

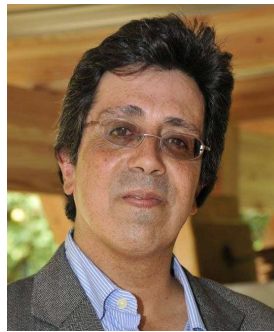
Conférence Angélique Arvanitaki

Neurosciences Cognitives dans un Cerveau Miniature

L'apprentissage d'ordre supérieur chez les abeilles

MARTIN GIURFA

Sorbonne Université, CNRS, Inserm, Institut de Biologie Paris-Seine, IBPS, et Centre de Neuroscience Neuro-SU, Paris, France



La Conférence Angélique Arvanitaki a été donnée par Martin Giurfa le 14 mai 2025 à Montpellier lors du colloque NeuroFrance 2025.

Martin Giurfa est internationalement reconnu pour ses travaux en neuro-éthologie de l'abeille. Titulaire de la médaille d'argent du CNRS, membre sénior de l'Institut Universitaire de France, pour ne citer que quelques-unes de ses distinctions françaises, il dirige actuellement une équipe qui cherche à comprendre les mécanismes neurobiologiques de la cognition des abeilles. En 2023, il est invité par le Dalaï-lama à une conférence sur la conscience des animaux, démonstration particulièrement remarquable de sa position de leader international en cognition des insectes, issue d'un parcours exemplaire.

Martin a fait ses études en neurosciences en Argentine, à la fin des années 80, alors que le pays est sous le joug d'une dictature militaire. Sa force de caractère est déjà visible dans son choix, particulièrement risqué, de

mener des actions clandestines contre le régime à la tête d'un réseau d'étudiants. Il obtient son doctorat en 1990 à l'Université de Buenos Aires sur le comportement de butinage des abeilles, sous la direction de Josué Núñez. La qualité de son travail fut remarquée par Randolph Menzel, professeur allemand à l'Université libre de Berlin dominant la recherche mondiale en neurobiologie de l'abeille. Martin est ainsi resté une dizaine d'années à Berlin où il a pu développer une expertise de pointe en neurobiologie de l'insecte. Il devient alors, grâce à une approche audacieuse consistant à appliquer des concepts développés en psychologie expérimentale chez l'humain à un insecte, l'un des pionniers à l'origine d'une véritable révolution scientifique ayant permis d'attribuer des capacités cognitives sophistiquées inattendues pour un cerveau

d'insecte, telles que la faculté de catégorisation ou d'utilisation de concepts.

Martin est venu s'installer à Toulouse en 2001, où il a dirigé le Centre de Recherche sur la Cognition Animale jusqu'en 2017. Il a contribué à en faire un laboratoire-clé en éthologie et neurosciences cognitives grâce à une grande ambition scientifique associée à la promotion de recherches originales, mais d'une grande rigueur, qu'il a su insuffler au sein du CRCA et qui continuent d'inspirer les recherches actuelles. Au cours de ces années, il a dirigé de nombreux travaux sur les fonctions cognitives de l'abeille, en établissant des protocoles-clé, repris dans le monde entier pour l'étude des différentes formes d'apprentissage et de leurs bases neurobiologiques.

Depuis 2023, Martin a pris la direction du grand Institut de Biologie Paris-Seine, démontrant de nouveau sa capacité à relever les défis et son intérêt pour le management de la recherche.

Martin s'investit fortement dans la transmission du savoir auprès de tous publics ainsi que dans le soutien des jeunes chercheurs et chercheuses, leur faisant ainsi bénéficier de ses compétences et de son réseau basé sur son excellente réputation scientifique grâce à la rigueur et l'ambition de ses recherches ainsi que sur sa curiosité toujours maintenue pour les travaux en neuroéthologie dans toute leur diversité de modèles, de thématiques ou d'origine géographique.

Aurore Avarguès-Weber,

Centre de Recherches sur la Cognition Animale
(CRCA-CBI, CNRS/Université de Toulouse)

aurore.avargues-weber@utoulouse.fr

Au cours des dernières décennies, l'abeille domestique est devenue un modèle pour l'étude de l'apprentissage, de la mémoire et, plus récemment, des capacités cognitives complexes — longtemps attribuées à certains vertébrés (1). J'examinerai ici comment ces recherches ont façonné notre compréhension de la cognition et soulignent le potentiel de l'abeille comme modèle en neurosciences cognitives.

Les abeilles peuvent être entraînées à résoudre une grande variété de tâches de discrimination. Plusieurs protocoles expérimentaux ont été développés pour étudier l'apprentissage et la mémoire chez l'abeille de façon individuelle (contrairement à des pratiques anciennes où un groupe d'abeilles était entraîné, sans aucun contrôle de l'expérience individuelle). Cette approche est essentielle car l'apprentissage et la mémoire résultent de l'expérience propre à chaque individu. Elle permet également une analyse neurobiologique directement corrélée aux performances individuelles.

Deux protocoles principaux sont largement utilisés pour étudier l'apprentissage et la mémoire chez l'abeille :

1. Le conditionnement des vols d'approche vers des cibles visuelles chez les abeilles en vol libre, dans lequel une abeille marquée reçoit une récompense de solution de saccharose sur un stimulus visuel donné, ce qui la conduit à visiter de manière répétée le site expérimental à la recherche de cette récompense.

2. Le conditionnement olfactif du réflexe d'extension du proboscis (REP) chez les abeilles immobilisées, dans lequel une abeille apprend à associer un odorant à une récompense de saccharose en laboratoire, de sorte que l'odorant déclenche, après apprentissage, l'extension du proboscis, réponse appétitive à la nourriture (Figure 1a). Cet apprentissage constitue un cas de conditionnement pavlovien, où l'odeur agit comme stimulus conditionnel (SC) et le sucrose comme stimulus inconditionnel (SI). Le PER déclenché par l'odeur devient alors la réponse conditionnée (RC).

Bases neurales du conditionnement appétitif olfactif du REP

Le conditionnement olfactif du REP a été déterminant pour retracer les circuits neuronaux impliqués dans l'apprentissage associatif dans le cerveau des abeilles (2) (Figure 1b). Les odorants (SC) sont détectés par les neurones olfactifs des antennes et transmis aux lobes antennaires, où récepteurs olfactifs, interneurons locaux et neurones de projection interagissent au niveau d'environ 165 glomérules. Les neurones de projection relaient ensuite l'information traitée vers des centres supérieurs, dont le lobe latéral et les corps pédonculés,

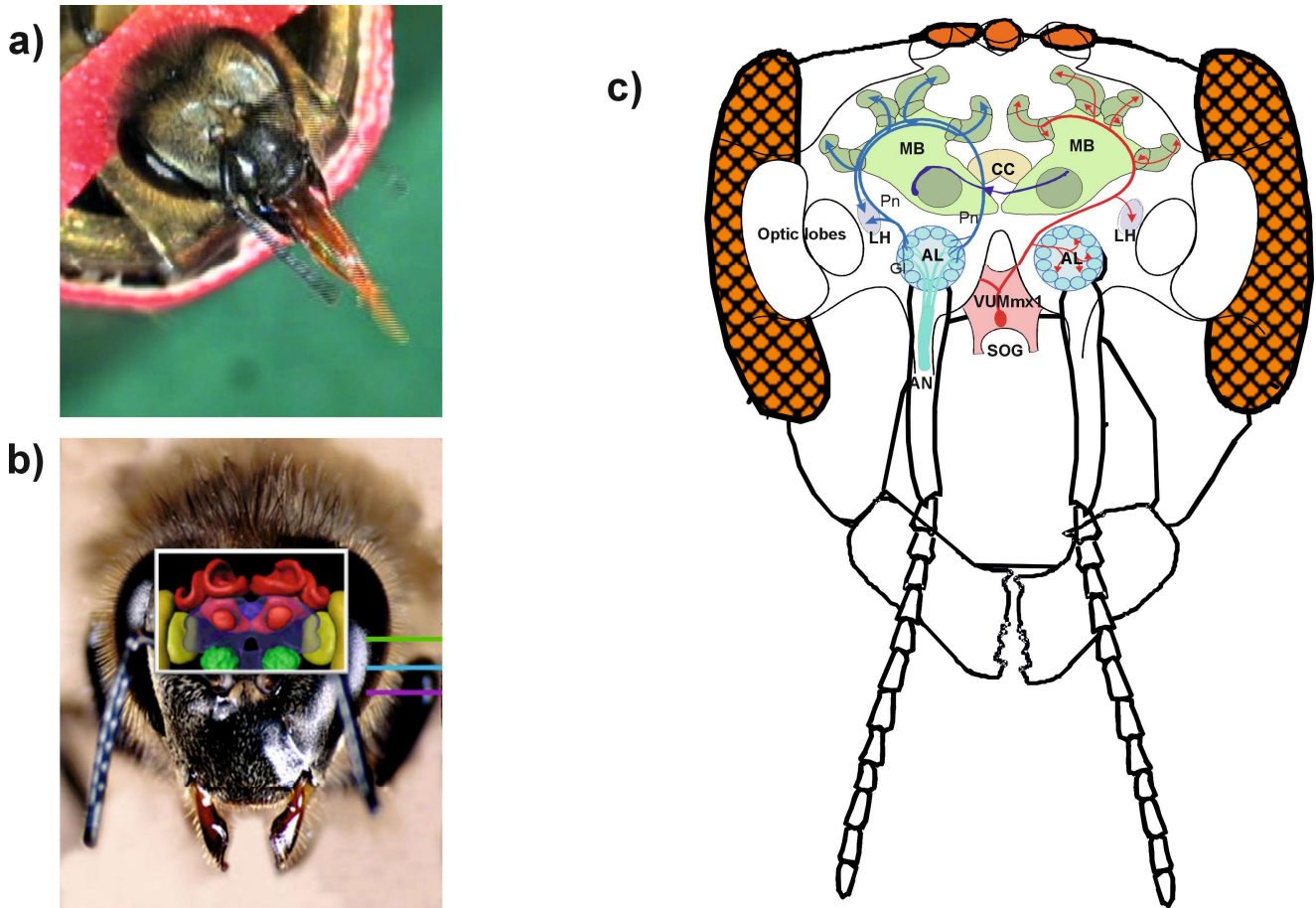


Figure 1 : a) Réponse d'extension du proboscis (REP) à une odeur apprise chez une abeille immobilisée. b) Vue du cerveau d'une abeille. c) Schéma d'une vue frontale du cerveau de l'abeille montrant les voies centrales olfactives (SC, en bleu à gauche) et de traitement du sucre (SI, en rouge à droite). **Voie SC :** les neurones sensoriels olfactifs transmettent l'information au cerveau via le nerf antennaire (AN). Dans le lobe antennaire (AL), ces neurones font synapse au niveau des glomérules (G) avec des interneurons locaux (non représentés) et avec des neurones de projection (Pn) véhiculant l'information olfactive vers des centres de traitement de plus haut niveau, la corne latérale (LH) et les corps pédonculés (MB, de l'anglais 'Mushroom Bodies'). Les corps pédonculés sont interconnectés par des tractus commissuraux. **Voie SI :** ce circuit est partiellement représenté par le neurone VUMmx1, dont le soma se situe dans la zone subœsophagienne (SOG) et qui converge avec la voie SC en trois sites principaux : le AL, le LH et les MBs. CC : complexe central.

ces derniers intégrant plusieurs modalités sensorielles et jouant un rôle essentiel dans le stockage et la récupération de la mémoire (Figure 1c).

L'activité neuronale le long de cette voie a été étudiée par électrophysiologie et imagerie calcique. Des études initiales utilisant l'amnésie rétrograde induite par refroidissement ont révélé une séquence temporelle de formation mnésique : les lobes antennaires sont essentiels pour la mémoire à court terme précoce, les corps pédonculés pour la consolidation ultérieure, tandis que le lobe latéral semble dispensable. Ces résultats ont inspiré des travaux similaires chez d'autres insectes.

Chez les abeilles naïves, les odeurs évoquent des motifs glomérulaires reproductibles et symétriques dans les lobes antennaires. Chaque odorant est codé par un

motif spatial unique d'activation glomérulaire, conservé entre individus. Ces codes spatiaux persistent dans les centres supérieurs, bien que les corps pédonculés présentent un codage parcellaire, notamment au niveau des calyces. L'apprentissage modifie ces représentations : le conditionnement différentiel (A+ vs. B-) augmente l'activation pour le SC+ et améliore la discrimination des odeurs via une décorrélation dans le lobe antennaire.

Au niveau des cellules de Kenyon (KCs)¹ les réponses aux odeurs sont parcellaires et modulées par des mécanismes synaptiques. L'apprentissage renforce les réponses des KCs au SC+ et supprime celles au SC-, tandis qu'une exposition répétée non renforcée conduit à une adaptation non associative. Les études

¹ Les cellules de Kenyon sont les neurones constitutifs des corps pédonculés (en anglais : 'mushroom bodies')

moléculaires confirment le rôle de la signalisation NMDA dans la mémoire : l'invalidation de la sous-unité NR1 par RNAi altère la mémoire à moyen terme et à long terme précoce, sans affecter la mémoire tardive.

La voie du SI reste moins bien connue. Le neurone VUMmx1, situé dans la zone sous-œsophagienne, répond au sucrose et projette vers les lobes antennaires, les corps pédonculés et les lobes latéraux — sites de convergence avec les voies du SC (Figure 1c). L'activation artificielle de VUMmx1 peut se substituer au sucrose lors du conditionnement, confirmant son rôle instructif en tant que SI (3). VUMmx1 est octopaminergique ; quand l'octopamine est injectée dans les centres olfactifs lors d'une stimulation olfactive, l'apprentissage olfactif a lieu comme en présence de sucre.

Ces résultats montrent que l'apprentissage olfactif élémentaire chez l'abeille mobilise des interactions distribuées mais localisées entre les voies SC et SI (Figure 1c). La convergence dans les lobes antennaires, les corps pédonculés et les lobes latéraux reflète un traitement parallèle, suggérant des rôles spécialisés pour chaque site selon les phases.

Apprentissage non-élémentaire chez l'abeille

L'apprentissage appétitif élémentaire repose sur des associations directes entre des événements clairement définis (par ex. SC → SI). En revanche, les formes associatives abordées ici impliquent des stimuli à valeur ambiguë, ce qui empêche une simple correspondance un-à-un avec un renforcement, imposant une exigence cognitive plus élevée. Ces problèmes offrent un moyen d'évaluer la capacité du cerveau miniature des abeilles à résoudre des tâches cognitives de haut niveau.

Un exemple clé est le 'negative patterning' (A+, B+, AB-), dans lequel l'abeille doit apprendre que le composé AB, bien qu'il soit formé d'éléments individuellement récompensés, ne prédit aucune récompense — exigeant ainsi la reconnaissance que AB n'est pas simplement A + B. Un animal apprenant que A et B sont chacun renforcés doit inhiber l'attente additive selon laquelle AB serait deux fois plus récompensé. Cette tâche est donc qualifiée de non linéaire. Bien que rarement étudié chez les invertébrés, il a été montré que les abeilles peuvent résoudre le 'negative patterning' dans les modalités visuelle et olfactive. Ceci a permis d'étudier les supports neuraux sous-jacents à cette capacité.

Bases cellulaires de l'apprentissage non-élémentaire

L'utilisation d'un protocole de 'negative patterning' dans la modalité olfactive a permis d'interroger les bases neuronales de cette forme de résolution non linéaire (4). Des abeilles témoins ayant reçu des injections de solution saline au niveau des corps pédonculés ont été capables de résoudre une discrimination de type 'negative patterning' (A+, B+, AB-). En revanche, lorsque l'activité des corps pédonculés était localement bloquée par des injections de procaïne, un inhibiteur des canaux sodium et potassium, les abeilles étaient incapables d'apprendre cette tâche. Une expérience contrôle critique a consisté à bloquer à nouveau les corps pédonculés avec de la procaïne, mais cette fois dans le cadre d'une discrimination élémentaire, bien que structurellement proche du 'negative patterning': A+, B+, CD- ; ici, chaque odorant est associé de manière univoque à la présence ou à l'absence de renforcement, sans ambiguïté. Les abeilles témoins, ainsi que celles avec corps pédonculés bloqués, ont résolu cette discrimination aussi efficacement, montrant ainsi que l'incapacité à résoudre le 'negative patterning' en l'absence des corps pédonculés était inhérente à la nature du problème entraîné (4). Ces résultats montrent donc un rôle spécifique des corps pédonculés dans l'apprentissage non-élémentaire.

Par ailleurs, des injections locales de picrotoxine, un inhibiteur GABAergique, dans les corps pédonculés ont permis de disséquer les contributions de deux voies de rétroaction GABAergiques : les neurones A3v — qui fournissent un retour GABAergique des lobes (région de sortie des corps pédonculés) vers les calyces des corps pédonculés (région d'entrée des corps pédonculés, i.e. sortie → entrée) — et les neurones A3d — qui projettent des lobes vers les lobes (i.e. sortie → sortie). Les injections de picrotoxine dans les calyces — mais non dans les lobes — ont perturbé la performance de 'negative patterning' en empêchant la suppression des réponses au composé non renforcé AB (4). Ce résultat souligne l'importance de l'inhibition GABAergique de rétroaction assurée par les neurones A3v au niveau de l'entrée des corps pédonculés pour la résolution de ce type de tâche non linéaire.

Apprentissage de règles

L'apprentissage de règles implique l'apprentissage de relations entre objets, et non des objets eux-mêmes. Le transfert positif se produit donc indépendamment de la nature physique des stimuli. Les exemples classiques incluent les règles de similarité et de différence, testées

via des tâches de 'delayed matching to sample' (DMTS) et 'delayed non-matching to sample' (DNMTS), respectivement.

Des abeilles en libre vol ont appris les deux règles dans un labyrinthe en Y (5). Elles étaient soumises à un problème DMTS dans lequel un échantillon non récompensé (par ex. l'un de deux disques colorés ou l'un de deux patterns noir et blanc — vertical ou horizontal) était présenté à l'entrée du labyrinthe. La récompense était donnée uniquement si l'abeille choisissait, à l'intérieur du labyrinthe, le stimulus identique à l'échantillon. Les abeilles entraînées avec des couleurs et testées avec des patterns jamais vus réussissaient à choisir le pattern correspondant à celui présenté à l'entrée du labyrinthe. Réciproquement, les abeilles entraînées avec des patterns et testées avec des couleurs jamais vues choisissaient la couleur correspondant à celle perçue à l'entrée. Le transfert ne se limitait pas à différents types de stimuli dans le domaine visuel (patterns achromatiques vs. couleurs), mais opérait également entre modalités très différentes comme l'olfaction et la vision, démontrant un transfert intermodal. Les abeilles ont également appris la règle de différence dans des tâches DNMTS (5).

Les abeilles peuvent aussi acquérir plusieurs concepts simultanément. Dans une étude, elles ont appris à la fois des concepts spatiaux (par ex. « au-dessus/dessous », « gauche/droite ») et des concepts de différence (6). Les stimuli présentaient deux images dans des relations spatiales précises, et les abeilles devaient sélectionner les configurations respectant à la fois une règle spatiale et le fait que les deux images présentes soient différentes. Elles ont par la suite généralisé ces concepts à des images nouvelles. Lors de tests de conflit, où un seul des deux concepts était respecté, les abeilles ne montraient pas de préférence, suggérant une pondération égale des deux concepts.

Cognition numérique

Les recherches sur la numérosité chez l'abeille ont révélé des capacités cognitives remarquables (7). À l'aide de protocoles de DMTS, des abeilles en libre vol entraînées à appairer des images avec deux ou trois éléments ont transféré cette règle à de nouveaux stimuli différant en forme, couleur et configuration mais présentant le même nombre d'items. Cependant, les performances diminuaient avec quatre éléments, suggérant une limite de leurs capacités numériques autour de cette valeur.

Les abeilles possèdent également le concept du zéro (8). Entraînées à choisir systématiquement la quantité la plus petite, elles préféraient un ensemble vide (jamais vu lors de l'entraînement) plutôt qu'une image contenant un élément, le traitant comme une quantité inférieure à un. Leurs performances s'amélioraient avec la distance numérique (par ex. 0 vs 6 > 0 vs 1), reflétant l'effet de distance numérique observé chez les vertébrés. Les abeilles sont aussi capables d'arithmétique simple. Dans une étude, deux indices colorés différents signalaient s'il fallait ajouter ou soustraire une unité à partir d'une image avec un certain nombre d'items montrée à l'entrée d'un labyrinthe. Les abeilles appliquaient correctement l'opération pour choisir entre deux quantités à l'intérieur du labyrinthe, démontrant des compétences arithmétiques élémentaires (9).

Parmi de nombreuses autres expériences sur la numérosité, une étude récente a montré que les abeilles semblent posséder une ligne numérique mentale. Entraînées sur un nombre de référence (par ex. 3), elles préféraient, lors d'un choix de numérosités nouvelles, des quantités plus petites à gauche et plus grandes à droite (10), quand la même numérosité était présentée à droite et à gauche lors du test. Ceci suggère une représentation spatiale des nombres, potentiellement conservée au cours de l'évolution.

Conclusion

Cette revue met en évidence la richesse des comportements dépendants de l'expérience chez l'abeille, et montre que diverses formes de traitement cognitif fondées sur l'apprentissage associatif, des plus simples aux plus complexes, peuvent être étudiées en laboratoire. L'adoption des cadres élémentaire et non-élémentaire offre une base utile pour évaluer jusqu'où les abeilles dépassent les processus associatifs simples. Les nombreux exemples présentés révèlent une sophistication cognitive qui remet en question la vision d'une intelligence limitée chez l'insecte. Les neurosciences cognitives chez l'abeille en font un modèle pertinent pour explorer des niveaux intermédiaires de complexité cognitive et leurs bases neuronales.

martin.giurfa@sorbonne-universite.fr

Références

- (1) Giurfa, M., *Trends Neurosci*, 2013. 36(5): p. 285-94.
- (2) Giurfa, M., *J Comp Physiol A - Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 2007. 193(8): p. 801-824.

(3) Hammer, M., *Nature*, 1993. 366: p. 59-63.

(4) Devaud, J.M., et al., *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2015. 112(43): p. E5854-62.

(5) Giurfa, M., et al., *Nature*, 2001. 410(6831): p. 930-933.

(6) Avargues-Weber, A., et al., *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012. 109(19): p. 7481-7486.

(7) Giurfa, M., *Trends Cogn Sci*, 2019. 23(9): p. 720-722.

(8) Howard, S.R., et al., *Science*, 2018. 360(6393): p. 1124-1126.

(9) Howard, S.R., et al., *Sci Adv*, 2019. 5(2): p. eaav0961.

(10) Giurfa, M., et al., *Proc Natl Acad Sci U.S.A.*, 2022. 119(44): p. e2203584119.