiology*. 99, 231-242.
- ERBER, J. 1976. Retrograde amnesia in honeybees (*Apis mellifera carnica*), *Journal of Comparative Physiological Psychology*. 90, 41-46.
- ERBER, J., MASHUR, T. & MENZEL, R. 1980. Localization of short-term memory in the brain of the bee, *Apis mellifera*, *Physiological Entomology*. 5, 343-358.
- HUBER, B., COUVILLON, P.A. & BITTERMAN, M.E. 1994. Place and position learning in honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Psychology*. 108, 213-219.
- ISNEC, M.R., COUVILLON, P.A., BITTERMAN, M.E. 1997. Short-term spatial memory in honeybees. *Animal Learning and Behavior*. 25, 165-170.
- MENZEL, R. 1990. Learning, memory, and "cognition" in honeybees, In: *Neurobiology of Comparative Cognition*.. R.P. Kesner & D.S. Olton (Eds.), Laurence Erlbaum Associates Publishers, pp. 237-292.
- SQUIRE, L.R. 1987. *Memory and Brain*. Oxford: Oxford University Press.