



HAL
open science

Acquisition et utilisation d'informations passées : des mécanismes de mémorisation aux conséquences adaptatives du comportement

Lucie Froissart

► **To cite this version:**

Lucie Froissart. Acquisition et utilisation d'informations passées : des mécanismes de mémorisation aux conséquences adaptatives du comportement. Sciences agricoles. Université Claude Bernard - Lyon I, 2012. Français. NNT : 2012LYO10250 . tel-00984371

HAL Id: tel-00984371

<https://theses.hal.science/tel-00984371>

Submitted on 28 Apr 2014

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

délivrée par
L'UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD LYON 1

École doctorale E2M2
Écologie, Évolution, Microbiologie et Modélisation

DIPLÔME DE DOCTORAT
(arrêté du 7 août 2006)

soutenue publiquement le 30 novembre 2012
par

Lucie FROISSART

Acquisition et utilisation d'informations
passées : des mécanismes de mémorisation aux conséquences
adaptatives du comportement

Directeur de thèse : Emmanuel DESOUHANT
Co-directeur : Carlos BERNSTEIN

Jury

Dominique ALLAINÉ
Carlos BERNSTEIN
Emmanuel DESOUHANT
Patrizia D'ETTORRE
Laure KAISER-ARNAULD
Tadeusz J. KAWECKI
Claudio R. LAZZARI

Pr Université Lyon 1
DR CNRS émérite Université Lyon 1
Pr Université Lyon 1
Pr Université Paris 13
CR INRA Université Paris-Sud 11, rapporteur
Pr Université de Lausanne
Pr Université de Tours, rapporteur

À mon oncle Pierre

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

Président de l'Université

M. François-Noël GILLY

Vice-président du Conseil d'Administration

M. le Professeur Hamda BEN HADID

Vice-président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire

M. le Professeur Philippe LALLE

Vice-président du Conseil Scientifique

M. le Professeur Germain GILLET

Secrétaire Général

M. Alain HELLEU

COMPOSANTES SANTE

Faculté de Médecine Lyon Est – Claude Bernard

Directeur : M. le Professeur J. ETIENNE

Faculté de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud – Charles Mérieux

Administrateur provisoire : M. le Professeur G. KIRKORIAN

UFR d'Odontologie

Directeur : M. le Professeur D. BOURGEOIS

Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques

Directeur : Mme la Professeure C. VINCIGUERRA.

Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation

Directeur : M. le Professeur Y. MATILLON

Département de formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine

Directeur : M. le Professeur P. FARGE

COMPOSANTES ET DEPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Faculté des Sciences et Technologies

Directeur : M. le Professeur F. De MARCHI

Département Biologie

Directeur : M. le Professeur F. FLEURY

Département Chimie Biochimie

Directeur : Mme le Professeur H. PARROT

Département GEP

Directeur : M. N. SIAUVE

Département Informatique

Directeur : M. le Professeur S. AKKOUCHE

Département Mathématiques

Directeur : M. le Professeur A. GOLDMAN

Département Mécanique

Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID

Département Physique

Directeur : Mme S. FLECK

Département Sciences de la Terre

Directeur : Mme la Professeure I. DANIEL

UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Directeur : M. C. COLLIGNON

Observatoire de Lyon

Directeur : M. B. GUIDERDONI

Polytech Lyon

Directeur : M. P. FOURNIER

Ecole Supérieure de Chimie Physique Electronique

Directeur : M. G. PIGNAULT

Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1

Directeur : M. C. VITON

Institut Universitaire de Formation des Maîtres

Directeur : M. R. BERNARD

Institut de Science Financière et d'Assurances

Directeur : Mme la Professeure V. MAUME-DESCHAMPS

Coordonnées personnelles

11 rue de la Gare
69830 St Georges de Reneins
téléphone : 06 68 19 44 80

Coordonnées professionnelles

❖ Département Statistiques et Informatique Décisionnelle
160 Boulevard de l'Université
69676 Bron Cedex
e-mail : lucie.froissart@univ-lyon2.fr

❖ Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive, UMR CNRS 5558
43 bd du 11 novembre 1918
69622 Villeurbanne Cedex
e-mail : lucie.froissart@univ-lyon1.fr
téléphone : 04 72 44 82 16

SITUATION ACTUELLE

- A.T.E.R. à l'IUT Lumière Lyon 2, Département STID (Statistiques et Informatique Décisionnelle)
- Doctorante à l'Université Claude Bernard Lyon 1, Laboratoire de Biométrie et de Biologie Évolutive
« Acquisition et utilisation d'informations passées : des mécanismes de mémorisation aux conséquences adaptatives du comportement »

FORMATION

- 2007-2008 Master 2, Université Lyon 1. Microbiologie, Écologie, spécialité Écologie, Évolution, Biométrie.
- 2006-2007 Agrégation SV-STU (Sciences de la Vie - Sciences de la Terre et de l'Univers).
- 2005-2006 Master 1, Université Paris 6. Biologie, dominante Écologie.
- 2004-2005 Licence 3, Université Paris 6. Biologie.
- 2004-2008 Élève à l'École Normale Supérieure de Paris. Département Biologie.

RECHERCHE

- THÉMATIQUES Écologie évolutive, écologie comportementale, théorie de l'approvisionnement optimal, information passée, apprentissage, mémoire, Insectes, parasitoïdes, *Venturia canescens*
- OUTILS Expérimentation (comportement animal), modèles individus centrés, statistiques

PUBLICATIONS (** 2 publiées, * 2 en préparation)

- ** L. Froissart, C. Bernstein, L. Humblot, I. Amat & E. Desouhant (2012) Facing multiple information sources while foraging on successive patches: how does a parasitoid deal with experience? *Animal Behaviour* 83, 189-199
- ** A. Roulin, J. Gasparini & L. Froissart (2008) Pre-hatching maternal effects and the tasty chick hypothesis. *Evolutionary Ecology Research* 10, 463-473
- * L. Froissart, S. Sauzet, M. Giurfa & E. Desouhant (in prep.) Memory and learning vs. Habitat features: a glance within a parasitoid species.
- * L. Froissart, M. Gros, F. Debiais & E. Desouhant (in prep.) Environment stability, host distribution and the rate of learning: a comparison between *Venturia canescens* thriving in indoor and outdoor habitats.

COMMUNICATIONS ORALES (** conférence internationale ; * conférence nationale)

- ** L. Froissart, S. Sauzet & E. Desouhant. Learning in different habitats: a study in a parasitoid wasp. *Second Entomophagous Insects Conference*. Antibes, 20-23 juin 2011
- ** L. Froissart, S. Sauzet & E. Desouhant. Does environment shape memory? *7èmes Rencontres Écologie & Comportement*. Rennes, 2-6 mai 2011
- * L. Froissart, S. Sauzet & E. Desouhant. Différents habitats, différentes dynamiques de mémoire ? *Venturia canescens* sur le gril. *16ème Colloque de Biologie de l'Insecte*. Lyon, 18-20 octobre 2010
- ** L. Froissart, C. Bernstein & E. Desouhant. How to deal with past information when exploiting successive host patches. *ESF Program. Behavioural Ecology of Insect Parasitoids: a Perspective*. Palerme, Italie, 20-24 septembre 2009

COMPÉTENCES

INFORMATIQUE	Bureautique (Word, Power Point, Excel), programmation (C, Scilab)
STATISTIQUES	Statistiques paramétriques et non paramétriques, modèles mixtes, modèles linéaires généralisés, logiciel R
LANGUES	Anglais lu, écrit, compris, parlé ; allemand lu

ENSEIGNEMENT

2011-2013	A.T.E.R. à l'U.T. Lumière Lyon 2 ; 111 heures équivalent T.D. en 2011-2012 ; 192 h E.T.D. prévues en 2012-2013 * D.U.T. Statistiques et Informatique Décisionnelle ; ** Licence professionnelle Chargé d'Études statistiques * STATISTIQUES BIDIMENSIONNELLES, TD et TP, 1 ^{ère} année * RÉGRESSION ET ANOVA, ESTIMATION STATISTIQUE ET TESTS D'HYPOTHÈSE, TD et TP, 2 ^{ème} année * INITIATION AU LOGICIEL R, cours, TD et TP, 2 ^{ème} année ** ESTIMATION STATISTIQUE, cours, TD et TP, 3 ^{ème} année
2008-2011	Moniteur à l'université Claude Bernard Lyon 1 ; 64 h E.T.D. par an soit 192 h E.T.D. MATHÉMATIQUES (analyse, probabilités, statistiques, logiciel R), TD, Licence Biologie 1 ^{ère} et 3 ^{ème} année ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE ET BIOLOGIE DU COMPORTEMENT (modélisation), TD, Master Biologie 1 ^{ère} année INITIATION À L'ÉCOLOGIE, cours, Master Mathématiques 1 ^{ère} année

ACTIVITÉS SCIENTIFIQUES

ENCADREMENT	2 stages en laboratoire (6 semaines; niveaux Licence 1 et 3); 1 projet statistique (étude commanditée ; 80 heures dédiées, 4 étudiants niveau DUT 2 ^{ème} année)
PEER-REVIEWING	Arthropod-Plant Interactions, Plos One
ORGANISATION DE CONFÉRENCE	5th meeting "Ecology & Behaviour" (2009), conférence internationale à destination des jeunes chercheurs. Secrétaire de l'association organisatrice

Remerciements

La page des remerciements a ceci de particulier que c'est généralement l'une des premières pages que l'on lit dans une thèse, alors que c'est la dernière que l'on écrit. C'est la page où l'on se retourne sur ce qui a été fait, pour faire un constat, qui ici, sera des plus enthousiastes.

D'une façon assez classique, je commencerai par adresser mes remerciements à mon directeur de thèse. Cependant, cette position en tête de page ne doit rien aux us que j'ai pu observer par ailleurs : Manu, tu as été un encadrant impeccable. Ni trop présent, ni trop absent, tu as su me pousser quand je patinais, me soutenir quand je n'en pouvais plus et m'indiquer des directions intéressantes, tout en me laissant ma liberté. Tu m'as accordé ta confiance, souvent, et je t'en remercie. Je me souviendrai aussi longtemps des dires, disons hautement philosophiques, que tu peux avoir quand il ne s'agit plus de travailler. Dans la réalisation de cette thèse, je te dois beaucoup, vraiment beaucoup, et que ce serait à refaire, que je le referais avec plaisir.

Mes remerciements suivants iront à Carlos, et à Isabelle, qui m'ont régulièrement apporté leur expertise, et dont la fréquentation est des plus agréables. Ils iront aussi à Sandrine, sans qui les manipulations n'auraient pas été ce qu'elles ont été. Sandrine, ton travail est précieux : tu sais parler aux antennes des *Venturia* comme peu savent le faire. Je remercie aussi Marine, dont le passage au laboratoire fut bref, mais extrêmement efficace. J'en resterai longtemps impressionnée. Enfin, François, merci aussi pour ton aide, même si elle n'a été que ponctuelle.

Je remercie aussi les membres du jury, Laure Kaiser, Patrizia d'Ettorre, Tadeusz Kawecki, Claudio Lazzari et Dominique Allainé d'avoir accepté d'examiner mon travail et de m'avoir accordé de leur temps.

Pour la suite, les choses se corsent : le labo grouille de gens à remercier. Il y a ceux (enfin plutôt celles) qui font (ou ont fait) corps avec nous contre les épreuves administratives : Nathalie, Éloïse, Aline, Laetitia et Isabelle. Il y a ceux qui sont derrière des écrans, Lionel, Simon, Bruno, Stéphane et Vincent, que j'ai si souvent embêtés pour pas grand'chose. Il y a ceux qui font des stats, comme Laurent et David, qui ont pu me confier quelques onces de leur savoir. Il y a celles qui possèdent les clés de la réserve, Hélène et Nelly, et celles dont le bureau abrite un frigo et un évier, configuration ô combien précieuse par les temps qui courent, Nicole et Sonia. Et puis il y a tous les autres, ceux qu'on côtoie ou qu'on eut cotoyé régulièrement, et ceux que l'on ne fait que croiser.

Il y a les copains d'avant, ceux qui ont été plus rapides, les Vincent, colocataire discret mais bien présent avec son humour dont je me sens très proche, les Pif, Julien et Bibi, avec qui j'ai adoré partager ma gamelle quotidienne et des idées sur des domaines très variés (bon d'accord, il y a quand même des sujets récurrents), Louise, l'autre tête de l'hydre que nous avons pu former dans

nos aventures SERLIennnes. Il y a les copains de maintenant qui quitteront le nid après moi, ou qui y ont gagné leur place définitive. Anna, chère Anna, j'ai pour toi une tendre amitié. Aurélie, ta rigueur m'impressionnera toujours. Émilie, Adrien, Marine, Marie, Gabi-Gabi-l'ami-des-tous-petits, c'est toujours avec plaisir que je franchis la porte de votre bureau. J'arrêterai ici la liste des prénoms, mais j'ai eu l'occasion de rencontrer dans ce labo beaucoup de gens qui ont fait de ces années de doctorat une expérience humaine inoubliable, qui a véritablement construit une partie de ma vie.

La thèse a aussi ses revers, et ceux qui les subissent avec nous ne sont pas forcément au labo : Guillaume, ma moitié, ce n'est pas tous les jours que je t'écris des remerciements, j'espère en avoir prononcé suffisamment durant ces longues années. La thèse est une aventure où l'on embarque plus de monde que prévu : tu es le meilleur compagnon de voyage que l'on puisse rêver, attentionné et généreux. Tu as passé, et tu m'as aidé à passer, cette épreuve, je t'en serais éternellement reconnaissante. Et tant que l'on en est à évoquer les passager surnuméraires, je connais une petite zouzoutte que j'embrasse tendrement, les petites zouzouttes ayant besoin de papouilles pour bien grandir. J'embrasse aussi Maman, Papa, Caroline et Juliette, sans qui je ne serais pas qui je suis, et à qui je songe très sérieusement à dédier une partie importante de mes prochaines vacances.

RÉSUMÉ

Dans un monde changeant et incertain, pouvoir moduler sa réponse phénotypique selon les conditions locales représente un avantage adaptatif majeur. Cette aptitude passe par la récolte d'informations, et plus précisément, dans le cadre de la plasticité du comportement, par la combinaison d'informations passées et présentes. Ceci est rendu possible par l'apprentissage et la mémoire, qui permettent aux animaux de stocker l'information en vue d'une utilisation ultérieure. Cette thèse a pour vocation de renforcer les liens entre écologie comportementale et cognition. Tout d'abord, nous nous sommes penchés sur deux questions propres à l'utilisation d'information passée. (i) Quelle importance est accordée aux informations anciennes face aux récentes ? (ii) En cas de redondance, toutes les informations récoltées sont-elles conservées ? Nous avons montré que (i) l'hyménoptère parasitoïde *Venturia canescens* accorde un poids égal à l'information issue de l'exploitation de parcelles successives d'hôtes. (ii) Parmi trois sources possibles d'information passée, une seule est utilisée.

Dans un second temps, nous avons testé l'hypothèse selon laquelle apprentissage et mémoire ont évolué en réponse au milieu de vie. Nous avons mené une étude comparative sur des *V. canescens* arrhénotoques et thélytoques vivant dans des habitats contrastés. Les résultats obtenus lors d'un conditionnement olfactif concordent en partie avec nos prédictions, renforçant l'idée d'un lien entre distribution de la ressource et apprentissage. Du point de vue théorique, la question de la valeur adaptative de la durée des différentes phases de mémoire n'a jusqu'ici pas été traitée. Un modèle de simulation est proposé pour commencer à combler cette lacune.

DISCIPLINE

Écologie évolutive

MOTS-CLÉS

information, apprentissage, dynamique de la mémoire, approvisionnement optimal, conditionnement olfactif, Hyménoptères, parasitoïdes, *Venturia canescens*

INTITULÉ ET ADRESSE DU LABORATOIRE :

Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive, UMR CNRS 5558, bâtiment Mendel, Université Claude Bernard Lyon 1, 43 bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex

TITLE

Acquisition and use of past information pieces: from memorisation mechanisms to adaptive consequences of behaviour

ABSTRACT

In an uncertain and changing world, being able to shape its phenotype according to the current environmental conditions should provide individuals with a major fitness benefit. This depends on information gathering. In the context of behavioural plasticity, it more specifically implies to combine past and current information pieces. Past information use happens through learning and memory, that enables animals to store information in memory for a subsequent decision making. This thesis aims at strengthen the links between behavioural ecology and cognition. First, we tackled two questions specific to past information use. (i) Which weight is given to an older information piece in front of a more recent one? (ii) If several redundant information pieces are gathered, are they all stored? We showed that (i) the parasitoid wasp *Venturia canescens* seems, at the time scaled we worked with, to weight equally information pieces coming from older and more recent host patches successively foraged. (ii) Among three possible past information sources, only one is stored for a later use.

Second, we tested the hypothesis that learning and memory evolved in response to ecological constraints. We conducted a comparative study with arrhenotokous and thelytokous *V. canescens* thriving in different habitats. Results obtained through olfactory conditioning partially matched our initial predictions; this support the idea of a link between resource distribution and learning features. From the theoretical point of view, the question of the adaptive significance of the length of memory phases has not been tackled yet. Here is shown a model, as a first attempt to fill this gap.

KEYWORDS

information, learning, memory dynamics, optimal foraging, olfactory conditioning, Hymenoptera, parasitoids, *Venturia canescens*

INTRODUCTION

Chapitre 1	19
Introduction générale	
 Chapitre 2	 23
Synthèse bibliographique	
I. La problématique de l'information en écologie évolutive	23
A. Prologue : l'information, le théorème de la valeur marginale et la théorie de la décision statistique	24
B. L'information : une définition	27
C. Obtenir de l'information	30
1. Sources d'information potentielles	30
2. L'information perçue	32
3. Des modèles pour une estimation optimale de l'état du monde	35
D. Intégration de l'information dans la prise de décision animale par l'utilisation de règles empiriques simples	39
II. Récolter l'information présente et utiliser l'information passée pour optimiser le comportement : l'apprentissage	42
A. Qu'est-ce que l'apprentissage ?	42
B. Les différentes formes d'apprentissage : exemples	44
1. Habituation	44
a. Définition	44
b. Propriétés, valeur informative et rôle écologique	46
2. Apprentissage associatif : exemple du conditionnement	48
a. Définition	48
b. Propriétés, valeur informative et rôle écologique du conditionnement classique	24
C. Traits généraux de l'apprentissage	53

D. Évolution de l'apprentissage	55
1. Potentiel évolutif de l'apprentissage	55
2. Évaluation directe des conséquences de l'apprentissage sur la valeur adaptative des individus : la mesure du problème	58
a. Effets bénéfiques	58
b. Effets délétères	62
3. Signification adaptative de l'apprentissage	67
III. Conserver l'information : la mémoire	72
A. Durée de la mémoire : quand est-il optimal d'oublier ?	73
1. Modèles et prédictions	73
2. Tests des modèles	76
B. Structure et fonctionnement de la mémoire	79
1. Les différentes phases de la mémoire : l'exemple de l'abeille	80
2. Organisation fonctionnelle de la mémoire	84
3. Coûts de la mémoire	86
4. Mécanismes de l'oubli	86
C. Signification adaptative de la dynamique de la mémoire	89

Deuxième partie

95

RÉSULTATS

Partie 2.1 Utilisation de l'information passée

Chapitre 3

99

Facing multiple information sources while foraging on successive patches: how does a parasitoid deal with experience?

Partie 2.2 Apprentissage, mémoire et milieu de vie

Chapitre 4

129

Memory and learning vs. habitat features: a glance within a parasitoid species

Chapitre 5	155
Environment stability, host distribution and the rate of learning: a comparison between <i>Venturia canescens</i> thriving in indoor and outdoor habitats	

Chapitre 6	171
How does the distribution of resource shape a multi-modules memory? A modelling approach	

Troisième partie	205
-------------------------	------------

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Chapitre 7	207
Discussion générale	
I. Principaux résultats	208
II. Les parasitoïdes, un modèle pertinent pour l'étude de l'utilisation de l'information passée	211
III. Utilisation de l'information passée et milieu de vie	214
IV. Vers la recherche d'un syndrome cognitif des milieux anthropiques ?	217
Références bibliographiques	221

Première partie

INTRODUCTION

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Se pencher sur la problématique de l'utilisation de l'information passée nécessite avant tout de se pencher sur celle de l'utilisation de l'information. L'ensemble des êtres vivants doit composer avec la variabilité environnementale. Cette variabilité a pour conséquence de modifier la réponse phénotypique optimale au cours du temps et dans l'espace ; être capable de produire une réponse phénotypique adaptée aux conditions actuelles ou locales représente donc un avantage adaptatif majeur. Ceci passe par la récolte des informations pertinentes disponibles dans l'environnement.

La composante comportementale de la réponse phénotypique des animaux s'inscrit dans ce contexte. L'information leur permet de moduler leur comportement en fonction des conditions environnementales. Grâce à leur système nerveux, les animaux peuvent conserver les informations récoltées et les utiliser ultérieurement. Autrement dit, ils sont capables d'apprentissage et peuvent produire un comportement résultant de l'assemblage d'informations passées et présentes. Cette aptitude à l'apprentissage est commune chez les animaux. La question de son évolution, et en particulier de l'impact que l'apprentissage peut

avoir sur l'aptitude phénotypique des individus et les conditions dans lesquelles l'évolution de l'apprentissage est favorisée, est activement étudiée dans la littérature.

L'apprentissage consiste donc à transférer les informations récoltées au temps présent sur un support permettant leur extraction à un moment ultérieur : ce support est la mémoire, sans laquelle l'apprentissage ne peut avoir lieu. L'approche évolutive de l'étude de la mémoire soulève en premier lieu le problème de la durée optimale de la rétention de l'information : existe-t-il un moment opportun où les informations devraient être oubliées ? Mais la mémoire, telle qu'elle a été décrite par les études de biologie moléculaire et cellulaire, est un processus complexe, composé de phases successives qui se relaient au cours du temps pour conserver l'information. Cette complexité se retrouve dans tous les taxons étudiés jusqu'à présent, mais des différences notables apparaissent : d'une espèce à l'autre, le nombre de phases de mémoire observées ainsi que leur durée peut varier de façon conséquente. Le rôle écologique de ces différences commence à être compris grâce à des études comparatives. En revanche, aucun travail théorique ne vient apporter d'éléments permettant de comprendre comment, et si, les contraintes écologiques ont modelé la dynamique observée.

La thèse présentée ici a été construite suivant le schéma évoqué ci-dessus. Dans une première partie, où je propose une synthèse de la littérature (Chapitre 2), j'aborde, dans les cadres conceptuels de l'écologie évolutive et de la cognition, la thématique de l'utilisation de l'information, puis celle de l'apprentissage et enfin celle de la mémoire.

Dans une deuxième partie, je présente les résultats de mes travaux de recherche, qui ont porté, pour ce qui est des travaux expérimentaux, sur l'Hyménoptère parasitoïde *Venturia canescens*. Cette deuxième partie concerne tout d'abord la problématique de l'utilisation d'informations passées (Partie 2.1), puis celles de l'évolution de l'apprentissage et de la mémoire, en réponse au milieu de vie (Partie 2.2). Le chapitre 3 (Partie 2.1), examine ainsi l'utilisation d'informations passées multiples chez *V. canescens*. Nous avons voulu, dans ce travail, déterminer l'importance relative attribuée à des informations glanées successivement au cours du temps, lors de l'exploitation de trois parcelles d'hôtes. Puis, nous avons identifié quelle était la nature des informations passées prises en compte par les femelles dans ce contexte : les trois sources d'information permettant potentiellement aux individus d'estimer la profitabilité environnementale étant inter-corrélées, nous avons procédé à la dissociation artificielle de la relation qui les lie.

La partie 2.2 regroupe deux études expérimentales s'attachant à identifier les différences en matière d'apprentissage et de mémoire entre deux souches de *V. canescens*, chacune étant inféodée à un environnement différent (Chapitres 4 et 5) et une étude théorique

qui propose un modèle où nous avons cherché à étudier le lien entre distribution spatiale de la ressource et durée de la mémoire à court terme (Chapitre 6). Dans les chapitres 4 et 5, nous avons mené une étude comparative des *V. canescens* arrhénotoques, qui vivent exclusivement en milieu naturel et de *V. canescens* thélytoques, qui vivent essentiellement en milieu anthropique, dans les bâtiments de stockage des denrées. Ces milieux diffèrent au niveau de la distribution des hôtes que les femelles y rencontrent (des hôtes éparses, à faible densité, en milieu naturel et des hôtes agrégés en parcelle pouvant atteindre de grandes densités en milieu anthropique) et au niveau de leur variabilité temporelle et de leur hétérogénéité spatiale. Ceci nous a permis de formuler des prédictions précises sur l'intensité et la vitesse de l'apprentissage de nouveaux indices olfactifs de la présence des hôtes dans chacune des souches. Nous avons mis ces prédictions à l'épreuve en soumettant les femelles parasitoïdes à un conditionnement olfactif classique, et en étudiant la trace mnésique formée jusqu'à 48h après le conditionnement.

Le chapitre 6 représente une première tentative dans la démarche de formalisation de l'hypothèse de Menzel (1999), selon laquelle la dynamique des phases de mémoire a évolué en réponse aux contraintes environnementales et en particulier en réponse à la distribution de la ressource. Nous nous sommes focalisés sur la sélection de la durée d'une mémoire à court terme chez un animal exploitant, lors d'une session d'approvisionnement, deux types de ressources de profitabilité différente, disponibles dans l'environnement sous formes de portions unitaires.

Dans la troisième et dernière partie de ce manuscrit de thèse, les perspectives que mes travaux de recherche ouvrent sont développées (Chapitre 7).

CHAPITRE 2

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

I. La problématique de l'information en écologie évolutive

La capacité d'un organisme à transmettre ses gènes à la génération suivante est conditionnée par sa faculté à exploiter son environnement. Or, l'environnement change : la stratégie qui, à un instant donné, permettait une exploitation optimale, n'est plus la même à un instant ultérieur. Être capable d'extraire de l'information de son environnement, c'est-à-dire de percevoir l'état du monde et de moduler en retour son développement, ses traits d'histoire de vie ou son comportement, devrait permettre aux individus de maximiser leur valeur adaptative¹ : le problème de l'acquisition et de l'utilisation de l'information constitue dès lors un sujet incontournable en écologie évolutive. Particulièrement étudié dans le cadre de la théorie de l'approvisionnement optimal (Paragraphe I.A), le concept d'information peut être schématisé comme une entité abstraite qui transite de l'environnement vers la représentation qu'en a l'individu (Paragraphe I.B). Mais ce flux est contraint et seule une partie de l'ensemble de l'information disponible pourra être exploitée par l'individu (Paragraphe I.C et I.D).

Parce que le travail de Charnov (1976) a été l'instigateur involontaire de l'un des pans les plus importants de l'effort de formalisation fait dans l'étude de l'utilisation de l'information

¹ Fitness

chez les êtres vivants, je débute cette synthèse bibliographique en exposant la chronologie des articles qui ont permis de passer de la modélisation déterministe d'un animal omniscient à la prise en compte des phénomènes stochastiques et du processus de récolte de l'information par l'individu.

A. Prologue : l'information, le théorème de la valeur marginale et la théorie de la décision statistique

Charnov, en 1976, propose un modèle permettant de prédire le temps optimal à allouer à une parcelle², dans le cas de l'exploitation de ressources agrégées. La construction du modèle est la suivante.

Un animal, solitaire, omniscient (c'est-à-dire disposant de toute l'information nécessaire à une prise de décision optimale dans la problématique considérée), exploite une ressource dont la distribution dans l'espace est hétérogène : elle se concentre sur des parcelles, l'espace entre les parcelles étant vide. Quand il arrive sur une parcelle, l'animal exploite en flux continu la ressource qui s'y trouve. Sa récolte est caractérisée par son taux d'acquisition énergétique³ instantané. Au fur et à mesure de l'exploitation de la parcelle, la ressource s'épuise, et le taux d'acquisition instantané diminue de façon exponentielle, la recherche de la ressource étant conduite au hasard. Le modèle prédit que l'animal doit quitter la parcelle au moment où ce taux tombe au niveau du taux net d'acquisition énergétique moyen dans l'environnement, ou valeur marginale. Pour reconnaître cet instant, l'animal a besoin de connaître le temps moyen de voyage entre les parcelles, la qualité moyenne des parcelles dans l'environnement ainsi que le taux d'acquisition instantané de la parcelle en cours d'exploitation

En dehors du fait que l'hypothèse d'omniscience est difficile à soutenir en l'état face à la réalité biologique, c'est surtout le traitement déterministe du problème qui est à l'origine de la remise en question (Oaten 1977) du théorème de la valeur marginale (Charnov 1976). En effet, les êtres vivants évoluent dans un environnement qui est, par nature, stochastique : les paramètres environnementaux varient au cours du temps et ces variations, au vu du nombre de facteurs qui les contrôle, ne sont pas totalement prévisibles (Dall et al. 2005). Il existe donc en permanence une certaine incertitude autour de l'évaluation de l'état du monde. Oaten (1977) réagit au travail de Charnov, qui concluait sur l'idée qu'une version stochastique de son modèle pouvait facilement être développée. Il s'intéresse au cas où l'animal n'a plus à faire à un flux continu de ressource mais à des proies ou des portions de nourriture unitaires. Ces

² Patch

³ Energy intake rate

proies sont concentrées sur des parcelles, toutes les parcelles n'hébergeant pas le même nombre de proies. Quand il rejoint une parcelle, l'animal est incapable d'en reconnaître la richesse. En revanche, il connaît la probabilité qu'à cette parcelle d'être riche ou pauvre, car il connaît, grâce à son expérience, la distribution de la qualité des parcelles dans l'environnement : il a donc une estimation du taux d'acquisition espéré sur la parcelle. Au fur et à mesure qu'il découvre, ou non, des proies, l'animal met à jour cette estimation a priori. L'animal d'Oaten décide de quitter la parcelle quand l'espérance instantanée de son taux d'acquisition sur la parcelle, et non son taux d'acquisition instantané, tombe au niveau de la

Encadré 1 : le théorème de Bayes.

Ce théorème tire son nom du mathématicien Thomas Bayes (1702-1761). À partir d'une distribution de probabilités connue a priori d'un paramètre d'intérêt et d'une, ou quelques, observations, il permet le calcul d'une distribution de probabilités a posteriori.

D'une façon plus formelle, si les S_i , i appartenant à $[1, n]$, sont les n états possibles du monde, la probabilité a priori que S_i soit le vrai état du monde est $P(S_i)$. Si la probabilité d'apparition d'un événement A dans le monde dont l'état est S_i est $P(A|S_i)$ alors, la probabilité globale d'apparition de A est :

$$P(A) = P(A|S_1)P(S_1) + P(A|S_2)P(S_2) + \dots + P(A|S_n)P(S_n)$$

Si l'on observe A , alors la probabilité a posteriori que S_i soit l'état réel du monde est :

$$P(S_i|A) = (P(A|S_i)P(S_i)/P(A))$$

Prenons l'exemple d'un sac contenant deux types de pièces en nombre égal : les premières retombent deux fois sur trois côté pile, les secondes retombent deux fois sur trois côté face. La probabilité a priori pour qu'une pièce tirée de ce sac soit truquée en faveur du côté face est de 0,5. Si une fois lancée, elle retombe côté face, la probabilité a posteriori d'avoir pioché une pièce truquée en faveur du côté face est alors de $2/3$. Les lancers successifs vont modifier cette probabilité a posteriori : il est alors possible de se faire une idée du type de pièce que l'on a pioché (Pierre et Green, 2008).

valeur marginale de l'environnement. Au final, l'animal d'Oaten accumule plus de ressources que celui de Charnov car il résiste aux épisodes de malchance durant lesquelles aucune proie n'est trouvée.

Dans son modèle, Oaten applique le principe de la théorie de la décision statistique, où le théorème de Bayes (Encadré 1) prend une place centrale : l'animal prend sa décision d'après l'inférence qu'il a faite sur une quantité inconnue, sa source d'information étant une connaissance statistique combinée à un échantillonnage de l'environnement. Cette application de la théorie de la décision statistique au comportement animal a connu de nombreux développements théoriques (Krebs et al. 1978, Green 1980, McNamara et Houston 1980, pour une revue : McNamara et al. 2006) et quelques tests empiriques (Krebs et al. 1978,

Figure 1 : résultats de l'expérience de Lima (1984). Des pics mineurs (*Picoides pubescens*) peuvent explorer, en conditions naturelles, des trous ménagés dans des rondins, dans lesquels de la nourriture peut se trouver. La moitié des rondins sont totalement dépourvus de nourriture, ce sont les parcelles pauvres ; les rondins restants présentent de la nourriture et constituent les parcelles riches. Les premiers jours de l'expérience, l'ensemble des 24 trous des parcelles riches est approvisionné, puis seulement la moitié, et enfin un quart. L'inférence bayésienne permet de prédire le nombre optimal de trous à visiter avant de décider d'abandonner une parcelle vide dans chacun des environnements créés. Le nombre moyen de trous visités par les oiseaux est représenté ainsi que les prédictions (barres horizontales).

Biernaskie et al. 2009, pour une revue : Valone 2006). Si l'idée n'est pas de montrer que les animaux sont capables de calculer des statistiques quelles qu'elles soient, cette théorie permet en revanche de prendre en compte à la fois la stochasticité de l'environnement et le fait que les animaux doivent récolter de l'information. Elle fournit un cadre qui permet de calculer la solution optimale sous la contrainte d'une information incomplète (Dall et al. 2005). Les tests empiriques (e.g. Lima 1984) ont montré que, dans bon nombre de cas, le comportement des animaux était cohérent avec les prédictions des modèles bayésiens (Figure 1), mettant ainsi en avant leur capacité à extraire de l'information de leur environnement, changeant et incertain, par le biais de la combinaison de leurs expériences passée et présente.

La théorie de la décision statistique constitue donc un outil qui permet aux chercheurs de formuler des prédictions quantitatives lorsqu'ils étudient l'utilisation de l'information chez les êtres vivants. La formalisation des problématiques liées à l'utilisation de l'information peut en réalité constituer un véritable écueil (Dall et al. 2005), du fait de la difficulté à définir ce qu'est l'information.

B. L'information : une définition

L'information est une « propriété abstraite des évènements et des entités » (Smith 1977). Elle est classiquement caractérisée par deux de ses propriétés (Schmidt et al. 2010). La première est celle de la réduction de l'incertitude (Shannon et Weaver 1949) qui existe autour de l'état réel du monde, du fait de ses variations stochastiques (Dall et al. 2005) : l'information permet de prévoir, d'appréhender cet état. Elle permet l'élaboration de la connaissance que l'individu a du monde. La seconde propriété est celle de la modification, d'une manière fonctionnelle, de l'état du receveur (Blumstein et Bouskila 1996, Jablonka 2002, Gould 1974, Stephens 1989, Mangel 1990).

Concrètement, l'information permet aux individus d'adapter leur stratégie de manière à couvrir au mieux leurs besoins en fonction des opportunités disponibles dans l'environnement dans lequel ils se trouvent. Le mot stratégie, ou décision, qui correspond à la réponse du receveur à la réception et au traitement de l'information, doit s'entendre en termes de plasticité phénotypique : il peut s'agir d'une stratégie développementale, comportementale ou concernant ses traits d'histoire de vie. Utiliser de l'information confère donc un avantage, celui de pouvoir produire la stratégie la plus adaptée, c'est-à-dire celle qui maximise la valeur adaptative, quel que soit l'état du monde à l'instant et à l'endroit considéré. La valeur de l'information est alors couramment définie comme la différence entre la performance de

l'individu parfaitement informé, capable de toujours produire la meilleure réponse et celle de l'individu contraint de ne produire qu'une seule réponse face aux différents états possibles du monde (Stephens 2007).

Un exemple classique est celui du papillon *Nemoria arizonaria*. La génération qui naît au printemps vit sur des chênes en fleurs et se nourrit de leurs étamines, celle qui naît en été vit sur des chênes sans fleurs et se nourrit de leurs feuilles. Les chenilles de la première génération prennent l'aspect des étamines, celles de la deuxième génération prennent celui d'une brindille : chaque génération est donc cryptique dans chacun des environnements expérimentés. Ceci est possible grâce à la perception des caractéristiques de l'environnement lors du développement précoce, qui prend alors l'une ou l'autre des directions (Photographie 1).

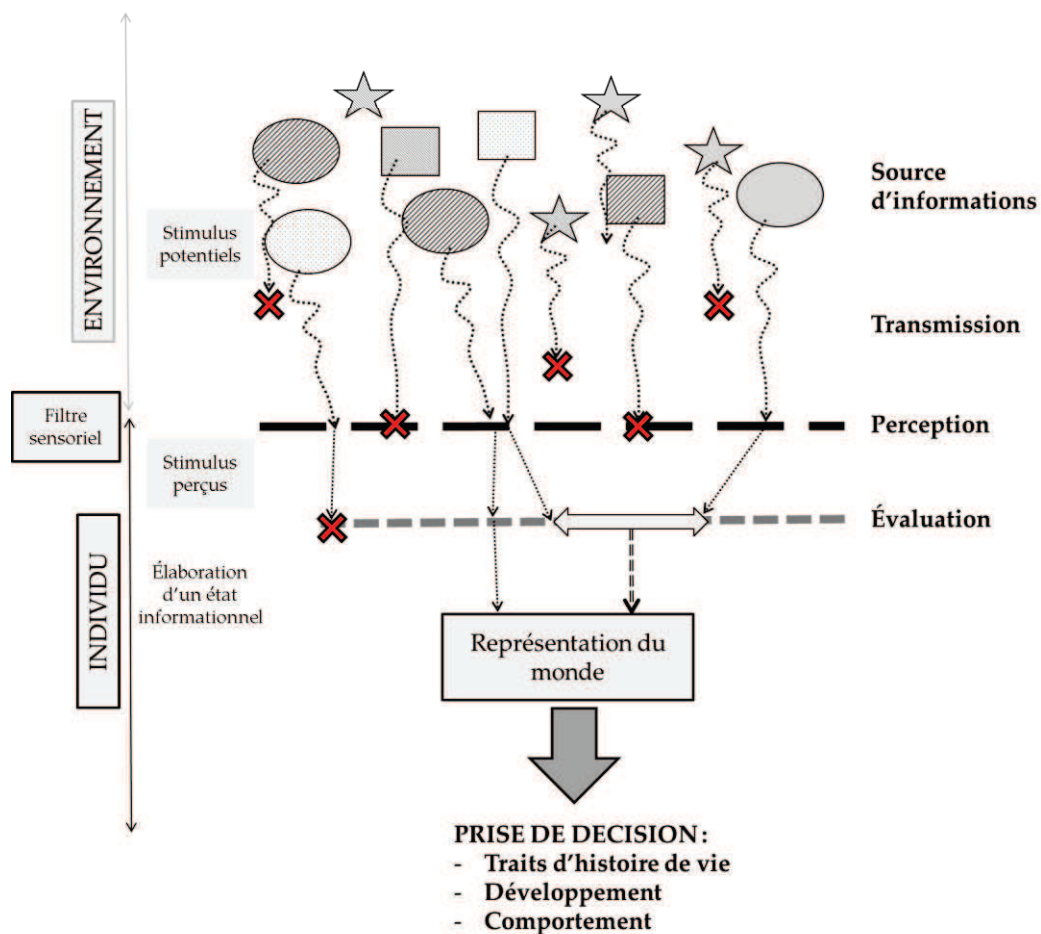
Schématiquement, le processus allant de la récolte de l'information à la prise de décision peut se représenter de la façon suivante (Blumstein et Bouskila 1996, Schmidt et al.

Photographie 1 : chenilles du papillon *Nemoria arizonaria*. Sur le cliché de gauche, la chenille a été nourrie d'étamines de chêne, sur le cliché de droite, de feuilles de chêne. Les deux chenilles sont issues de la même ponte. Source : E. Greene.

2010, deWitt et al. 1998, Figure 2) : les stimulus présents dans l'environnement, qui sont des sources potentielles d'information, parviennent à l'organisme récepteur après avoir traversé le milieu depuis les entités biotiques ou abiotiques qui les ont émis. L'organisme récepteur perçoit, dans les limites de ses capacités sensorielles, certains de ces stimulus. Le contenu informatif qu'ils véhiculent est ensuite traité : il participe alors, ou non, à définir l'état de connaissance que l'organisme récepteur a du monde. Cet état de connaissance, qui ne repose pas forcément sur un processus cognitif, participe ensuite à l'élaboration de la prise de décision du receveur, qui se traduit par une modification de son phénotype, d'une manière qui maximise sa valeur adaptative.

Le transfert de l'information de l'état réel du monde à la prise de décision de l'individu est donc loin d'être direct : à chaque étape du processus, une partie de l'information est

Figure 2 : représentation schématique du flux d'informations, du milieu extérieur à la prise de décision de l'individu. Adapté de Blumstein et Bouskila (1996), Schmidt et al. (2010) et deWitt et al. (1998).



susceptible d'être perdue et des coûts peuvent apparaître, complexifiant de fait la problématique de l'acquisition et de l'utilisation de l'information pour les êtres vivants.

C. Obtenir de l'information

1. Sources d'information potentielles

L'information dont dispose les êtres vivants peut être de différentes sortes : elle peut résulter tout d'abord de l'interaction directe de l'individu avec son environnement abiotique, c'est l'information personnelle (Dall et al. 2005). Elle peut aussi provenir de l'activité d'autres individus, c'est l'information sociale (Danchin et al. 2004, Farmer et Ryan 1990). Elle peut, enfin, résulter de l'histoire des individus, qu'elle soit individuelle ou évolutive (McNamara et al. 2006).

L'information personnelle est en premier lieu représentée par l'ensemble des stimulus physico-chimiques que l'individu perçoit dans son environnement. La variété de ces stimulus est impressionnante (Schmidt et al. 2010). Par exemple, lorsqu'ils doivent s'orienter lors de leurs déplacements, les animaux peuvent s'appuyer sur des indices visuels tels que le soleil, les étoiles ou des particularités du paysage, mais aussi sur des indices non-visuels comme le champ magnétique terrestre (Grocott 2003). Les modalités sensorielles mises en jeu peuvent concerner les ultra-violets, les infra-rouges, la lumière polarisée, les odeurs, les champs magnétiques et électriques, les ultrasons et les infrasons (Gould 2004). Les papillons monarques (*Danaus plexippus*) se servent ainsi d'une boussole solaire lorsqu'ils migrent des États-Unis au Mexique (Froy et al. 2003). Chaque être vivant dispose d'un système sensoriel dont la diversité des récepteurs et la complexité de l'organisation neuronale conditionne sa perception du monde (e.g. Raine et Chittka 2006). Une araignée crabe *Thomisus spectabilis* sur une marguerite sera ainsi cryptique pour l'œil humain, mais pas pour une abeille (Heiling et Herberstein 2004, Photographie 2).

Mais l'information personnelle ne se résume pas à la perception brute du monde extérieur. Tout d'abord, l'état interne des organismes constitue une source d'information. Typiquement, un animal affamé ne prendra pas les mêmes décisions qu'un animal rassasié. Les salamandres *Eurycea multiplicata griseogaster* mettent par exemple moins de temps à attaquer leurs proies quand elles ont faim (Whitham et Mathis 2000). Certaines sources d'informations résultent du traitement d'un ensemble de stimulus présents dans l'environnement : l'absence de rencontre avec ses proies peut avoir une valeur informative pour un prédateur (van Alphen et al. 2003), comme le temps investi dans une tâche (Skorupski et Chittka 2006), ou la co-occurrence de deux événements (Shettleworth 2010).

Photographie 2 : une araignée crabe *Thomisus spectabilis* sur une marguerite. (a) Cliché pris en lumière naturelle. (b) Cliché de la même scène pris en lumière UV. La perception que l'œil humain a de cette photographie correspondrait à la perception qu'une abeille a de la scène en lumière naturelle (Heiling et Herberstein 2004).

À ce titre, les autres organismes (conspécifiques ou hétérospécifiques) représentent une source d'information potentielle. Cette information, qualifiée de sociale, repose en partie sur des signaux émis de façon intentionnelle, qui sont, du fait de l'environnement ou de l'émetteur, plus ou moins informatifs (Johnstone 1998, McNamara et Houston 2002). Elle peut aussi reposer sur l'observation d'indices émis par inadvertance par les autres animaux, générés par leur activité usuelle (reproduction, approvisionnement...). L'envol d'un oiseau peut ainsi être le signe d'un danger imminent (Dall et al. 2005). Enfin, de l'information « publique » peut être obtenue en observant la performance des autres animaux, qui dépend de l'information qu'ils ont récolté, c'est-à-dire qui dépend de leur effort d'échantillonnage (Giraldeau et al. 2002, Johnstone et Dall 2002, Valone et Templeton 2002). Le succès reproducteur des individus peut ainsi être un indice, utilisable par d'autres individus, de la qualité du site de reproduction qu'ils ont choisi (Danchin et al. 2004) : les gobe-mouches à collier (*Ficedula albicollis*) choisissent ainsi comme aires de reproduction celles où leurs conspécifiques ont élevé les plus grandes nichées (Doligez et al. 2002).

L'ensemble des informations que l'individu récolte dans son milieu constitue son expérience. Ces informations peuvent être traitées et utilisées à l'instant où elles sont perçues, mais l'individu peut aussi en faire un usage différé. L'utilisation de ces informations passées,

issues de l'expérience de l'individu, peut permettre d'obtenir des estimations plus précises de certains paramètres, notamment en milieu variable ou stochastique (e.g. Oaten 1977, McNamara et Houston 1987, Hirvonen 1999, McNamara et al. 2006). Enfin, il est possible de disposer d'informations acquises en quelque sorte de façon évolutive : si l'environnement est resté stable sur plusieurs générations, la sélection naturelle a pu façonner des organismes se comportant comme s'ils connaissaient ce milieu ou certaines de ses caractéristiques (McNamara et al. 2006).

Notons qu'accéder à une source d'information n'est pas l'apanage des animaux : les organismes dépourvus de système nerveux exploitent eux aussi les informations présentes dans leur environnement. Le chimiotactisme des bactéries, qui leur permet de se diriger vers les sources de nourriture et d'éviter les composés nocifs (Koshland 1980, Eisenbach et Lengeler 2004), est un exemple de traitement de l'information. Les plantes, quant à elles, sont sensibles à des facteurs comme la gravité terrestre, ce qui leur permet d'avoir une croissance orientée (racines vers le sol et tige vers le ciel, Blancaflor et Masson 2003), ou encore aux signaux émis par d'autres plantes (Farmer et Ryan 1990).

Les sources d'information disponibles pour un individu ne sont cependant pas toutes bonnes à prendre en considération : certaines participeront à l'élaboration de l'état de connaissance de l'individu, d'autres non.

2. *L'information perçue*

Toutes les sources d'information potentielles ne sont pas traitées par l'individu, tout d'abord parce qu'acquérir de l'information est un processus coûteux. La capacité de traiter l'information, qui s'appuie sur une machinerie sensorielle et éventuellement cognitive, représente, en soi, un coût énergétique potentiel, lié à la mise en place, au maintien et à l'activité des tissus impliqués (Laughlin et al. 1998, Laughlin 2001). Le fait de récolter l'information représente ensuite un investissement en énergie, en temps et en attention (associé notamment à un risque de prédation accru). Il est donc attendu qu'il se fasse aux dépens de processus biologiques comme la croissance ou la reproduction (Dall et Johnstone 2002) : la surmortalité observée chez les individus inexpérimentés confirme cette hypothèse (e.g. Sullivan 1989, Daunt et al. 2007). L'animal en train d'acquérir de l'information ne produit pas, de fait, la stratégie la plus adaptée : il commet des erreurs et peut laisser passer les meilleures opportunités (Krebs et al. 1978, Dall et Johnstone 2002, Eliassen et al. 2009).

Toutes les sources d'information n'ont par ailleurs pas la même qualité : le contenu informatif perçu est une version plus ou moins brouillée (problème de détectabilité) ou déformée (problème de fiabilité) de la réalité. En premier lieu, les caractéristiques physiques

d'un stimulus sont modifiées selon la nature du milieu dans lequel il se propage. Par exemple, toutes les longueurs d'onde du chant d'un oiseau ne se propagent pas selon les mêmes modalités et le signal perçu et donc son contenu informatif, en particulier dans une forêt, dépend fortement de la distance à l'émetteur (Mathevon et al. 2008). Un individu qui utilise de l'information sociale n'a quant à lui accès qu'à l'interprétation que les autres individus font du stimulus original, dont la valeur informative peut être dénaturée (Giraldeau et al. 2002). La modification du message convoyé par un stimulus résulte parfois d'une stratégie de l'émetteur lui permettant de manipuler le comportement du récepteur, comme dans le cas du mimétisme batésien (Rowland et al. 2007) ou des menaces (McNamara et Houston 2002). La collecte de l'information est ensuite contrainte par les limites des capacités de perception des stimulus et de traitement de l'information de l'organisme (e.g. Abrahams 1986, Raine et Chittka 2006) ; les animaux par exemple ne peuvent traiter simultanément toutes les informations qu'ils perçoivent. Ils sont contraints par les limites de leur capacité d'attention (e.g. Dukas 2002). Si l'on considère l'information personnelle, elle est quant à elle soumise à un potentiel biais d'échantillonnage face auquel l'information sociale est plus robuste (Doligez et al. 2003). La combinaison de différentes sources d'informations peut pallier ces problèmes de fiabilité et de détectabilité (Eliassen et al. 2009, Candolin 2003) : exploiter un stimulus peu fiable mais facilement détectable aide à l'exploitation d'un stimulus associé plus fiable mais difficilement détectable (Vet et al. 1991, Metzger et al. 2010). Enfin, la fiabilité d'une information peut évoluer : une information fiable au moment de sa récolte peut se périmer du fait des variations environnementales (e.g. Eliassen et al. 2009).

Le contenu informatif « absolu » d'une source d'information dépend lui-même de l'environnement dans lequel elle est exploitée. Dans le cas de proies réparties en parcelles, si la distribution est uniforme, un prédateur connaît la richesse de la parcelle dès son arrivée. La prise d'une proie l'informe donc du fait qu'il y a une proie de moins à trouver : une capture est donc synonyme d'appauvrissement. Si la variance de la distribution est très élevée, le prédateur, à son arrivée sur une parcelle, n'a qu'une estimation de la richesse espérée de la parcelle, et la capture d'une proie va le conduire à ré-estimer à la hausse cette estimation : trouver une proie est donc un indice de qualité. Si la distribution est poissonnienne, la rencontre d'une proie est non informative (Iwasa et al. 1981). Les sources d'information interagissent également entre elles, modifiant leur valeur informative. La distribution des proies dans l'environnement n'a ainsi pas d'influence sur la valeur informative de la rencontre d'une proie sur une parcelle si le prédateur dispose d'un autre canal pour évaluer la qualité des parcelles (Driessen et Bernstein 1999, Valone 1992) : la capture d'une proie, dans ce cas, est toujours le signe d'un appauvrissement de la parcelle. L'occurrence simultanée de différents stimulus, qui

Figure 3 : classification des stimulus multi-sensoriels sur la base de la réponse comportementale provoquée par les constituants du stimulus lorsqu'ils surviennent de façon isolée ou de façon simultanée (Munoz et Blumstein 2012).

est en soi informative, peut porter différentes significations suivant le contexte (Munoz et Blumstein 2012, Figure 3). Dans le cas de signaux redondants, par exemple, leur co-occurrence peut indiquer l'augmentation ou la diminution de la probabilité de survenue d'un évènement.

Au final, le fait de prendre ou de ne pas prendre en considération une source d'information potentielle résulte de l'équilibre entre ces différents facteurs : les coûts, la qualité et la nature du contenu informatif de la source considérée. Cet équilibre conditionne le bénéfice que la récolte de l'information apportera en termes de succès reproducteur aux individus : si cet impact est trop faible, la récolte ne se justifie pas (Gould 1974, Stephens 1989, Dall et al. 2005, McNamara et al. 2006, Eliassen et al. 2007). L'exploitation simultanée de sources d'informations redondantes, qui permet d'améliorer l'estimation d'un paramètre, n'aura ainsi pas lieu si les coûts d'acquisition sont trop élevés (Munoz et Blumstein 2012). De

même, si l'information ne permet pas à l'individu de modifier sa stratégie de façon à augmenter sa valeur adaptative, c'est-à-dire si l'information n'est pas « utile » (Stephens 2007), elle ne devrait pas être récoltée. Ainsi, dans un environnement où la distribution des proies dans les parcelles est poissonnienne, la stratégie la plus adaptée est de quitter toutes les parcelles au bout d'un temps fixé. S'il est utile de récolter de l'information sur la richesse moyenne des parcelles dans l'environnement, richesse moyenne qui conditionne le temps fixe de recherche à investir sur toutes les parcelles, une fois cette information acquise, il est inutile de collecter de l'information sur la richesse de la parcelle en cours d'exploitation (Iwasa et al. 1981).

La façon dont l'individu va récolter et traiter l'information va conditionner la représentation qu'il aura du monde et donc l'adéquation entre la réponse produite et les conditions rencontrées. Différents modèles ont été proposés qui permettent de définir des stratégies permettant d'estimer au mieux l'état du monde.

3. Des modèles pour une estimation optimale de l'état du monde

Il ne s'agit pas, ici, de présenter une liste exhaustive des modèles qui ont été proposés, mais plutôt de présenter quelques résultats marquants, pour ne pas dire classiques.

Une façon de modéliser l'estimation d'un paramètre dans un milieu changeant et incertain, qui a rencontré un succès certain en écologie évolutive, est l'utilisation de la théorie de la décision statistique et de la mise à jour bayésienne de l'information appliquées au comportement animal (Paragraphe I.A). Le principe est le suivant : l'animal dispose d'une estimation a priori de la valeur d'un paramètre d'intérêt, qu'il tire de son histoire évolutive et/ou de son expérience personnelle. Cette estimation a priori prend la forme d'une distribution de probabilité. L'échantillonnage de son environnement lui permet de mettre à jour cette distribution et donc de former une estimation a posteriori de la valeur du paramètre d'intérêt (McNamara et al. 2006). L'exemple type est celui d'un animal qui exploite une ressource discrète (mathématiquement parlant) distribuée en parcelles (Figure 1) : son estimation a priori de la qualité d'une parcelle donnée correspond à la distribution des qualités des parcelles dans l'environnement. C'est cette estimation qu'il possède à son entrée sur une parcelle et qui va être mise à jour par les rencontres successives de portions unitaires de ressources. L'animal pourra alors appuyer sa décision de quitter la parcelle ou de continuer à l'exploiter sur cette estimation mise à jour. Ce type de modélisation a été étendu à d'autres contextes comme celui de la sélection de partenaire (Luttbeg 1996) ou celui de l'évitement des prédateurs (Welton et al. 2003).

Le problème de l'exploitation de ressources dont la disponibilité varie au cours du temps a été abordé sous d'autres angles. Il y a en fait deux situations types, qui soulèvent des

Figure 4 : échantillonnage en milieu variable. (a) L'environnement est constitué de deux sources, l'une stable au rendement médiocre, l'autre variable, qui tantôt délivre un rendement élevé, tantôt un rendement faible. (b) L'individu qui échantillonne à un taux élevé commet beaucoup d'erreurs d'échantillonnage (représentées par des « s »), (c) celui qui échantillonne à un taux faible commet beaucoup d'erreurs de dépassement (représentées par des « o »). D'après Stephens (2007).

difficultés de nature différente : le cas de deux sources dont l'une délivre de la nourriture à taux constant et l'autre à taux variable (Arnold 1978, Bobisud et Potratz 1976, Stephens 1987, Krebs et Inman 1992), et le cas de changements globaux de l'environnement au cours du temps (e.g. McNamara et Houston 1987).

Le premier cas est celui de la poursuite « orthogonale⁴ » du changement (Stephens 2007). Dans cet exemple, la source stable produit de la nourriture à un taux m (médiocre, en

⁴ Orthogonal tracking

unités de nourriture par unité de temps). La source variable peut être soit dans un état favorable, auquel cas elle délivre la nourriture à un taux g (good), soit dans un état défavorable, avec un taux de délivrance de la nourriture b (bad), avec $g > m > b$. La source variable reste dans un état donné avec une certaine persistance, caractérisée par la probabilité q que son état au temps i persiste au temps $i + 1$.

La stratégie omnisciente consisterait à exploiter la source variable à chaque fois qu'elle est dans l'état favorable et à exploiter la source stable à chaque fois que la source variable est dans l'état défavorable. L'animal modélisé ne peut cependant connaître l'état de la source variable qu'en venant l'exploiter : il doit échantillonner. Notons qu'il ne souffre pas de problèmes de détectabilité ou de fiabilité de l'information : un échantillon suffit à lui indiquer parfaitement l'état de la source variable. Lorsqu'il exploite la source variable dans son état favorable, et qu'elle passe à son état défavorable, l'animal passe à l'exploitation de la source stable. Se pose alors la question de quand retourner à la source variable : si l'animal persiste trop longtemps à exploiter la source stable, alors il risque de ne pas exploiter la source variable alors qu'elle est revenue à son état favorable. C'est le coût du dépassement⁵, qui vaut $g - m$. À l'inverse, l'animal qui vérifie trop fréquemment la source variable, récolte le taux b , alors qu'il aurait gagné à rester sur la source stable, avec une récolte à taux m : c'est le coût de l'échantillonnage⁶, qui vaut $m - b$ (Figure 4).

Si le ratio d'erreurs $\frac{m-b}{g-m}$ est grand, alors l'échantillonnage est coûteux et l'on s'attend à ce que l'échantillonnage soit peu fréquent. Parallèlement, le paramètre de persistance q joue aussi : s'il vaut $\frac{1}{2}$, alors l'état actuel de la source variable ne prédit pas son état futur, et l'animal devrait choisir d'exploiter en continu celle des deux sources délivrant le taux moyen le plus élevé. Le taux optimal d'échantillonnage σ^* est défini par le couple ratio d'erreurs/persistance de l'environnement. Dans certains cas, l'animal n'échantillonnera pas, exploitant uniquement la source variable, ou la source stable (Figure 5). Comme le fait remarquer Stephens (2007), il est intéressant de noter que, alors que l'on s'attend à ce que l'animal échantillonne du fait de la variabilité de son environnement, ce sont les conditions les plus stables (q proche de 1) qui sont les plus favorables à l'échantillonnage. L'information a de la valeur quand le monde change, mais elle en a encore plus quand ces changements sont prévisibles.

⁵ Overrun cost

⁶ Sample cost

Figure 5 : effet du ratio d'erreurs $\frac{m-b}{g-m}$ et du paramètre de persistance q sur la valeur du taux optimal d'échantillonnage σ^* . D'après Stephens (2007). Voir le texte pour les détails.

Le second exemple classique, celui d'un monde qui change dans sa globalité, se rapporte au problème de la poursuite « parallèle » du changement⁷. La question n'est alors plus de savoir dans quelle mesure l'animal doit allouer ses efforts à l'échantillonnage plutôt qu'à l'exploitation mais de savoir comment l'animal peut combiner expérience passée et échantillonnage présent pour adapter son comportement.

McNamara et Houston (1987) abordent cette problématique de la façon suivante : un animal doit estimer la valeur d'un paramètre environnemental subissant des fluctuations stochastiques, grâce à l'ensemble des valeurs du paramètre qu'il a expérimenté. Avant eux, il a été proposé de modéliser ce processus par une fenêtre mémoire, avec laquelle les observations ayant passé une limite d'âge donnée ne sont plus prises en compte (Cowie et Krebs 1979) et une moyenne pondérée de façon exponentielle de l'ensemble des observations, donnant plus de poids aux événements récents (Killeen 1981). En effet, l'usage de la moyenne arithmétique de l'ensemble des expériences d'un individu conduit à donner la même importance à tous les événements et est donc peu sensible au changement de la valeur d'un paramètre dans l'environnement. McNamara et Houston (1987) proposent d'utiliser un opérateur linéaire, où l'estimation μ_n du paramètre environnemental au temps n est formée à partir de l'estimation

⁷ Parallel tracking

μ_{n-1} du paramètre au temps $n - 1$ (estimation passée) et de son observation présente x . Le paramètre α_n , strictement compris entre 0 et 1, permet de pondérer la combinaison de l'expérience passée et de l'observation présente de la façon suivante :

$$\mu_n = \alpha_n \mu_{n-1} + (1 - \alpha_n)x$$

McNamara et Houston (1987) montrent que l'usage de cet opérateur linéaire, déjà utilisé dans des travaux antérieurs (Bush et Mosteller 1955, Killeen 1982), peut s'adapter à toute sorte d'environnement, pour peu que α_n puisse varier au cours du temps, en étant défini comme une fonction d'autres paramètres. La souplesse de ce système permet aussi bien de donner plus de poids à l'information passée qu'à l'information présente, que de créer une moyenne pondérée de façon exponentielle. Il permet de prendre en compte l'incertitude qui existe autour de l'estimation d'un paramètre et peut notamment délivrer une solution optimale dans le cas d'un paramètre environnemental changeant de manière brownienne (la valeur du paramètre peut aussi bien augmenter que diminuer) ou dans le cas, plus réaliste biologiquement, d'un paramètre évoluant autour de valeurs « préférées » (voir partie III de cette introduction).

Les modèles précédents permettent de trouver quelle est la meilleure connaissance qu'un organisme peut avoir de l'environnement, sous la contrainte d'une information incomplète. Cependant, ils ne prétendent pas identifier le mécanisme sous-jacent : les animaux ne sont, par exemple, pas censés calculer des distributions de probabilités postérieures grâce au théorème de Bayes. En revanche, il est attendu qu'ils produisent un comportement les laissant approcher la solution optimale en utilisant des règles empiriques simples, utilisables « à vue de nez⁸ » (McNamara et al. 2006). Cette question sera abordée sous l'angle de la prise de décision dans le comportement animal.

D. Intégration de l'information dans la prise de décision animale par l'utilisation de règles empiriques simples

Des règles permettant d'approcher la solution optimale sous la contrainte d'une information limitée ont été développées dans différents contextes (Hutchinson et Gigerenzer 2005). Ces règles ont la particularité d'être biologiquement réalistes. Certaines sont directement issues de données d'observation (e.g. Pratt et al. 2002, Krebs et al. 1974, Waage 1979), d'autres, théoriques, ont été confrontées avec un succès plus ou moins grand à la réalité biologique (e.g. Iwasa et al. 1981, Driessen et Bernstein 1999). Il est à noter que le fait que les

⁸ Rule-of-thumb

animaux produisent des comportements compatibles avec les prédictions de ces modèles n'indique pas que ce sont effectivement ces règles qu'ils utilisent, mais qu'elles restent au rang des mécanismes envisageables.

Un certain nombre de ces règles ont été développées pour comprendre le comportement des Insectes sociaux. La faculté des fourmis *Leptothorax albipennis* à déménager vers un nouveau site favorable quand leur nid est endommagé est ainsi expliquée par leur « sensibilité au quorum⁹ » (Pratt et al. 2002). Chez cette espèce, seule une petite fraction de la colonie participe à la recherche d'un nouveau site : ce sont les éclaireuses¹⁰. Quand elle trouve un site potentiel, une fourmi éclaireuse l'inspecte. Plus le site est favorable, plus la probabilité instantanée qu'elle retourne au nid pour recruter une autre fourmi et la mener à ce site est grande et donc moins elle y passe de temps. Ainsi, plus un site est favorable, plus le nombre de fourmis qui y sont recrutées augmente rapidement. Une fois un certain quorum atteint, les fourmis changent de comportement : elles ne recrutent plus de compagnes (processus qui consiste à guider une autre fourmi d'un lieu à un autre), mais elles transportent sur leur dos jusqu'au nouveau site les fourmis non-éclaireuses et le couvain, accélérant ainsi le processus de déménagement. Finalement, plus le site est favorable, plus vite est atteint le quorum donc plus grande est la probabilité que la colonie choisisse de s'installer dans ce nid, malgré l'accès très limité des fourmis à l'information.

Dans le contexte de l'exploitation de ressources agrégées en parcelles, Iwasa et al. (1981) ont proposé un processus de prise de décision basé sur un estimateur du nombre de proies restantes : l'animal quitte la parcelle quand cette estimation passe sous un seuil. Tant qu'il ne trouve pas de proie, l'estimation que le prédateur a de la richesse de la parcelle décroît. À chaque fois qu'il en capture une, l'estimateur peut alors être modifié, d'une façon qui dépend de la distribution des proies dans l'environnement. Si la distribution est agrégée (variance plus grande que la moyenne : binomiale négative), alors l'estimateur subit un incrément. Si la distribution est régulière (variance plus petite que la moyenne : uniforme ou binomiale), alors l'estimateur subit un décrement. Si la distribution est poissonnienne, rien ne se passe (Figure 6).

Ce modèle a ceci de très attractif que cette règle basée sur un estimateur dont le calcul n'est certainement pas réalisé par les animaux, rejoint des règles empiriques simples, biologiquement crédibles. Dans le cas d'une distribution parfaitement régulière (uniforme), la règle est celle du nombre fixé¹¹ : le prédateur doit quitter une parcelle une fois qu'il a trouvé un nombre donné de proies. Dans le cas d'une distribution poissonnienne, la règle est celle du

⁹ Quorum sensing

¹⁰ Scout

¹¹ Fixed number rule

Figure 6 : évolution au cours du temps du nombre estimé de proies restantes sur la parcelle suivant la distribution des proies dans l'environnement (Iwasa et al. 1981) : (a) binomiale négative, (b) binomiale, (c) poisson. Les X indiquent les captures des proies. Le prédateur quitte la parcelle quand l'estimation du nombre de proies restantes atteint une valeur limite, représentée par des pointillés.

temps fixé¹² : le prédateur quitte une parcelle une fois qu'il y a passé un temps donné, quel que soit le nombre de proies trouvées. Enfin, dans le cas d'une distribution binomiale négative, les résultats d'Iwasa et al. (1981) rejoignent ceux de Waage (1979), qui a proposé un modèle similaire, basé sur l'observation du comportement de guêpes parasitoïdes. Selon Waage (1979), les *Venturia canescens* (*Nemeritis canescens* dans la publication d'origine) estiment la qualité d'une parcelle d'hôtes à leur arrivée sur celle-ci, grâce à la concentration en odeur d'hôtes du substrat : cela fixe leur motivation initiale à rester sur la parcelle. Cette motivation décroît de façon continue quand aucun hôte n'est trouvé. Mais quand la guêpe trouve un hôte à parasiter, sa motivation s'accroît brusquement. Quand la motivation atteint un seuil critique, la guêpe quitte la parcelle. Cette règle incrémentielle a été mise en défaut par Driessen et al. (1995), qui

¹² Fixed time rule

ont trouvé, toujours chez *V. canescens*, un mécanisme décrémental (une ponte provoque une chute de la motivation). Driessen et Bernstein (1999) montreront plus tard que ce mécanisme décrémental, qui est attendu dans la mesure où l'animal possède une estimation de la qualité de la parcelle via la concentration en odeur de larves, persiste même dans les conditions où les femelles ne peuvent plus discriminer la densité des larves. Ces résultats seront tempérés par ceux de Lucchetta et al. (2007), selon lesquels les deux mécanismes peuvent coexister.

La récolte et l'utilisation d'informations sont un phénomène commun à tous les êtres vivants. Mais dans le cas des animaux, qui possèdent un système nerveux et produisent des comportements, un cas particulier de récolte et d'utilisation d'information peut être dégagé : l'apprentissage. Avant d'aborder la question de l'évolution de l'apprentissage (Paragraphe II.D), je commencerai par une définition du concept (Paragraphe II.A) et donnerai un aperçu des différentes formes que l'apprentissage peut prendre (Paragraphe II.B et II.C).

II. Récolter l'information présente et utiliser l'information passée pour optimiser le comportement : l'apprentissage

A. Qu'est-ce que l'apprentissage ?

Le terme « apprentissage » est l'un de ces termes dont la signification ne fait aucun doute dans le langage courant, mais pour lequel la formulation d'une définition concrète satisfaisante est délicate. Conceptuellement parlant, en écologie, l'apprentissage recouvre les notions d'acquisition, de rétention et d'utilisation de l'information ; l'apprentissage est le processus qui permet à l'individu de conserver pour un usage futur l'information à laquelle il accède via la perception immédiate de son environnement et de son état physiologique. C'est le processus par lequel l'information perçue est transférée sur un support permettant sa rétention pour une éventuelle extraction puis utilisation ultérieures (Gallistel 2003). Il correspond à une modification de l'état cognitif : il repose, chez les animaux, sur la représentation neuronale de l'information (Dukas 2009) et est intimement lié aux phénomènes de mémoire. L'apprentissage étend le type et la quantité d'information pouvant être utilisée par l'individu en lui permettant de tirer profit de son expérience.

La difficulté de la définition concrète (ou technique) de ce concept réside dans le fait que l'apprentissage est essentiellement détectable et compréhensible par son effet sur le comportement de l'individu (Shettleworth 2010, Dukas 2009). Il est d'ailleurs considéré comme une forme de plasticité phénotypique, dans la mesure où il permet à l'animal de

moduler son comportement en réponse à la variabilité spatio-temporelle de son environnement (Stephens 1993, Dukas 1998). Si les bases moléculaires ou anatomiques de l'apprentissage ont été largement explorées et en partie comprises chez un certain nombre d'organismes modèles, comme l'abeille, le rat, l'aplysie, ou encore le ver *Caenorhabditis elegans* (Kandel 2009), l'échelle à laquelle l'apprentissage reste le plus tangible est celle du comportement (Shettleworth 2010, Dukas 2009). L'étude des mécanismes et supports physiologiques impliqués dans l'apprentissage ne permet pas, en effet, pour l'instant (Gallistel 2003), d'accéder au contenu de l'information retenue par un individu. Au contraire, l'étude du comportement peut permettre d'inférer ce qui a été appris, grâce à l'analyse de la prise de décisions des individus dans un contexte donné.

Mais étudier l'apprentissage via son effet sur le comportement se heurte à plusieurs écueils. Tout d'abord, l'absence de modification du comportement ne signifie pas que l'apprentissage ne peut avoir lieu, ni même que rien n'a été appris et d'une façon générale, la performance ne reflète pas forcément l'intensité de l'apprentissage. Chez les bruants à couronne blanche (*Zonotrichia leucophrys*), les jeunes mâles qui ont été exposés aux chants des individus adultes lors de leur premier été, ne commencent à chanter qu'au printemps suivant. L'information apprise est donc stockée plusieurs mois avant que les changements hormonaux ne déclenchent son expression au niveau comportemental (Marler et Peters 1981). À l'inverse, l'observation d'un changement peut être imputée à d'autres phénomènes que l'apprentissage : les changements relevant de la modification d'un potentiel comportemental ne rentrent pas dans la définition de l'apprentissage. Cela exclut les modifications des aptitudes physiques, de l'état physiologique ou encore les variations du degré de motivation. Pour prendre un exemple trivial, le fait de se briser un membre, s'il affecte le comportement, peut difficilement être assimilé à de l'apprentissage. De la même façon, un animal n'ayant pas bu depuis plusieurs heures sera plus prompt à boire que s'il est désaltéré. Définir l'apprentissage comme un changement de comportement lié à l'expérience (Dukas 1998, Shettleworth 2010) est donc une définition trop large. Enfin, la diversité des formes que peut prendre l'apprentissage interdit l'usage de critères simples permettant de l'identifier aisément. Des critères comme le respect d'une durée minimum de rétention de l'information, le principe de réversibilité de l'apprentissage (Hogan 1994) ou encore sa définition comme le résultat d'une pratique renforcée, le restreignent à l'une ou l'autre de ses formes particulières.

L'apprentissage peut donc être défini comme une modification du comportement reposant sur un processus cognitif et correspondant à l'acquisition et à l'utilisation d'informations passées. Au cours d'une expérience, il n'est pas toujours évident de réussir à

vérifier ces points. Je détaille ci-dessous deux exemples, afin de donner un aperçu concret de ce que l'on entend par apprentissage.

B. Les différentes formes d'apprentissage : exemples

Selon la nature de l'information apprise, les modalités de l'apprentissage ou encore les mécanismes neuronaux mis en jeu, différents types d'apprentissages peuvent être distingués. Je présente ici deux formes d'apprentissage qui ont été largement étudiées.

1. *Habituation*

a. *Définition*

Le lièvre de mer (ou aplysie, genre *Aplysia*) est un mollusque gastéropode marin. Son système respiratoire est composé d'un siphon et de branchies externes, protégées sous un repli du manteau dans la cavité formée par les parapodes (Figure 7). Si l'on touche délicatement l'animal, celui-ci rétracte de façon réflexe son siphon, ses branchies, le repli du manteau (Figure 8), et éventuellement l'extrémité de sa queue, selon la localisation de la stimulation. Si l'animal est stimulé au même endroit de façon répétitive, la durée du réflexe de rétraction diminue, jusqu'à ce que l'animal finisse par ne plus réagir. L'application d'une stimulation dans une autre région du corps permet de restaurer l'amplitude initiale du réflexe face au premier stimulus, ce qui exclue l'hypothèse d'une diminution de la puissance musculaire ou de la sensibilité : l'interprétation retenue est celle de l'habituation.

De façon générale, on parle d'habituation lorsqu'une réponse comportementale s'amenuise suite à des stimulations successives et que cette diminution ne peut être attribuée à la fatigue du récepteur ou de l'effecteur. L'habituation est une forme de plasticité comportementale commune, dont on retrouve une forme chez les organismes unicellulaires. Elle est souvent considérée comme un type d'apprentissage simple (e.g. Dukas 2009). Cependant, elle concerne aussi bien des mécanismes réflexes tels que le réflexe de rétraction chez l'aplysie ou le sursaut d'un rat suite à un bruit soudain, que des comportements plus complexes comme les comportements territoriaux des mâles, qui peuvent diminuer leur niveau d'agressivité face à leurs voisins habituels (chez les oiseaux : Petrinovitch et Patterson 1979, Falls et Brook 1975 ; chez les grenouilles : Bee et Gerhardt 2002). Dans certains cas, l'habituation pourrait s'apparenter à de l'apprentissage associatif (Wagner 1978, 1981) : l'animal associerait le stimulus avec le contexte dans lequel il survient.

Figure 7 : (a) *Aplysia punctata* (source : aquaportail). (b) Une aplysie, un parapode étant abaissé.

Figure 8 : déclenchement du réflexe de rétractation du siphon chez l'aplysie.

b. Propriétés, valeur informative et rôle écologique

L'étude des propriétés de l'habituation permet de formuler des hypothèses sur le contenu informatif, c'est-à-dire la nature de l'information apprise, et le rôle écologique de ce type d'apprentissage.

La caractéristique typique de l'habituation est une diminution de l'amplitude de la réponse suite à une exposition répétée au même stimulus. Face à l'apparition récurrente d'un stimulus qui n'est suivi d'aucune conséquence, la réponse comportementale initiale est donc modifiée pour tendre à disparaître. Cela permet à l'individu d'éviter de s'engager dans des comportements inappropriés ou inutiles, et donc lui permet une économie de temps et d'énergie (Shettleworth 2010).

Suivant les spécificités temporelles de la série de stimulations, d'autres propriétés peuvent être mises en évidence. Tout d'abord, plus les stimulations sont rapprochées dans le temps, plus la diminution de la réponse est rapide (e.g. Davis 1970). À l'inverse, si l'animal n'est plus stimulé pendant un temps suffisamment long, l'habituation s'estompe et la réponse au stimulus est en partie restaurée lors d'une nouvelle exposition (e.g. Carew et al. 1972, Figure 9). À court terme, l'information est donc, dans un premier temps, rapidement acquise mais sa rétention ne dure pas.

L'étude de Carew et al. (1972) sur le réflexe de rétraction du siphon chez l'aplysie permet de décrire les propriétés de l'habituation sur le long terme (Figure 9.a). Car si le réflexe de rétractation du siphon est en partie restauré après 24h de repos, l'amplitude du réflexe initial diminue chez l'animal recevant une série de stimulations quotidiennement : une partie de l'information est donc retenue d'un jour sur l'autre. Après 7 jours sans stimulation, l'amplitude initiale du réflexe reste toujours aussi faible ; 21 jours plus tard, s'il n'y a pas eu de stimulation, l'habituation persiste encore, mais à un degré moindre, puisque l'amplitude du réflexe initial n'est qu'en partie restaurée. L'information est donc retenue pendant au moins 21 jours, même si elle tend à être oubliée. Ainsi, la rétention de l'information a lieu à deux échelles simultanément : une composante existe à court terme, l'autre à long terme. Par ailleurs, les aplysies ayant reçu une série groupée de 40 stimulations (entraînement en masse) ne font preuve d'aucune rétention de l'habituation au bout de 24h ou de 7 jours, contrairement à celles ayant reçu 40 stimulations en 4 sessions espacées de 24 heures (entraînement espacé, Figure 9.b). La rétention de l'information ne dépend donc pas tant de la quantité d'information reçue que de sa pertinence. D'un point de vue écologique, un événement auquel l'animal doit faire face de façon régulière sur le long terme caractérise mieux l'environnement qu'un événement ponctuel. En d'autres termes, une information récurrente

Figure 9 : propriétés de l'habituation du réflexe de rétraction chez l'aplysie (Carew et al. 1972). Les individus reçoivent un jet d'eau salé durant 800 ms au niveau du siphon et la durée de la rétraction est notée. Un temps de latence de 30 secondes est ensuite respecté. (a) Habituation à court et long terme. Les individus sont soumis à 10 stimulations successives chaque jour pendant 4 jours. La durée de leur réflexe de rétraction est ensuite comparée à celle d'individus témoins au cinquième jour. Les individus entraînés durant 5 jours et ceux du groupe témoin sont à nouveau testés soit une semaine, soit trois semaines plus tard (soit 12 ou 26 jours après le début de l'expérience). Les résultats du groupe témoin n'apparaissent pas sur le graphique. Points blancs : individus testés à 12 jours, triangles noirs : individus testés à 26 jours. (b) Effets des modalités de l'entraînement sur la rétention à moyen et long terme.

sur le long terme apparaît comme une information fiable, que l'animal peut conserver en mémoire.

L'habituation est aussi spécifique au stimulus. Typiquement, l'animal s'habitue au stimulus répété et dans une certaine mesure à tout autre stimulus « proche », qui « ressemble » au premier stimulus. Plus l'effet de l'habituation est fort, plus la gamme des stimulus auquel l'animal est habitué se restreint : une représentation de plus en plus précise de l'évènement récurrent est donc mise en mémoire. Si l'animal est laissé au repos, au contraire, cette gamme s'élargit : il se comporte comme s'il oubliait les détails du stimulus.

Une autre forme d'apprentissage répandue dans le monde animal est l'apprentissage associatif. Il peut prendre place dans toutes les activités d'un individu (approvisionnement, choix de partenaire, reconnaissance de la parentèle...) et a été largement étudié, notamment grâce au paradigme du conditionnement.

2. Apprentissage associatif : exemple du conditionnement

a. Définition

On distingue deux formes de conditionnement : le conditionnement classique ou pavlovien (Figure 10) et le conditionnement instrumental ou opérant. Le premier consiste à faire en sorte que l'individu associe la survenue d'un évènement inconnu (le stimulus conditionné¹³, CS) avec la survenue d'un autre évènement, généralement choisi parmi ceux déclenchant une réponse innée chez l'animal (le stimulus inconditionné¹⁴, US ; encadré 2) ; le second consiste à faire en sorte que l'individu associe une action qui lui est propre avec la survenue d'un évènement. Par exemple, un rat peut associer le fait de pousser un levier avec l'obtention de nourriture.

Les exemples de travaux sur le conditionnement abondent et concernent l'ensemble du règne animal, des poissons aux oiseaux, en passant par les mammifères et les insectes. Les abeilles, par exemple, peuvent être conditionnées à étirer leur proboscis en réponse à un CS, ce réflexe étant déclenché de façon inné face à une solution sucrée (Giurfa et Sandoz 2012). Les insectes parasitoïdes peuvent, eux, associer la présence d'hôtes avec un signal olfactif (Hoedjes et al. 2011). *Caenorhabditis elegans* et ses 302 neurones peut quant à lui être conditionné, par exemple, à éviter le chlorure de sodium s'il est associé à l'absence de nourriture (de Bono et Maricq 2005).

¹³ Conditioned stimulus

¹⁴ Unconditioned stimulus

Figure 10 : conditionnement pavlovien. Le chien est harnaché et une canule dans sa gueule permet de mesurer goutte à goutte la quantité de salive produite. Une cloche sonne et le chien reçoit un morceau de viande, ce qui le fait saliver. Après plusieurs répétitions de ce traitement le chien commence à saliver quand il entend la cloche, avant même que la viande ne lui soit présentée. (d'après Yerkes et Morgulies 1909).

b. Propriétés, valeur informative et rôle écologique du conditionnement classique

Historiquement, l'apprentissage associatif dans le cadre du conditionnement classique a été interprété comme le transfert du contrôle du réflexe inconditionné (ou réponse inconditionnée¹⁵, UR) du stimulus inné (US) au stimulus neutre (CS). Mais les très nombreux travaux réalisés montrent que cette interprétation très mécanique est réductrice. Lors d'un apprentissage associatif, il se met en place, dans le système cognitif de l'animal, une connexion entre les représentations mentales de l'US et du CS. L'animal apprend la relation entre les deux stimulus, il apprend que le CS annonce, ou prédit, la survenue de l'US (Rescorla 1988). Dans l'exemple de l'expérience de Pavlov (1927), le chien apprend que le son de cloche (CS) annonce l'arrivée de la nourriture (US). En soi, ce n'est pas le son de cloche qui le fait saliver, mais la représentation de la nourriture qu'il évoque. La salivation n'est qu'un moyen de mesurer la connaissance de l'individu : un animal libre de ses mouvements pourrait tout aussi bien remuer la queue (Jenkins et al. 1978). Contrairement à un simple réflexe, l'animal peut moduler de façon appropriée l'utilisation qu'il fait de l'information qu'il a retenue.

D'une façon générale, les expériences de conditionnement ont souvent été réalisées avec des US ayant une signification préexistante pour l'animal, c'est-à-dire des US devant lesquels les animaux réagissent de manière innée. L'animal conditionné finit par se comporter

¹⁵ Unconditioned response

Encadré 2 : conditionnement de l'extension du proboscis chez l'abeille

Il est possible de maintenir, sans les blesser, les abeilles dans des tubes, de façon à ce que seules leurs pièces buccales et leurs antennes restent mobiles. Si l'on touche délicatement l'antenne d'une abeille harnachée de cette façon avec une solution sucrée, celle-ci étire de façon réflexe son proboscis puis lèche le sucre qui lui est proposé. Un tel réflexe n'est habituellement pas induit par les odeurs ou d'autres stimulus au niveau des antennes. Si une bouffée d'odeur précède de quelques secondes la présentation de la solution sucrée, alors il est possible d'observer lors d'un test ultérieur l'extension réflexe du proboscis alors qu'aucune solution sucrée n'est proposée. Les abeilles sont donc capables d'associer l'odeur avec la présentation du sucre : elles peuvent être conditionnées.

Dans ce protocole, la solution sucrée qui déclenche une réaction innée (unconditioned response, UR) chez l'abeille, l'extension de son proboscis, constitue un stimulus inconditionné (unconditioned stimulus, US). La solution sucrée constitue elle la récompense reçue par l'abeille et va donc jouer le rôle de renforceur. Enfin, l'odeur joue le rôle de stimulus conditionné (conditioned stimulus, CS). Face à l'odeur, l'abeille conditionnée va étendre son proboscis : c'est ce qui est appelé la réponse conditionnée (conditioned response, CR).

Ci-dessous une photographie d'une abeille harnachée, proboscis étendu (Giurfa et Sandoz 2012)

devant le CS comme devant l'US, ce qui présente des facilités pour mesurer l'intensité de l'apprentissage. Mais l'apprentissage associatif peut être comportementalement silencieux. Par exemple, si l'on expose un animal à un son suivi d'une lumière et que le même individu est par la suite entraîné à associer la lumière avec de la nourriture, l'animal se comportera en présence du son comme s'il était en présence de la nourriture. Il se comporte comme s'il faisait l'inférence suivante : le son annonce la lumière qui annonce la nourriture. Il a donc bien associé le son et la lumière (Holland et Rescorla 1975). Certaines expériences ont permis de montrer que le CS pouvait rappeler à l'animal une représentation détaillée de l'US. Dans une expérience de Tinklepaugh (1928), les singes qui s'attendent à recevoir une banane et reçoivent à la place de la salade, qu'ils apprécient moins, montrent des signes de surprise et de colère. Watanabe (1996) a pu démontrer que différentes zones corticales étaient activées suivant la nature de la récompense que les singes s'attendent à recevoir. Chez le rat, si un individu est entraîné à anticiper la présence de nourriture à l'écoute d'un son, et que ce même son est par la suite couplé à l'injection d'une toxine en l'absence de la nourriture, l'individu finit par éviter la nourriture associée au son. L'interprétation donnée est que le son évoque une représentation de la nourriture, et que c'est cette représentation qui est par la suite associée aux effets de la toxine, conduisant le rat à éviter la nourriture (Holland 1990, Dwyer 2003, Holland 2005).

Les caractéristiques temporelles de l'entraînement jouent sur l'intensité de l'apprentissage. Notamment, un rôle du laps de temps qui s'écoule entre la présentation du CS et de l'US est observé : il existe une durée optimale à respecter entre les deux présentations, dont la valeur dépend du contexte. Dans le cas du conditionnement de l'extension réflexe du proboscis des abeilles, le temps optimal est de l'ordre de la seconde (Giurfa et Sandoz 2012), alors qu'il est de plusieurs heures dans le cas d'un conditionnement aversif gustatif chez le rat (Garcia et al. 1966). D'une façon générale, il semble que les animaux apprennent les caractéristiques temporelles du CS et de la relation entre CS et US (Shettleworth 2010). Par ailleurs, l'intervalle de temps entre deux entraînements¹⁶ (ITI), comme dans le cas de l'habituation, joue : des entraînements espacés dans le temps entraînent un apprentissage plus intense que des entraînements regroupés.

La connaissance préalable de l'animal joue aussi un rôle dans le conditionnement. Par exemple, la connaissance innée, et donc le passé évolutif de l'animal a une influence : un rat rendu malade par injection d'une toxine, associera plus facilement son mauvais état de santé à un goût qu'à une lumière auquel il aura été exposé précédemment (Garcia et al. 1966, Seligman 1970, Rozin & Kalat 1971). De la même façon, le son est plus facilement associé à un contexte de danger et les stimulus lumineux à la nourriture. Il n'est donc pas possible de faire apprendre

¹⁶ Inter-trial interval

aux individus d'une espèce donnée n'importe quelle association. Les larves drosophiles sont par exemple incapables d'apprendre à associer des conditions thermiques avec une odeur (Dukas 1999b).

L'association entre CS et US ne peut avoir lieu que si le CS apporte réellement une information sur la survenue de l'US. Si l'animal dispose d'un autre indice lui permettant de prédire l'US, il n'a pas besoin de retenir l'information redondante que représente le couplage entre le CS et l'US. Pour que l'association se fasse, il faut que l'US soit imprévu, ou anormal. Ainsi, un animal qui a été exposé à l'US seul dans le contexte de l'expérience, aura plus de mal à apprendre la liaison entre CS et US si cette présentation se fait dans le même contexte. Un animal n'apprendra pas non plus les nouvelles caractéristiques d'un CS complexe si les premières caractéristiques apprises suffisent à prédire l'US tel qu'il est présenté. Dans l'autre sens, si l'animal a appris que le CS n'était suivi d'aucune conséquence (suite à une exposition répétée au stimulus et donc à une habituation), il aura plus de mal à être conditionné : la nouvelle information ne remplace pas facilement l'information préexistante.

Cependant, si l'individu est capable d'apprendre qu'un stimulus permet de prévoir l'apparition d'un autre stimulus, pour répondre de façon appropriée à son environnement, il doit aussi être capable de mettre à jour ses connaissances si la relation devient obsolète. En d'autres termes, l'individu doit être capable de ne plus répondre au CS s'il ne prédit plus la survenue de l'US. Traditionnellement, l'obtention de ce type de résultat a été réalisée en ne présentant plus à l'animal que le CS seul. Mais l'extinction du conditionnement a aussi lieu si la survenue des deux stimulus devient aléatoire (Rescorla 2004). Dans ce genre d'expérience, l'animal continue à être exposé aux deux stimulus et seule la valeur prédictive du CS disparaît (e.g. Gamzu et Williams 1971).

La disparition de la réponse au CS peut être interprétée comme la perte, ou l'oubli, de la relation de contingence entre le CS et l'US. Mais plusieurs points indiquent que la disparition de la réponse conditionnée correspond plutôt à l'acquisition d'une nouvelle connaissance, comme l'absence de relation dans un contexte donné (Bouton et Moody 2004). Ainsi, l'individu est capable, suite à une extinction, de réassocier US et CS, et ce, plus rapidement qu'à son premier entraînement. Des récupérations spontanées sont aussi observées, par exemple quand l'animal est replacé dans le contexte de l'expérience après un temps de repos suffisamment long.

C. Traits généraux de l'apprentissage

L'apprentissage est un processus rencontré très communément chez les animaux. De plus, les modalités de l'apprentissage sont très conservées d'un taxon à l'autre, qu'il s'agisse d'insectes, de cnidaires ou de vertébrés (Papini 2002). Cette capacité ne requiert pas la mise en jeu d'un grand nombre de neurones (Zhang Y. et al. 2005).

Les formes que peut prendre l'apprentissage, du moins telles qu'elles ont été définies, sont extrêmement variées (Shettleworth 2010). L'apprentissage par impression¹⁷ (Lorenz 1965-1970) est ainsi une forme particulière d'apprentissage qui a lieu en tout début de vie et est très difficile à modifier par la suite. La sensibilisation peut être considérée comme une forme d'apprentissage non spécifique à un stimulus : l'individu, suite à l'exposition à un premier stimulus, devient globalement plus réactif à la survenue d'un autre stimulus. C'est ce phénomène que l'on invoque pour expliquer, dans le cadre de l'habituation, la restauration de l'amplitude initiale du réflexe de rétraction de l'aplysie suite à une stimulation autre que celle à laquelle l'animal s'est habitué (Paragraphe II.a).

L'apprentissage peut avoir lieu dans toutes les activités dans lesquelles les individus s'engagent. Il peut concerner les caractéristiques d'un lieu de reproduction à choisir (Davis et Stamps 2004) ou une capacité motrice, comme l'apprentissage de la manipulation des fleurs pour en extraire le nectar chez les insectes pollinisateurs (Raine et Chittka 2007b). L'apprentissage peut aussi avoir lieu dans un contexte social : les animaux peuvent apprendre en observant leurs congénères (Paragraphe I.C.1). Cette capacité a été largement étudiée chez les vertébrés mais elle existe aussi chez les insectes, y compris non-sociaux (Chittka et Leadbeater 2005) ; il peut même être question, dans certains cas, d'enseignement (Franks et Richardson 2006).

L'apprentissage, et donc la nature et la qualité de l'information apprise, dépend fortement du contexte dans lequel il a lieu. L'obtention d'un apprentissage plus robuste suite à des entraînements multiples et espacés est ainsi un résultat classique, et identifié depuis longtemps dans les études de l'apprentissage (Ebbinghaus 1885). Un animal peut aussi préférer une option objectivement moins intéressante en comparaison d'une seconde option, si au moment de la rencontre de la première option, le gain immédiat était plus fort que lors de la rencontre de la seconde option : l'apprentissage est dépendant de l'état de l'animal¹⁸. Typiquement, l'animal attribue une valeur subjective plus forte aux options présentées quand il a faim que quand il est rassasié (Pompilio et Kacelnik 2005, Pompilio et al. 2006, Figure 11).

¹⁷ Imprinting

¹⁸ State dependent learning

Figure 11 : mécanisme possible de l'estimation de la valeur d'une option en fonction de l'état de l'animal (Pompilio et al. 2006). Bien que les deux options soient objectivement identiques ($M^+ = M^-$), l'utilité que l'animal dans un état moins bon (-) en a tiré est supérieure à celle que l'animal dans un meilleur état (+) en a tiré : V^- est supérieur à V^+ . la représentation qu'en retire l'animal reflète cette relation (m^- supérieur à m^+).

Au niveau physiologique, l'apprentissage est interprété comme une modification des propriétés synaptiques des neurones, mais il est encore très mal compris (Gallistel 2003). Il est possible de cibler des structure anatomique dans lesquelles un type donné d'apprentissage a lieu. Par exemple, chez la limnée, le neurone RPeD1 (Right Pedal Dorsal 1) est indispensable au bon déroulement de l'apprentissage associatif (Scheibenstock et al. 2002). Chez les insectes, le corps pédonculé¹⁹ est largement impliqué dans les processus d'apprentissage (Liu et Davis 2006) même si d'autres structures peuvent aussi entrer en jeu. Par exemple, Ofstad et al. (2011) ont trouvé que le siège de l'apprentissage visuel des lieux se plaçait au niveau du corps ellipsoïdal²⁰.

Une grande partie de l'effort de recherche qui a concerné l'apprentissage a consisté à décrire la mécanique de ce phénomène, qu'il s'agisse de la description des conditions qui favorisent ou défavorisent un apprentissage robuste, ou de la description des structures

¹⁹ Mushroom body

²⁰ Ellipsoid body

physiologiques sous-jacentes. Mais l'apprentissage a aussi été étudié dans une optique évolutive.

D. Évolution de l'apprentissage

1. Potentiel évolutif de l'apprentissage

Pour que l'évolution ait une prise sur l'apprentissage, l'existence d'une certaine variabilité dans l'aptitude à apprendre est nécessaire, et les traits qui caractérisent la faculté d'apprendre d'un individu doivent être au moins en partie transmissibles à sa progéniture.

Tout d'abord, l'identification de mutants artificiels affectés dans leur capacité d'apprentissage met en lumière le support génétique sur lequel repose ce processus, ainsi que le fait que les caractéristiques de l'apprentissage d'un individu peuvent être héréditaires. L'apprentissage peut donc évoluer. De nombreux mutants de l'apprentissage ont été isolés chez la drosophile, comme les mutants *dunce* et *rutabaga*, les premiers dont les conséquences au niveau moléculaire ont été comprises (Dubnau et Tully 1998). Wen et al. (1997) ont exposé des *Caenorhabditis elegans* à un mutagène et isolé deux mutants, tous deux incapables d'apprentissage associatif, mais ayant conservé leur capacité d'habituation, montrant ainsi que les mutations peuvent affecter sélectivement certains aspects de l'apprentissage.

Mais il existe surtout une variabilité naturelle dans les caractéristiques de l'apprentissage. Par exemple, les populations sauvages de drosophile présentent un polymorphisme au locus *foraging* (*for*), avec un allèle R (rover) et un allèle S (sitter). Les individus homozygotes à ce locus, en plus de présenter des comportements d'approvisionnement au stade larvaire bien distincts, font aussi preuve de capacités d'apprentissage divergentes : les mouches rover, qui sont plus mobiles au stade larvaire, retiennent aussi mieux l'information à court terme que les sitter, mais moins bien à long terme (Mery et al. 2007a). La variabilité des caractéristiques de l'apprentissage peut se mesurer à l'échelle interindividuelle, au sein d'une population (Snell-Rood et Papaj 2009), mais aussi à l'échelle interpopulationnelle, entre populations génétiquement isolées, comme cela a été fait chez le bourdon, dont les colonies issues des îles Canaries tendent à apprendre moins vite que celles provenant du continent (Chittka et al. 2004).

Mais le moyen le plus radical permettant de montrer que l'apprentissage peut évoluer est encore de réussir à le faire évoluer expérimentalement. Ce genre d'expérience a été conduit assez précocement, avec les travaux de Tolman (1924), Heron (1935), Tryon (1934 1940), qui ont sélectionné des rats habiles à apprendre dans un labyrinthe (les « maze-bright »), et des rats sous-doués pour ce genre d'épreuve (les « maze-dull »). McGuire et Hirsch (1977) ont fait

évoluer deux lignées de mouche à viande (*Phormia regina*), une habile et une malhabile, en ne laissant se reproduire que des individus montrant une bonne, ou au contraire une faible, capacité à apprendre dans un contexte de conditionnement appétitif. Le même genre de résultats a été obtenu chez l'abeille (Brandes et al. 1988) ou encore les guêpes parasitoïdes de l'espèce *Cotesia glomerata* (van den Berg et al. 2011).

La question de l'évolution de l'apprentissage peut aussi être appréhendée via une approche phylogénétique. Wright et ses collègues (Wright et al. 1996, Wright 1998, Erixon et al. 1999, Marinesco et al. 2003) ont par exemple comparé des spécificités de l'activité neuronale liées à l'apprentissage chez l'aplysie *Aplysia californica* avec celles de 5 autres espèces de mollusques proches. Les deux effets caractéristiques d'une application de sérotonine, qui accroît chez l'aplysie la durée des potentiels d'action et l'excitabilité des neurones mécanorécepteurs impliqués dans le réflexe de rétractation du siphon, ne sont pas retrouvés uniformément dans les 5 espèces. Chez *Dolabrifera dolabrifera*, leur absence est associée à l'incapacité de cet animal à se déshabituer et à se sensibiliser (Wright 1998). La mise en

Figure 12 : relations phylogénétiques entre 7 taxons de Mollusques Opisthobranches. Le phénotype neuromodulateur de chaque espèce est représenté à droite de leur nom. Les évènements de gain ou de perte de caractère sont indiqués sur le cladogramme. PA : potentiel d'action.

parallèle de ces résultats avec un cladogramme permet de reconstituer l'évolution des propriétés des mécanorécepteurs impliqués dans le réflexe de rétractation (Figure 12). Le même genre de raisonnement peut être adopté pour expliquer l'évolution de la taille de l'hippocampe chez les oiseaux passeriformes, les hippocampes de grande taille étant associés à de plus grandes capacités en matière d'apprentissage spatial et au comportement de stockage de la nourriture (Papini 2002, voir Bolhuis et Macphail (2001) pour une critique et Shettleworth 2003 pour une défense du point de vue).

Le fait que l'apprentissage ait la capacité d'évoluer n'implique cependant pas qu'il soit soumis à la sélection naturelle, et que les caractéristiques observées dans l'apprentissage d'un individu soient adaptées à son environnement. Chittka et al. (2004) attribuent ainsi les différences qu'ils observent entre bourdons des Canaries et bourdons du continent, plutôt à des phénomènes de dérive ou de pléiotropie qu'à de la sélection naturelle. Or, plusieurs auteurs ont réussi à faire évoluer des lignées plus habiles à apprendre en manipulant l'environnement des individus, sans sélectionner délibérément les reproducteurs sur leur réussite à un test d'aptitude. Ainsi, le fait d'élever une souche de drosophiles en laissant mâles et femelles en contact pendant 2 semaines, favorise l'apparition de mâles qui n'évitent les femelles accouplées (qui ne sont pas réceptives) qu'après un épisode de parade infructueux, un phénomène qui dépend d'une forme de conditionnement. Ce genre de mâles n'apparaît pas si les deux sexes ne peuvent se rencontrer que pendant 18 heures (Reif et al. 2002). De même, si on permet à des drosophiles de pondre en présence de deux substrats, dont l'un a été associé à de la quinine, un stimulus aversif, le fait de ne choisir pour constituer la génération suivante que les œufs pondus sur le substrat n'ayant pas été associé à la quinine, augmente de façon significative le taux d'apprentissage et la durée de la mémoire des mouches en quelques générations (Mery et Kawecki 2002).

Ces résultats sur l'évolution de l'apprentissage sont cependant à manipuler avec précaution (Papini 2002, Dukas 2004 2008). Tout d'abord, toutes les tentatives d'évolution expérimentale de l'apprentissage ne sont pas fructueuses (e.g. Kolss et Kawecki 2006). De plus, certains de ces travaux ne permettent pas de rejeter des hypothèses alternatives à la conclusion que c'est bien l'apprentissage, et pas un autre mécanisme comportemental, qui a évolué. Les animaux ont en effet pu être sélectionnés pour un trait qui modifie leur performance lors d'un test, comme leur motivation ou leur sensibilité au stimulus, sans pour autant que le mécanisme de l'apprentissage ait réellement évolué (Searle 1949 en réponse à Tryon 1934, Holliday et Hirsch 1986 en réponse à McGuire et Hirsch 1977). Enfin, comme tout autre trait phénotypique, l'apprentissage, de par sa composante génétique, peut être soumis au déséquilibre de liaison (l'apprentissage évolue du fait de l'évolution d'un autre trait

dépendant d'un locus proche sur un chromosome) et à la pléiotropie (l'apprentissage évolue du fait de l'évolution d'un trait dépendant d'un gène agissant sur une batterie de traits, dont l'apprentissage, Arnold 1994). De telles corrélations génétiques peuvent contraindre, et gêner ou au contraire favoriser, l'évolution de l'apprentissage (Dukas 1998, Papaj 1986) : l'évolution d'une faculté d'apprentissage dans un contexte pourrait faciliter l'évolution de l'apprentissage dans un autre contexte. Les drosophiles sélectionnées via leur ponte dans un milieu n'ayant pas été associé à la quinine (Mery et Kawecki 2002) montrent ainsi des performances accrues dans une autre tâche d'apprentissage aversif, associant cette fois une odeur avec un choc (Mery et al. 2007b).

Quoiqu'il en soit, l'apprentissage a la possibilité d'évoluer. La question de savoir dans quelle mesure la sélection naturelle contraint cette évolution est beaucoup plus délicate. Différentes approches ont été essayées pour répondre à cette question, avec notamment des tentatives de mesure directe de l'effet de l'apprentissage sur le succès reproducteur des individus.

2. *Évaluation directe des conséquences de l'apprentissage sur la valeur adaptative des individus : la mesure du problème*

a. Effets bénéfiques

La réussite des expériences d'évolution expérimentale consistant à manipuler l'environnement (Reif et al. 2002, Mery et Kawecki 2002) montre qu'au moins dans ces cas très particuliers, des pressions de sélection suffisamment fortes pour faire évoluer l'apprentissage peuvent exister. Mais le simple fait que les animaux apprennent laisse à penser que l'apprentissage doit apporter un avantage évolutif en conditions naturelles.

S'il paraît difficile de remettre en cause cette assertion, évaluer l'importance sur le terrain de cet avantage apparaît beaucoup plus délicat. Les travaux s'attachant à mettre en évidence cet effet et surtout à en quantifier l'importance sur le succès reproducteur des individus, et donc dans le processus de sélection naturelle, sont peu courants. Les simplifications nécessaires à la réalisation des expériences, la difficulté à trouver un témoin, un « modèle nul », satisfaisant, ainsi que celle de mesurer directement le succès reproducteur des individus, les rendent par ailleurs assez facilement critiquables.

L'étude de Gailey et al. (1985), portant sur des mâles de *Drosophila melanogaster*, est une des premières à avoir tenté de mettre clairement en évidence l'avantage évolutif procuré par l'apprentissage. Les mâles *D. melanogaster* matures qui ont courtisé à leurs dépens des mâles immatures (Jallon et Hotta 1979), apparaissent capables d'éviter de réitérer ce comportement

(Gailey et al. 1982) : ils apprennent. L'existence d'une souche de *D. melanogaster* mutante, affectée dans ses capacités d'apprentissage, a permis à Gailey et al. (1985) de tester dans quelle mesure l'incapacité à apprendre de ces mâles mutants pouvait affecter leur aptitude à accéder aux femelles. En présence d'une unique femelle vierge, mâles sauvages et mutants, ayant déjà tenté de courtiser un mâle immature ou non, font preuve de comportements comparables. En revanche, si la femelle se trouve dans une population de 9 mâles immatures, les mâles sauvages ont un avantage sur les mâles mutants, si toutefois ils ont auparavant courtisé un jeune mâle. Ces mâles sauvages expérimentés investissent moins de temps en parades inopportunes et parviennent à copuler en trois fois moins de temps que les mâles mutants (soit 10 minutes de moins), alors qu'aucune différence n'apparaît entre mâles sauvages et mutants lorsqu'ils sont inexpérimentés. De la même façon, lorsqu'un mâle mutant et un mâle sauvage sont mis en compétition pour l'accès à une femelle vierge, l'avantage du mâle sauvage expérimenté n'apparaît que lorsque la femelle se trouve parmi 9 mâles immatures. Le fait de pouvoir exploiter leur expérience passée procure donc aux mâles sauvages un avantage compétitif, en leur permettant d'accéder plus facilement aux femelles vierges, lorsque leur localisation est rendue plus difficile par la présence de mâles immatures. Cependant, bien que les auteurs soulignent que les femelles vierges sont plutôt rares dans les populations de drosophiles, la réalité biologique de leur protocole, et de fait la réalité du phénomène décrit, reste difficile à appréhender. De même, si l'existence d'un avantage à court terme est démontrée, cette étude ne permet pas de mesurer directement l'effet de l'apprentissage sur la descendance produite. Si l'économie de temps réalisée ne peut être convertie en descendants supplémentaires, le bénéfice de l'apprentissage disparaît. Ceci arriverait si par exemple les individus qui n'apprennent pas arrivent à inséminer autant de femelles dans leur vie que ceux qui apprennent en raison d'une limite physiologique à la quantité de sperme produite (Dukas et Duan 2000).

Hollis et al. (1997) ont réalisé un travail qui pallie cette critique. L'étude a porté sur des gouramis bleus (*Trichogaster trichopterus*), des poissons dont les mâles défendent un territoire en vue d'attirer des femelles. L'agressivité des mâles, qui leur permet de défendre au mieux leur territoire, peut tourner à leur désavantage quand elle s'exprime face à des femelles, des compagnes potentielles que le mâle repousse par inadvertance. Les auteurs ont montré que les mâles ayant été entraînés à anticiper l'arrivée d'une femelle grâce à un signal lumineux étaient capables de diminuer de façon significative leurs manifestations agressives face aux femelles. Par rapport à des mâles ne bénéficiant pas du caractère informatif du signal lumineux, ils sont aussi capables d'étreindre plus souvent leur compagne et de frayer plus rapidement mais surtout ils produisent un nombre bien plus élevé d'alevins. Les auteurs expliquent l'amplitude

de cette dernière différence, dont les différences de comportement copulatoires rendent mal compte, par le fait que la réponse conditionnée consisterait non seulement en une diminution de l'agressivité envers les femelles, mais aussi en un changement hormonal permettant la production d'une plus grande quantité de sperme. Par ailleurs, la femelle, moins stressée, pourrait aussi être en mesure de relarguer plus d'œufs.

Dukas et Duan (2000) et Dukas et Bernays (2000) ont eux aussi proposé des travaux portant sur les bénéfices que l'apprentissage pouvait apporter sur le long terme. L'étude de Dukas et Duan (2000) compare le succès reproducteur de femelles parasitoïdes *Biosteres arisanus* laissées libres de choisir, après une période d'apprentissage, entre un type de fruit ou un autre, l'un portant systématiquement des œufs de mouches à parasiter, l'autre en étant systématiquement dépourvu, avec celui de femelles ayant 50% de chances d'accéder à l'un ou l'autre des types de fruit (mimant donc des individus choisissant au hasard). Une fois le fruit choisi, les femelles sont contraintes d'y rester 3 heures. Après la visite de 6 fruits sur deux jours, les femelles ayant pu faire jouer leur expérience ont pondu plus d'œufs et produit plus de descendants que celles ayant été soumises au hasard. Ce résultat s'explique tout d'abord par le fait que le choix des individus « libres » est fortement biaisé en faveur du type de fruit parasité par les mouches (80 à 90% des fruits choisis). Ensuite, les individus soumis au hasard ne compensent pas par un taux de ponte plus élevé. Enfin, la mortalité des œufs des parasitoïdes n'est pas suffisamment forte pour estomper l'effet bénéfique de l'apprentissage avant l'émergence de la nouvelle génération.

Dukas et Bernays (2000), s'ils reviennent à une mesure indirecte de l'effet de l'apprentissage sur la valeur adaptative des individus en s'intéressant à la croissance de sauterelles à un stade larvaire, proposent un protocole élégant du point de vue du modèle nul choisi, le choix des animaux témoins n'étant pas directement contraint par l'expérimentateur. Les individus de chacun des groupes ont le choix entre deux sources de nourriture : l'une favorise la croissance, au contraire de l'autre, appauvrie en sucres. Certaines sauterelles sont placées dans un environnement prédictible, où la position dans l'enclos de chacune des sources, ainsi que la couleur et le goût associés ne varient pas, tandis que d'autres sont soumises à un environnement imprévisible dans lequel, deux fois par jour, la position, la couleur et le goût de chacune des sources sont déterminés de façon aléatoire. Au final, les auteurs ont mesuré un taux de croissance 20% supérieur chez les premières comparées aux secondes. Le taux de croissance étant positivement corrélé au nombre et à la taille des œufs, et au nombre de générations produites par an (Slansky et Scriber 1985, Atkinson et Begon 1987), les sauterelles de l'environnement prédictible, qui ont donc eu l'occasion d'apprendre, devraient donc avoir un meilleur succès reproducteur.

Ces études constituent un premier faisceau d'arguments en faveur de l'avantage évolutif apporté par l'apprentissage (voir aussi : chez la mésange bleue : Grieco et al. (2002), chez des guêpes parasitoïdes : Steidle (1998); Papaj et Vet (1990), chez la drosophile : Dukas (2005) et chez une mite : Egas et Sabelis (2001)). Mais elles ont en commun un défaut de taille : il est difficile d'évaluer la validité des résultats qu'elles présentent en milieu naturel, et donc d'évaluer le poids de la sélection naturelle dans le processus d'évolution de l'apprentissage en général. En effet, l'ensemble de ces travaux ont été menés en plaçant les individus dans des conditions susceptibles d'exacerber l'effet bénéfique de l'apprentissage. Tout d'abord, les individus pouvant apprendre bénéficient de sources d'information totalement fiables, comme par exemple les couplages lumière/apparition de la femelle chez Hollis et al. (1997) ou position/goût/couleur/qualité de la ressource chez Dukas et Bernays (2000). Ensuite, ces individus sont placés dans des situations écologiques très particulières, amplifiant le handicap supposé des animaux n'apprenant pas : les drosophiles de Gailey et al. (1982) doivent trouver une femelle vierge parmi 9 mâles immatures et les parasitoïdes de Dukas et Duan (2000) n'ont pas la possibilité de quitter un site de ponte avant 3 heures de prospection. Dans ce dernier cas, les femelles contraintes à un choix aléatoire de leur site de ponte ne peuvent compenser en quittant plus tôt un fruit ne portant pas d'œufs à parasiter. Enfin, il est toujours possible de critiquer le témoin choisi. Il est en effet très difficile de créer un animal « qui n'apprend pas », à cause d'une part, des limitations matérielles, mais d'autre part, aussi, à cause de la difficulté à définir le concept. Un tel animal est-il un animal qui agit au hasard ou un animal qui se conduit bien selon une règle, mais selon une règle inflexible ? Du point de vue pratique, les individus utilisés dans les groupes témoins sont de la même espèce que les individus des groupes pouvant apprendre : ils ont donc, a priori, le même potentiel à apprendre que leurs congénères, et si ce potentiel a un coût, ils en payent le prix sans en tirer les bénéfices. Par ailleurs, leur histoire évolutive ne leur a pas permis de développer une stratégie alternative à l'apprentissage. Il est donc possible d'opposer à ces études un certain nombre de pierres d'achoppement : elles ont pour autant le grand mérite de montrer qu'au moins dans certains cas, un avantage évolutif mesurable est procuré par l'apprentissage, laissant de fait en suspens la question de l'importance de la pression de sélection liée à l'apprentissage en conditions naturelles.

Cette question est d'autant plus cruciale que, comme le font remarquer Dukas et Duan (2000), le faible nombre de publications sur le thème pourrait très bien être attribué à la difficulté des chercheurs à mettre en évidence les effets bénéfiques de l'apprentissage sur la valeur adaptative, les résultats négatifs ayant une forte tendance à être exclus du processus de publication. L'un des deux auteurs avoue d'ailleurs deux de ses échecs à démontrer l'existence

d'un avantage à apprendre, l'un chez *Drosophila melanogaster*, l'autre chez un parasitoïde (*Diachasmimorpha tryoni*). De telles difficultés tendraient à montrer que le bénéfice apporté par l'apprentissage peut être minime au point de ne pas être détectable, même dans un protocole conçu dans le but de l'amplifier.

L'article de Raine et Chittka (2008) s'est attaqué au problème de l'évaluation des avantages apportés par l'apprentissage in situ. La démarche adoptée a été la suivante : les capacités d'apprentissages d'ouvrières de 12 colonies de bourdons (*Bombus terrestris*), commercialisées par une société néerlandaise, ont été testées pour une tâche particulière, puis l'efficacité à exploiter un environnement naturel de chacune des colonies a été mesuré. 15 ouvrières de chaque colonie ont été entraînées à éviter des fleurs artificielles de couleur bleue, associée à une absence de récompense et à rechercher celles de couleur jaune, associées à la présence d'une récompense, sachant que le bleu est, de façon innée, la couleur favorite des bourdons. Les 30 à 40 ouvrières des 12 colonies ont ensuite pu butiner aux alentours du Queen Mary College (Londres). Il ressort de cette étude que les colonies dont les 15 individus testés ont été les plus rapides à apprendre l'association couleur/récompense se sont montrées être celles à rapporter le plus de nectar par unité de temps, suggérant une sélection positive pour une plus grande vitesse d'apprentissage chez les bourdons. Ces résultats, corrélatifs, ne sont évidemment pas une preuve de l'existence d'un lien de cause à effet. Cependant, ils constituent un premier pas dans la compréhension de la contribution de l'apprentissage à la valeur adaptative des individus sur le terrain.

Le pendant de ces travaux de recherche, sans lequel l'étude de l'évolution de l'apprentissage ne serait pas complète, concerne les travaux portant sur l'étude des coûts liés à l'apprentissage.

b. Effets délétères

Si l'apprentissage apporte un avantage évolutif, le simple fait de réussir à améliorer en quelques générations les capacités d'apprentissage d'une espèce (par exemple : Brandes et al. 1988, Mery et Kawecki 2002) est un argument en faveur de l'idée que l'évolution de l'apprentissage dans les conditions naturelles est contrainte et suggère donc l'existence de coûts associés. Par ailleurs, le tissu neuronal, support physiologique de l'apprentissage, est un tissu gourmand en énergie (Laughlin et al. 1998, Laughlin 2001), dont l'entretien et l'activité pourraient peser sur la valeur adaptative des individus. Trois types de coût liés à l'apprentissage peuvent ainsi être envisagés : un coût écologique, et deux coûts physiologiques.

Figure 13 : efficacité dans la prise de nourriture (profitabilité tirée de grands vers de farine) et mortalité suivant la classe d'âge. (J1 : jeunes à l'envol ; J2 : jeunes expérimentés ; J3 : jeunes âgés (à l'automne-hiver) ; A : adultes (plus d'un an))

Le coût écologique est lié au fait que les individus qui apprennent ne possèdent pas, par définition, l'information dont ils ont besoin pour se comporter de manière adaptée à leur environnement. Ils vont devoir consacrer du temps et de l'énergie à la récolte de cette information. Ils vont peut-être, aussi, devoir subir les conséquences de leurs mauvais choix et supporter l'accroissement de risques, comme la prédation ou le parasitisme (Stearns 1992), associés à l'échantillonnage de l'environnement. Ce coût écologique peut être appelé le coût de la naïveté (Mery et Kawecki 2003).

Son existence sur le terrain a été évaluée à plusieurs reprises. Ce sont surtout les jeunes qui pâtissent des effets de cette contrainte : ils connaissent des taux de mortalité élevés, liés à la fois à leurs difficultés à se nourrir et à éviter les prédateurs. Typiquement, ils compensent leur inexpérience en investissant plus de temps dans la recherche de nourriture ou en se rabattant sur des proies (ou des habitats) alternatifs (Sutherland et al. 1986). Les jeunes juncos aux yeux jaunes (*Junco phaeonotus*) sont ainsi, à leur indépendance, 3 fois moins efficaces que les adultes dans la capture de larves de Ténébrions et passent 90% du temps de leur journée à se nourrir, contre 30% chez les adultes. Parallèlement, ils connaissent des taux de mortalité 20 fois plus élevés que les adultes. (Figure 13, Sullivan 1988a 1988b 1989). À l'envol, les jeunes cormorans huppés (*Phalacrocorax aristotelis*) consacrent deux fois plus de temps à la pêche que

les adultes. C'est au cours de l'hiver, alors que les jours ont raccourci et que les adultes investissent eux-mêmes plus de temps dans la pêche que les jeunes connaissent un épisode de surmortalité. Limités par la durée du jour, ils ne peuvent plus compenser leur faible efficacité et meurent faute de se nourrir en quantité suffisante (Daunt et al. 2007).

Ce coût de la naïveté ne s'applique cependant pas à toutes les situations que pourrait connaître un individu. Le fait de pouvoir (ou de devoir) apprendre dans certains contextes n'exclue pas l'évolution, de manière parallèle, de biais comportementaux évitant aux individus d'avoir à payer le prix de leur inexpérience à toutes les étapes de leur vie. C'est notamment le cas pour les espèces qui vivent dans un environnement où certains milieux se rencontrent plus fréquemment que d'autres : le biais comportemental permet à l'animal de produire un comportement optimal face aux conditions rencontrées fréquemment alors que l'apprentissage lui permet de modifier son comportement de manière à répondre de manière adaptée face aux conditions les moins fréquentes. Le coût de la naïveté n'est alors supporté que dans les milieux peu fréquents. Les piérides de la rave (*Pieris rapae*), qui ne pondent que sur des Brassicacées, peuvent ainsi rencontrer deux types de plantes hôtes : des plantes vertes, ou des plantes rouges. Les hôtes verts sont plus communs que les hôtes rouges. Les femelles, qui montrent une préférence pour la couleur verte, repèrent plus facilement leurs hôtes verts que leurs hôtes rouges au sein d'un mélange de plantes non-hôtes vertes et rouges. Face à la situation commune (plantes hôtes vertes), elles bénéficient donc d'un biais comportemental inné qui leur permet d'être efficace dès le premier contact et les dispense de payer le prix de leur inexpérience. À l'inverse, dans la situation rare (hôtes rouges), leur capacité d'apprentissage leur permet de modifier leur préférence initiale pour le vert et d'améliorer leur taux d'identification des hôtes rouges, initialement faible (Snell-Rood et Papaj 2009).

À côté de ce coût écologique, correspondant à un problème de récolte d'information (Paragraphe I.C.2), existent deux types de coûts physiologiques, qui s'inscrivent dans une problématique d'allocation et d'utilisation de l'énergie. Le premier est un coût global, ou constitutif, engendré par le fait de pouvoir apprendre, le second est un coût induit, ou coût de fonctionnement²¹, lié au fait d'exercer cette capacité. D'un point de vue évolutif, ces deux types de coûts n'ont pas la même valeur. Le coût global, en effet, est subi par l'individu dans toutes les situations, qu'il ait eu besoin, ou non, d'utiliser ses capacités d'apprentissage et donc qu'il ait bénéficié, ou non, de l'avantage procuré par l'apprentissage. Le second, au contraire, dépend de la quantité d'information qui aura été récoltée. Ce second coût ne sera supporté que

²¹ Operating cost

dans certains environnements. Il est donc attendu que les coûts globaux représentent une contrainte plus forte dans l'évolution de l'apprentissage que les coûts induits (Johnston 1982, Dukas 1998, deWitt et al. 1998).

D'une manière qui contraste avec le problème de l'inexpérience, l'évaluation du coût physiologique de l'apprentissage, dans une optique évolutive, semble avoir été négligé dans la littérature, du moins jusqu'à récemment. En d'autres termes, les travaux tentant de savoir si le support physiologique de l'apprentissage peut avoir un effet mesurable sur la valeur adaptative des individus sont rares, voire inexistantes avant les années 2000. Ceci du fait, peut-être, d'un a priori les considérant comme moins importants que les coûts écologiques (e.g. Dukas et Duan 2000).

Des travaux portant sur la drosophile *Drosophila melanogaster* s'attaquent à la problématique du coût constitutif de l'apprentissage. Mery et Kawecki (2003) ont ainsi montré l'existence d'un compromis évolutif²² entre l'aptitude à apprendre et la compétitivité au stade larvaire. Mises en situation de compétition pour la nourriture avec les larves d'une lignée de référence, les larves issues de la lignée non soumise à sélection sont plus nombreuses à atteindre le stade adulte que les larves référence, alors que les larves issues de la lignée ayant subi une sélection dans le sens d'une augmentation des capacités d'apprentissage (Mery et Kawecki 2002) ne parviennent pas à l'emporter. À l'inverse, des drosophiles ayant été sélectionnées pour leur survie et leur développement rapide sur un milieu nutritif pauvre montrent des capacités d'apprentissage diminuées, suggérant l'existence d'un compromis évolutif symétrique entre l'adaptation au stress alimentaire et l'aptitude à apprendre (Kolss et al. 2008). De la même façon, il existe une corrélation négative entre la longévité et la capacité d'apprentissage, que les drosophiles aient été sélectionnées pour l'un ou pour l'autre des traits (Burger et al. 2008). Il semble donc que, dans l'organisme, la mise en place d'un potentiel à apprendre peut se faire au détriment d'autres traits d'histoires de vie : l'énergie allouée à un budget ne peut être utilisée dans un autre contexte. L'apprentissage serait donc en partie contraint par son coût constitutif : le fait de pouvoir apprendre serait, en soi, coûteux. Cependant, un certain nombre de traits d'histoire de vie ne semblent pas être impliqués dans un compromis évolutif avec l'apprentissage chez *D. melanogaster* : l'immunité (Kolss et Kawecki 2006), la fécondité, le taux de survie de l'œuf à l'âge adulte, la vitesse de développement, la masse corporelle à l'âge adulte et la résistance à la dessiccation (Burger et al. 2008).

La question du coût global de l'apprentissage a aussi fait l'objet d'une étude chez la Piéride de la rave (*Pieris rapae*, Snell-Rood et al. 2011). Chez ce papillon, les individus issus de familles dont le développement des ovaires à l'émergence (estimé d'après le nombre d'œufs

²² Trade-off

matures et la taille des oocytes) est moindre améliorent leur recherche d'hôtes rares (de couleur rouge), d'un jour sur l'autre, de façon plus marquée que les individus issus de familles émergeant avec des ovaires plus développés. À l'inverse, les individus dont le développement ovarien a été expérimentalement avancé montrent une aptitude moindre à améliorer leur recherche d'hôtes sur le long terme. Ces résultats appuient l'idée d'un compromis évolutif entre la précocité de la reproduction et les capacités d'apprentissage.

Le coût global de l'apprentissage peut s'expliquer par un investissement accru dans le développement de structures nécessaires à l'apprentissage, notamment le tissu neuronal au niveau du système nerveux central. Snell-Rood et al. (2009) ont testé chez *P. rapae* cette hypothèse. Les individus issus de familles plus aptes à apprendre à reconnaître les hôtes rares (de couleur rouge) présentent à l'émergence un cerveau et un corps pédonculé²³, structure du cerveau des insectes impliqué dans l'intégration de l'information et dans l'apprentissage, plus volumineux que les individus issus de famille moins aptes à apprendre. Vu que le tissu neuronal est très demandeur en énergie, la taille du cerveau pourrait représenter un coût global de l'apprentissage.

L'ensemble de ces travaux précise la notion de l'existence d'un coût global, ou coût constitutif à l'apprentissage. En ce qui concerne le coût induit, ou coût de fonctionnement, quelques études ont été menées, en particulier chez *Drosophila melanogaster*. Dans cette espèce, des individus issus de lignées n'ayant pas subi de sélection (témoins), ou au contraire ayant été sélectionnées pour une capacité d'apprentissage accrue, ont été conditionnés, d'un jour sur l'autre, à éviter l'orange face à de l'ananas, puis à éviter l'ananas face à de l'orange, ce cycle de conditionnement de 48 heures étant répété en boucle. Contrairement aux individus témoins, qui ne présentent aucun signe d'apprentissage, les individus issus de la lignée sélectionnée sont capables d'adapter leur comportement de ponte à chaque fois que le conditionnement s'inverse. Avec ce traitement, leur capacité d'apprentissage est donc fortement sollicitée. Au final, les mouches « apprenantes » vivent aussi longtemps que les mouches n'apprenant pas, mais leur productivité en termes de ponte s'infléchit de façon bien plus significative au fur et à mesure que l'expérience avance. Le mécanisme proximal expliquant cette décroissance n'est pas connu : elle pourrait être la conséquence du coût métabolique de l'acquisition, de l'intégration et du stockage de l'information. Elle pourrait aussi être due à des interférences entre ancienne et nouvelle information : la rapidité des changements de direction du conditionnement empêchant l'oubli complet de l'information qui n'a plus cours, les mouches se retrouveraient incapables de prendre une décision quant au substrat dans lequel pondre. Quoiqu'il en soit, cette étude met en lumière l'existence d'un coût à l'utilisation de ses

²³ Mushroom body

capacités d'apprentissage (Mery et Kawecki 2004). De tels coûts de fonctionnement ont aussi été mis en évidence chez la souris, chez qui l'effort d'apprentissage semble être associé à des coûts immunitaires (Barnard et al. 2006). Chez le lépidoptère *P. rapae*, la taille du cerveau augmente avec l'effort d'apprentissage (Snell-Rood et al. 2009). Au vu de la demande métabolique que représentent les cellules nerveuses (Laughlin et al. 1998), cette augmentation pourrait représenter un coût induit de l'apprentissage.

Des critiques similaires à celles évoquées pour la mesure des effets bénéfiques de l'apprentissage peuvent cependant être formulées pour les travaux tentant de mesurer les coûts physiologiques de l'apprentissage. Notamment, les mesures directes du succès reproducteur sont rares et les études concernent essentiellement des individus sélectionnés pour leurs capacités d'apprentissage augmentées. Au final, le rôle de ces coûts dans les populations naturelles demeure difficile à évaluer.

Évaluer directement les effets, positifs ou négatifs, de l'apprentissage sur la valeur adaptative des individus est un exercice délicat. Les modèles expérimentaux présentent souvent des failles, pas toujours solubles, et leur lien avec la réalité sur le terrain n'est pas évident. Au final, la littérature s'inscrivant dans ce contexte est peu fournie, même si elle commence à s'étoffer. Reste que pour comprendre dans quelles conditions l'évolution de l'apprentissage est favorisée, un autre type d'approche que la mesure directe de ses conséquences sur la valeur adaptative est possible. Comprendre la signification adaptative de l'apprentissage peut en effet aussi passer par l'examen des conditions écologiques dans lesquelles telle ou telle forme d'apprentissage (ou d'absence d'apprentissage) existe et par la confrontation des caractéristiques de l'apprentissage et de celles de l'écologie des espèces.

3. Signification adaptative de l'apprentissage

D'un point de vue théorique, il est attendu que la sélection naturelle favorise la plasticité comportementale plutôt qu'un comportement génétiquement fixé, c'est-à-dire que l'apprentissage soit sélectionné plutôt qu'une connaissance innée, quand l'environnement présente une certaine variabilité temporelle ou une hétérogénéité spatiale (Stephens 1991 1993, Papaj et Prokopy 1989, Dukas 2006). C'est l'équilibre entre la qualité de l'information récoltée et les bénéfices que l'apprentissage apporte en termes de valeur adaptative présente et future (Eliassen et al. 2007) d'une part, et les coûts qu'il représente d'autre part, qui détermine si l'individu capable d'ajuster son comportement prend l'avantage sur celui qui s'appuie sur une stratégie préétablie. Même si elle est peu coûteuse, une règle d'apprentissage ne prendra pas le pas sur une stratégie inflexible si l'information disponible est de qualité insuffisante ou si elle ne peut servir dans la prise de décision de l'animal (Eliassen et al. 2009, Stephens 2007).

Ces considérations peuvent se comprendre intuitivement. Tout d'abord, dans un environnement totalement stable ou homogène, entre et au sein des générations, l'apprentissage devrait être contre-sélectionné : dans cet environnement, les individus flexibles doivent fournir l'effort de récolter de l'information afin de produire un comportement qui maximise leur valeur adaptative, alors que les individus inflexibles produisent déjà un tel comportement (Johnston 1982, Iwasa et al. 1981). En revanche, si l'environnement est variable ou hétérogène, l'apprentissage peut permettre à l'individu d'optimiser son comportement en fonction des conditions environnementales présentes ou locales, alors que l'individu au comportement déterminé persiste dans sa stratégie, qu'elle soit optimale ou non (Stephens 2007).

L'idée selon laquelle l'apprentissage est adaptatif dans un environnement variable peut être illustrée par l'exemple de l'utilisation de signaux chimiques²⁴ chez les insectes entomophages (carnivores ou parasitoïdes). Vet et Dicke (1992) ont proposé l'hypothèse selon laquelle l'utilisation de signaux indiquant la présence des proies (ou des hôtes) devait dépendre du degré de spécialisation de l'entomophage. Par exemple, les espèces spécialistes, n'exploitant qu'un seul type de proies, ces proies ne se nourrissant elles-mêmes que sur un type de substrat, devraient essentiellement faire preuve d'une réaction innée face aux signaux chimiques émis par le système proie/substrat, car ces signaux devraient être les mêmes entre et au sein des générations d'entomophages. À l'inverse, l'apprentissage de signaux chimiques associés à un système proie/substrat devrait évoluer chez les espèces généralistes, dont les proies et/ou leur substrat de développement sont diversifiés, car d'une génération à l'autre, d'un lieu à un autre, tous les individus d'une espèce n'exploiteront pas le même système. L'examen de 140 publications sur l'utilisation des signaux chimiques chez 95 espèces d'insectes entomophages a montré qu'effectivement, la faculté d'apprendre ces signaux étaient plus courante chez les entomophages généralistes que chez les spécialistes. En revanche, au même titre que les spécialistes, les généralistes font preuve de préférences innées pour certains signaux (Steidle et van Loon 2003). Par exemple, chez les *Trichogrammes*, classés parmi les parasitoïdes généralistes, l'antiaphrodisiaque sécrété par les papillons femelles accouplées attire de façon innée *Trichogramma brassicae* sur le dos du papillon et l'accompagne ainsi jusqu'à son site de ponte, où il parasitera ses œufs. Chez *T. evanescens*, ce comportement de « papillon-stoppeur » face à l'antiaphrodisiaque ne se produit qu'après un épisode d'apprentissage (Huigens et al. 2009). Le critère de la diversité des proies ou hôtes exploités par l'entomophage, s'il semble jouer un rôle dans l'évolution de l'apprentissage, n'est finalement pas un critère toujours déterminant. L'étude des trois espèces de parasitoïdes généralistes *Cotesia marginiventris*,

²⁴ Infochemicals

Campoletis sonorensis et *Microplitis rufiventris*, a montré que chacune de ces espèces avait un comportement spécifique après un épisode de conditionnement. La première apprend, la seconde accroît sa préférence innée et la troisième ne modifie pas son comportement (Tamò et al. 2006).

Il faut cependant noter que l'assertion selon laquelle l'apprentissage évolue dans un environnement variable ou hétérogène a ses limites : si l'environnement varie au point de devenir totalement imprédictible, l'apprentissage ne peut constituer un avantage, car l'acquisition d'une information suffisamment précise, préalable à la production d'un comportement pertinent, devient problématique (Eliassen et al. 2009, Stephens 2007, Iwasa et al. 1981).

Cotesia glomerata et *C. rubecula* sont deux parasitoïdes qui coexistent aux Pays-Bas. Alors que *C. rubecula* ne dépose qu'un œuf dans chacun de ses hôtes (exclusivement des chenilles de *P. rapae*), *C. glomerata*, qui parasite préférentiellement les chenilles de *P. brassicae*, peut en déposer jusqu'à 30 dans un seul hôte. Par ailleurs, les chenilles de *P. brassicae* proviennent de pontes agrégées déposées sur des massifs d'une plante donnée, alors que *P. rapae* pond ses œufs un par un et les disperse sur des plantes hôtes isolées. Les femelles naïves des deux espèces de parasitoïdes ont une préférence innée pour l'odeur du chou de Bruxelles face à celle de la grande Capucine. Après avoir parasité des chenilles se nourrissant de Capucine, les *C. glomerata* retournent cet ordre de préférence jusqu'à une durée de 4 jours, ce qui ne se produit pas chez *C. rubecula* (Geervliet et al. 1998). Cependant, une trace mnésique est formée chez les deux espèces : une grande Capucine infestée et présentée seule possède un effet attracteur sur les femelles ayant parasité une seule chenille nourrie sur Capucine. Cet effet est d'une durée supérieure à 5 jours chez *C. glomerata*, mais s'écroule au-delà de 24h chez *C. rubecula* (Bleeker et al. 2006). Ces différences s'expliqueraient par le fait que, pour *C. glomerata*, trouver une chenille indique la proximité d'autres chenilles se nourrissant du même substrat : retenir que la présence de la plante hôte est associée à celle de la chenille devrait lui permettre de localiser plus rapidement ses futures proies. Pour *C. rubecula*, rencontrer une fois un couple chenille/plante ne présage en rien la fréquence d'apparition de cette association dans l'environnement. Rencontrer l'association de manière récurrente peut en revanche être le signe d'une tendance dans l'environnement : l'information peut alors être retenue sur le long terme (Smid et al. 2007). La comparaison des parasitoïdes *Lariophagus distinguendus* et *Nasonia vitripennis* conduit à des conclusions similaires (Collatz et al. 2006, Schurmann et al. 2009). L'évolution de l'apprentissage n'est donc plus favorisée si l'environnement devient trop variable, les informations récoltées manquant alors de fiabilité.

Cette idée se généralise au fait que l'apprentissage doit permettre l'acquisition d'une information de qualité dans le milieu dans lequel l'espèce a évolué. En d'autres termes, l'information récoltée doit pouvoir permettre à l'individu d'ajuster son comportement de manière à maximiser sa valeur adaptative ; l'information qu'il récolte doit donc être fiable mais aussi pertinente (Dall et al. 2005, Stephens 2007). Les larves de drosophile, par exemple, sont incapables d'apprendre à associer une odeur à des conditions thermiques optimales, alors qu'elles sont tout à fait capables d'apprendre à associer une odeur à la présence de nourriture ou de prédateurs (Dukas 1999b). De la même façon, alors que les chauve-souris frugivores *Brachyphylla cavernarum* et *Artibeus jamaicensis* et la chauve-souris insectivore *Eptesicus fuscus* sont capables d'apprentissage aversif envers un goût associé à un désordre gastro-intestinal, la chauve-souris vampire, *Desmodus rotundus*, qui se nourrit exclusivement de sang, un aliment ayant peu de chance d'être toxique, en est incapable (Ratcliffe et al. 2003).

D'une manière générale, la nature des informations qu'un animal peut apprendre devrait correspondre à ses spécificités comportementales. Pouvoir apprendre à reconnaître des lieux semble ainsi être crucial chez les parasitoïdes qui construisent des nids pour abriter le développement de leurs larves (Dukas 1998). De même, ce type de faculté doit se rencontrer chez les oiseaux dont la survie au cours de l'hiver dépend de leur faculté à retrouver leurs sites de stockage de nourriture. De fait, il existe une corrélation entre la taille de l'hippocampe, les capacités de mémorisation spatiale et la tendance à cacher la nourriture chez les oiseaux passeriformes (Shettleworth 2003). Cette relation a même été retrouvée au sein d'une espèce, la mésange à tête noire *Poecile atricapilla*, dans une comparaison entre individus de l'Alaska, fortement dépendants de leurs réserves, et individus du Colorado, et alors que les individus des deux espèces font preuve de performances similaires dans une tâche ne mettant pas en jeu leurs capacités de mémorisation spatiale (Pravosudov et Clayton 2002).

Récolter une information de qualité permet en fin de compte aux individus de valoriser l'investissement réalisé dans l'apprentissage en ayant la possibilité de réutiliser ultérieurement l'information récoltée (Eliassen et al. 2007). Mais la réutilisation de l'information récoltée peut être compromise si les occasions de le faire ne se présentent pas (Eliassen et al. 2007, Dall et Johnstone 2002). Roitberg et al. (1993) ont ainsi proposé que la fréquence des décisions qu'un animal doit prendre dans un contexte donné serait à prendre en considération : un animal prenant trop peu de décisions dans un type d'activité au cours de sa vie ne pourrait pas réutiliser l'information récoltée. De la même façon, il est attendu que l'apprentissage perde de ses bénéfices quand l'espérance de vie se réduit (Eliassen et al. 2007).

C'est ce qui se produit dans les situations où le risque de mortalité est très élevé, où des réactions innées devraient évoluer plutôt que des comportements acquis. Reconnaître un

prédateur ou un aliment hautement toxique en l'absence de rencontre préalable peut constituer un avantage adaptatif considérable, à l'exemple de la poule qui reconnaît à la première rencontre la coloration et les dessins du serpent corail (Schuler et Hesse 1985). Les parasitoïdes d'insectes mineurs de plantes, *Cotesia flavipes*, prennent un risque considérable quand ils attaquent un hôte : leur taux de mortalité atteint les 30 à 40% à chaque attaque, ne laissant à une femelle, au maximum, guère plus de 3 ou 4 occasions de pondre dans sa vie. Ces insectes apparaissent incapables d'apprendre des signaux olfactifs associés au micro-habitat de leur hôte : leur écologie ne leur permettrait pas de réutiliser l'information glanée, le nombre de fois où ils auront à trouver une larve à parasiter étant très réduit (Potting et al. 1997a). L'absence d'investissement dans l'apprentissage en raison de l'imminence de la fin de vie pourrait aussi expliquer la diminution des performances d'approvisionnement des ouvrières sénescentes chez l'abeille (Dukas 2008b).

La manipulation de cette hypothèse du besoin de réutilisation de l'information apprise doit cependant être faite avec précaution. On pourrait ainsi croire que les insectes, avec leur durée de vie plutôt courte, ne devraient pas apprendre. Or, les exemples d'insectes capables d'apprentissage sont loin d'être des cas isolés (Menzel et Müller 1996, Steidle et van Loon 2003, Dukas 2008a). Typiquement, selon cette hypothèse, les femelles drosophiles, qui ne copulent qu'une ou deux fois dans leur vie, ne devraient pas apprendre dans le contexte de la sélection de partenaire. Or, les femelles non-réceptives (femelles immatures ou déjà accouplées) sont activement courtisées par les mâles : elles peuvent, à cette occasion, collecter des informations (Dukas 2006). Les femelles qui ont été courtisées par des mâles de petite taille alors qu'elles étaient immatures, acceptent ainsi plus facilement de s'accoupler avec un petit mâle (Dukas 2005).

En résumé, l'apprentissage devrait évoluer dans des conditions écologiques où l'animal peut acquérir une information de qualité, utile et utilisable par la suite, et que les bénéfices de cette acquisition en termes de valeur adaptative soient supérieurs aux coûts associés. Les performances qui résultent de ce rapport coûts/bénéfices doivent enfin être meilleures que celles résultant de l'application d'une règle déterminée génétiquement. Le lien de ces conclusions théoriques avec les conditions réelles n'est pas toujours évident, bien que certains points commencent à s'éclaircir. Par ailleurs, dans la littérature, l'accent a souvent été mis sur l'opposition entre inné et appris. Cette dichotomie n'est pourtant pas si tranchée : si les animaux peu enclins à l'apprentissage se reposent généralement sur une connaissance innée, l'inverse ne s'applique pas vraiment. Les insectes entomophages généralistes, s'ils sont capables d'apprentissage, font tout de même preuve de réactions innées face à certains stimulus, contrairement aux prédictions de Vet et Dicke (1992) (Steidle et van Loon 2003). Par

ailleurs, il peut y avoir évolution d'un biais comportemental inné permettant d'optimiser le comportement des individus naïfs dans un milieu donné (Raine et Chittka 2007b), biais que l'apprentissage pourra éventuellement modifier (Ings et al. 2009, Hoedjes et al. 2011). La persistance d'environnements à faible fréquence d'apparition en parallèle de l'existence d'un milieu commun stable favorisant l'évolution d'une connaissance innée pourrait ainsi être un moteur du maintien des capacités d'apprentissage de certaines espèces (Snell-Rood et Papaj 2009, voir Paragraphe II.D.2.b).

L'étude de la question de l'apprentissage sous-entend que l'information est conservée. Ce point constitue le dernier des thèmes autour desquels j'ai construit cet aperçu de la littérature.

III. Conserver l'information : la mémoire

L'apprentissage concerne le transfert de l'information perçue sur un support permettant son utilisation ultérieure. Le terme de mémoire désigne ce support. La séparation de l'étude de l'apprentissage et de la mémoire est donc quelque peu arbitraire, chacun de ces phénomènes n'allant pas sans l'autre (e.g. Dunlap et Stephens 2012). Cette séparation est en réalité un héritage de la psychologie, où des littératures distinctes se sont développées (Shettleworth 2010). Alors que les études sur l'apprentissage se concentrent sur la nature de l'information apprise, les conditions dans lesquelles elle est apprise et la manière de l'utiliser, les travaux sur la mémoire étudient comment l'information est encodée, conservée puis récupérée.

Parmi les questions centrales dans l'étude de la mémoire, celle de la durée de la rétention de l'information a fait l'objet d'une attention particulière en biologie évolutive ; c'est autour de cette problématique que cette dernière partie est articulée. Dans un premier paragraphe, je présente les facteurs environnementaux pointés comme acteurs potentiels dans l'évolution de la durée de la mémoire par la théorie, via l'exemple de quelques modèles (Paragraphe III.A.1). Les prédictions formulées à partir de ces modèles trouvent par ailleurs un certain écho auprès de résultats expérimentaux (Paragraphe III.A.2).

Cependant, ces modèles ignorent complètement la structure de la mémoire telle que la biologie moléculaire et cellulaire permet de la décrire, à savoir comme une architecture dynamique et modulaire, dont j'explique les détails au paragraphe III.B. La compréhension de la dimension adaptative de cette organisation de la mémoire, au travers d'études comparatives, en est encore à ses débuts : les principaux résultats obtenus jusqu'à présent sont synthétisés dans le dernier paragraphe (Paragraphe III.C).

A. Durée de la mémoire : quand est-il optimal d'oublier ?

1. Modèles et prédictions

Y a-t-il un moment où oublier une information devient plus intéressant, évolutivement parlant, que de la retenir, ou le fait d'oublier n'est-il que le signe de la faillibilité de la mémoire ? Divers modèles ont été développés pour répondre à cette question.

Dans ces travaux, le processus de mémorisation a été modélisé en considérant que l'animal réalise une moyenne des valeurs qu'il a échantillonnées au cours de sa vie. Pour cela, les auteurs ont fait usage soit d'une fenêtre mémoire, soit d'outils mathématiques leur permettant de moduler le poids accordé aux valeurs échantillonnées par l'individu, en fonction de leur ancienneté. Dans le premier cas, seules les expériences les plus récentes sont considérées, celles ayant passé une limite d'âge étant totalement négligées (Cowie et Krebs 1979). Le second cas est typiquement illustré par l'usage d'un opérateur linéaire (e.g. McNamara et Houston 1987 ; Paragraphe I.C.3 pour une description).

L'étude de la durée de la mémoire dans une optique évolutive a essentiellement consisté à examiner l'effet de l'incertitude environnementale, c'est-à-dire la difficulté de l'individu à percevoir l'état du monde, sur la qualité de l'estimation qu'il forme et par suite sur sa valeur adaptative (Dukas 1998, Shettleworth 1998, Stephens 2007). L'incertitude environnementale dépend notamment de la variabilité temporelle, de l'hétérogénéité spatiale et de la qualité des observations présentes de l'individu. McNamara et Houston (1985), tout d'abord, mettent en évidence le fait que le poids à donner aux événements les plus anciens doit dépendre de la vitesse d'évolution de l'environnement. Plus les changements environnementaux sont lents, plus le poids accordé aux expériences passées devrait être grand. McNamara et Houston (1987) affinent cette conclusion. En premier lieu, plus l'estimation formée à partir des expériences passées est incertaine, c'est-à-dire associée à une grande erreur moyenne, plus l'observation présente que l'animal fait de la valeur du paramètre prend de poids. Cependant, cette observation est elle aussi incertaine : l'animal commet une erreur moyenne quand il la réalise. Plus l'incertitude autour de l'observation présente est grande, autrement dit moins l'observation est fiable, moins elle devrait avoir de poids dans le calcul de l'estimation du paramètre. Si l'environnement est stable, une suite d'observations permettra de faire converger l'estimation du paramètre vers sa vraie valeur. Mais si la vraie valeur du paramètre évolue au cours du temps, ces conclusions sont modifiées. C'est l'équilibre entre la vitesse de changement du paramètre et la fiabilité des observations qui détermine la durée

optimale de la mémoire. Plus le paramètre varie rapidement et plus les observations sont fiables, plus la mémoire optimale est courte.

D'autres auteurs (Mangel 1990, Hirvonen et al. 1999, Kerr et Feldman 2003, Eliassen et al. 2009, Dunlap et al. 2009, Dunlap et Stephens 2012), utilisant des approches variées et se plaçant dans divers contextes, trouvent des résultats qui rejoignent ceux de McNamara et Houston (1987). Hirvonen et al. (1999), par exemple, se placent dans le paradigme du choix optimal de proies²⁵ : un prédateur exploite des parcelles où il rencontre des proies « riches » et des proies « pauvres », les riches étant plus profitables que les pauvres. Sous l'hypothèse d'omniscience, le prédateur doit toujours attaquer une proie riche quand il en rencontre une. Il ne doit attaquer une proie pauvre que si le taux de rencontre avec les proies riches, noté π , est en-dessous d'un seuil donné (Stephens et Krebs 1986, Crawley et Krebs 1992). Dans le modèle d'Hirvonen et al. (1999), le prédateur ne connaît pas π , mais il peut l'estimer à partir de l'ensemble des proies qu'il a rencontrées jusque-là. Le poids accordé à une rencontre donnée dans le calcul de cette estimation est dévalué de façon exponentielle au fur et à mesure

Figure 14 : (a, b) estimation de π formée par le prédateur modélisé, et (c) taux d'erreur, en fonction du taux de dévaluation. π est stable au cours du temps. Mémoire longue : taux de dévaluation faible. Mémoire courte : taux de dévaluation fort. (Hirvonen et al. 1999).

²⁵ Optimal prey choice

que le temps passe ; plus la dévaluation est lente, plus la mémoire est longue. L'animal appuie sa décision (i.e. attaquer ou ne pas attaquer les proies pauvres) sur l'estimation de π qu'il a formée. Les auteurs montrent que dans un environnement où π , la proportion de proies riches, est stable, les prédateurs avec une mémoire longue estiment mieux π que les prédateurs avec un mémoire plus courte : les fluctuations de l'estimation autour de π sont plus faibles et l'intervalle de confiance à 95% moins large (Figure 14.a, b). Parallèlement, leur taux d'erreur (proportion d'estimations différant de π de plus de 10%) diminue au fur et à mesure des rencontres de proies, contrairement à celui des prédateurs avec une mémoire courte, pour qui il reste haut (Figure 14.c). Dans un environnement variable, modélisé par la rencontre de parcelles avec différentes proportions de proies riches, les prédateurs avec une mémoire courte estiment mieux π , même si leur taux d'erreur est élevé. Les prédateurs avec une mémoire longue s'approchent, eux, plus lentement de la nouvelle valeur de π . Leur taux d'erreur reste élevé en raison du poids accordé aux rencontres sur les parcelles précédentes. La qualité de l'estimation de π n'est cependant pas le seul facteur à prendre en considération pour évaluer l'impact de ces différentes durées de mémoire sur la valeur adaptative des individus : en effet, quand la vraie valeur de π est suffisamment loin de la valeur critique en-dessous de laquelle le prédateur optimal choisit d'attaquer les deux types de proies, une estimation même grossière de π peut conduire à un comportement optimal.

Eliassen et al. (2009) s'intéressent au cas de l'exploitation d'une ressource agrégée subissant simultanément trois types de fluctuations, ce qui permet de considérer leurs interactions. La première est une variabilité temporelle, liée à l'évolution de la richesse moyenne de l'environnement au cours du temps. La seconde correspond à une hétérogénéité spatiale, liée au fait que toutes les parcelles ne présentent pas la même richesse. La dernière représente une composante stochastique, liée à la nature des proies, qui peuvent être petites et nombreuses (stochasticité faible) ou grandes et peu nombreuses (stochasticité forte). Globalement, les changements temporels rapides sélectionnent des mémoires courtes, les visites récentes étant plus informatives sur la richesse de l'environnement que les visites anciennes. L'hétérogénéité spatiale masque cette corrélation temporelle : une mémoire plus longue est alors favorisée. De la même façon, la stochasticité élevée favorise les mémoires de grande durée.

Dunlap et al. (2009) laissent la possibilité à l'individu de développer une mémoire plus ou moins longue en fonction de son âge et de l'état de ses réserves nutritionnelles. Par exemple, un individu avec un niveau de réserves nutritionnelles faible et qui doit supporter un coût énergétique élevé pour son métabolisme développe une grande mémoire. Par ailleurs, la

taille optimale de la fenêtre mémoire n'est pas fixe au cours de la vie. Notamment, si l'avantage adaptatif associé à une augmentation des réserves nutritionnelles est plus grand quand le niveau de ces réserves est faible que quand il est élevé, alors la durée optimale de la mémoire décroît avec l'âge : la diminution de la durée de rétention de l'information en fin de vie pourrait donc ne pas être que la simple marque de la sénescence.

L'ensemble des travaux théoriques qui ont étudié la durée optimale de la mémoire se rejoignent sur la même idée : l'information doit être conservée tant qu'elle est suffisamment fiable et utile, ce qui se mesure par l'avantage qu'elle apporte en termes de valeur adaptative. Ils corroborent de fait les conclusions des travaux théoriques sur l'apprentissage, qui prédisent que l'information ne doit être récoltée et utilisée que si elle est suffisamment fiable et utile (Paragraphes I.C.3 et II.D.3). Les variations environnementales, qu'elles soient liées à un changement global dans l'environnement, à une particularité de la distribution spatiale ou à des fluctuations stochastiques, influent sur la fiabilité des informations conservées. Plus les variations environnementales sont rapides, plus la fiabilité des informations se dégrade rapidement avec leur ancienneté, la mémoire sélectionnée sera donc courte. Par ailleurs, l'animal doit être capable de différencier les fluctuations stochastiques locales des variations qui correspondent à des tendances générales : si les fluctuations stochastiques sont fortes, plus de poids doit être accordé aux informations passées. La taille optimale de la mémoire est donc influencée par l'importance relative de la vitesse de péremption des informations passées et de la fiabilité des informations présentes, c'est-à-dire l'importance relative de la vitesse des changements généraux de l'environnement et de l'incertitude qui existe autour d'une observation (Stephens 2007). Parallèlement, les détails du contexte écologique (état interne de l'animal, domaine d'application d'une stratégie optimale) conditionnent, via le coût des erreurs, l'avantage que l'utilisation de l'information passée va procurer en termes de succès reproducteur (Mangel 1990) : l'utilisation d'une information imprécise ne se traduit pas forcément par une prise de décision inadaptée (e.g. Hirvonen et al. 1999), et elle peut avoir des conséquences cruciales pour un animal à un moment de son existence, et beaucoup moins à un autre (Dunlap et al. 2009).

2. *Tests des modèles*

Les prédictions de ces modèles peuvent être croisées avec ceux de travaux expérimentaux. Cuthill et al. (1990) ont ainsi testé l'influence des temps de voyage entre parcelles de nourriture chez des moineaux, en combinant des temps de voyage courts et longs. Leurs résultats sont compatibles avec une utilisation de l'information passée fortement

pondérée en faveur des évènements les plus récents. Une étude ultérieure montrera qu'il existe aussi une influence des évènements plus anciens, et donc une composante à long terme de la mémoire (Cuthill et al. 1994).

Devenport et leurs collègues (Devenport et Devenport 1993, Devenport et Devenport 1994, Devenport et al. 1997, Devenport 1998, Devenport et al. 2005) ont testé si les animaux pouvaient produire des comportements compatibles avec une pondération de l'information en faveur des évènements les plus récents. Selon cette hypothèse, à mesure que le temps passe et en l'absence de nouvelles observations, l'estimation, formée par un individu, de la valeur d'un paramètre variable évolue d'une valeur proche de la dernière observation à une valeur proche de la valeur moyenne observée du paramètre. Dans le contexte de l'exploitation de parcelles délivrant de la nourriture par intermittence, cela se traduirait par un animal préférant retourner à la dernière parcelle qui donnait de la nourriture, si son activité d'exploitation a été interrompue pendant peu de temps, et préférant retourner à la parcelle qui donne le plus souvent de la nourriture, s'il a été interrompu pendant un temps plus long. En pratique, l'expérience est la suivante (e.g. Devenport et Devenport 1994) : un animal a accès à deux sites, dont l'un délivre de la nourriture, le site riche, l'autre non, le site pauvre (première phase). L'animal expérimente cette configuration pendant un temps donné puis les rôles des sites sont échangés : le site riche devient pauvre et réciproquement, pendant la même durée (seconde phase). Le choix de l'animal est ensuite examiné soit immédiatement après la seconde phase, soit 24h après. La pondération de l'information prévoit que l'animal choisira le site riche à la seconde phase s'il est testé tout de suite à la fin de la seconde phase, mais qu'il choisira indifféremment l'un des deux sites s'il est testé 24h après. Or, un tel résultat peut être interprété comme un simple oubli : l'animal ne se rappelle pas quel était le site le plus riche. Dans une seconde expérience, l'animal a accès à trois sites : l'un est riche les deux tiers du temps, le deuxième un tiers du temps et le dernier jamais. Si l'animal oublie simplement quel était le dernier site riche, alors il devrait choisir indifféremment l'un des trois sites après un long temps de latence. Mais, s'il appuie sa décision sur la moyenne de ses observations passées, alors le site riche pendant les deux tiers du temps devrait être celui qui est choisi en premier. Des comportements cohérents avec ces prédictions ont pu être observés chez les chiens (*Canis familiaris*, Devenport et Devenport 1993), les écureuils terrestres dorés (*Spermophilus lateralis*) et les tamias mineurs (*Tamias minimus*, Devenport et Devenport 1994), les pigeons (*Columba livia*, Mazur 1996), les rats (*Rattus norvegicus*, Devenport et al. 1997, Devenport 1998) et les chevaux (Devenport et al. 2005).

La pondération de l'information en fonction de son ancienneté pourrait aussi expliquer les phénomènes de récupération spontanée : dans le cadre du conditionnement, un animal qui apprend une association, puis est soumis à une situation où cette association a disparu, n'exprime plus, dans un premier temps, la réponse conditionnée. Mais s'il est à nouveau testé après un laps de temps suffisamment long, cette réponse peut réapparaître : l'animal se fierait alors à la moyenne de sa connaissance sur le long terme, selon laquelle l'association existe par intermittence (Rescorla 2004).

Le comportement d'exploitation de parcelles d'hôtes de guêpes parasitoïdes (*Lysiphlebus testaceipes*, Tentelier et al. 2009) apparaît cependant être compatible avec une pondération de l'information en faveur des événements les plus anciens, les événements les plus récents étant ignorés. De la même façon, une expérience menée sur des geais bleus (*Cyanocitta cristata*, Dunlap et Stephens 2012) semble indiquer que la pondération de l'information suivant son ancienneté pourrait correspondre à un schéma plus complexe qu'une dévaluation continue au cours du temps, schéma dépendant par ailleurs du degré de variabilité de l'environnement. Les oiseaux ayant exploité un environnement variable paraissent ainsi donner un poids plus important à leur expérience relativement plus ancienne qu'à leur expérience la plus récente. Ces mêmes oiseaux, s'ils ont exploité un environnement plus stable, semblent prendre en compte l'information sur de plus longues périodes de temps.

L'effet de l'incertitude environnementale, liée à la variabilité spatiale et temporelle et à la fiabilité des observations présentes, et celui du risque associé à l'utilisation d'une information erronée, ont été examinés à l'échelle des populations comme à celle des individus. Ainsi, les têtards (*Rana sylvatica*) sont capables d'adapter la durée de leur mémoire suivant le contexte de prédation : plus le risque est grand, plus l'information associée à la présence du prédateur est retenue longtemps. Moins cette information est fiable, moins elle est conservée dans la durée (Ferrari et al. 2010). Brown et al. (2011) montrent quant à eux que la durée de la mémoire des truites arc-en-ciel juvéniles (*Oncorhynchus mykiss*) dépend de leur taux de croissance au moment de l'apprentissage : les truites retiennent l'information associée au risque de prédation plus longtemps quand elles grandissent lentement que quand elles grandissent vite. Ce résultat serait lié au fait que les truites avec un fort taux de croissance devraient atteindre plus vite une taille leur permettant d'échapper au prédateur. Plusieurs études ont aussi montré un lien entre la qualité de la mémoire et les besoins métaboliques des individus. Par exemple, les mésanges de Gambel (*Poecile gambeli*) font preuve d'une plus grande faculté à retrouver la nourriture qu'elles ont caché après avoir été soumises à 60 jours d'un approvisionnement limité et fluctuant en nourriture, comparé à des individus ayant été nourris ad libitum. Elles montrent aussi de meilleures performances dans une épreuve d'apprentissage

associatif faisant appel à leur mémoire spatiale. Toutefois, si les cachettes sont signalées de façon évidente par une marque de couleur, les oiseaux font preuve de performances équivalentes. Les oiseaux en situation d'incertitude alimentaire, chez qui la capacité de retrouver les cachettes de nourriture est plus cruciale, ont donc développé une mémoire spatiale plus performante que les oiseaux nourris à volonté (Pravosudov et Clayton 2001). Concernant l'effet du milieu de vie de la population, Brydges et al. (2008), qui comparent la mémoire d'épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) de rivières, milieux instables, et d'étangs, milieux stables, trouvent que les épinoches de rivière, contrairement à leurs prédictions, possèdent une mémoire plus longue que les individus des étangs. La stabilité de l'environnement ne semble donc pas, ici, être le facteur prépondérant dans la sélection de la durée de la mémoire.

Travaux théoriques et expérimentaux délivrent donc des messages globalement cohérents : les animaux se comportent d'une manière compatible avec une pondération de l'information suivant son ancienneté et la variabilité, l'hétérogénéité et l'incertitude environnementales semblent jouer un rôle dans cette pondération. Tous ces travaux considèrent cependant la mémoire comme un processus continu, en un seul bloc. Or, l'étude des mécanismes sous-jacents montre que, chez toutes les espèces examinées, il existe en réalité non pas une, mais plusieurs mémoires. La mémoire est en effet subdivisée en différentes phases, chacune ayant ses propres caractéristiques.

B. Structure et fonctionnement de la mémoire

L'étude des mécanismes cellulaires et moléculaires sur lesquels s'appuie le processus de rétention de l'information chez différents organismes modèles, a révélé des principes communs d'organisation. Le rat (Rosenzweig et al. 1993), l'aplysie (Botzer et al. 1998, Müller et Carew 1998), l'abeille (Menzel 2001), la drosophile (Dubnau et Tully 1998, Margulies et al. 2005), le nématode *Caenorhabditis elegans* (Amano et Maruyama 2011), le poulet (Rose 1991), pour ne citer qu'eux, présentent une mémoire organisée en différents modules, associés à des fonctions, des structures neurologiques et des processus physiologiques distincts (e.g. Squire et al. 2004).

Cette idée d'une organisation modulaire de la mémoire est venue en partie de l'étude descriptive de la rétention de l'information au cours du temps : la dissection de la mémoire grâce à l'utilisation de traitements amnésiants a permis de mettre en évidence l'existence de phases successives.

1. Les différentes phases de la mémoire : l'exemple de l'abeille

Chez l'abeille, au moins cinq phases de mémoire ont été décrites (Menzel 1999, Menzel 2001, Stough et al. 2006, Giurfa et Sandoz 2012, Figure 15). L'apport des protocoles de conditionnement, notamment le conditionnement de l'extension réflexe du proboscis (Paragraphe II), prend une place prépondérante dans cette mise en évidence. C'est en effet en manipulant le nombre de conditionnements, leur espacement dans le temps, en injectant divers composés pharmacologiques aux animaux à différents instants du protocole, et en les soumettant à différents stress ou évènements perturbateurs que les propriétés des phases de mémoire ont pu, de proche en proche, être identifiées.

Tout d'abord, les abeilles soumises à un évènement de conditionnement unique font preuve d'une courbe de performance bi-phasique. Dans un premier temps (de l'ordre de une à deux minutes), le CS provoque une forte réponse conditionnée. Puis, cette réponse décroît aux alentours de trois minutes, ré-atteint ensuite un niveau élevé pour finalement s'écraser de façon définitive après 24h (Figure 16). Ce schéma est expliqué par l'existence d'une mémoire à

Figure 15 : succession des phases de mémoire chez l'abeille, en fonction du type de conditionnement (simple ou multiple). D'après Menzel et al. (2001), Menzel (2001) et Schwärzel et Müller (2006). « m » et « s » pour « multiple » et « single »,

court terme précoce²⁶, où la réponse conditionnée s'exprime surtout par l'effet sensibilisant de l'exposition à l'US. C'est une phase où l'information retenue est imprécise et en particulier n'est pas spécifique à l'association CS/US. Cette mémoire à court terme est par ailleurs sensible aux traitements amnésiants comme la congélation ou les chocs électriques. Elle est suivie par la consolidation d'une mémoire à moyen terme²⁷, où l'expression de la réponse conditionnée correspond à un véritable apprentissage de l'association entre CS et US. Cette phase de la mémoire est insensible à l'amnésie rétrograde provoquée par l'injection de composés pharmacologiques, comme l'actinomycine et l'anisomycine (inhibiteurs de la synthèse protéique au niveau, respectivement, de la transcription de l'ADN et de la traduction de l'ARNm). Elle est par ailleurs résistante aux événements de conditionnement apportant des informations contradictoires (Menzel 1979, Gerber et al. 1998). Elle est caractérisée par une activité élevée de la protéine kinase A dépendante de l'AMP cylique (Müller 2000, Figure 15).

La dynamique de la mémoire qui fait suite à une série d'évènements de conditionnement est différente (Menzel 2001). Par exemple, la courbe de performance d'abeilles entraînées avec trois évènements de conditionnement séparés de 10 minutes ne présente pas le creux aux alentours de 3 minutes (Figure 16) : ce type de conditionnement

Figure 16 : trace mnésique suivant un conditionnement olfactif simple (1 CT) ou multiple (3 CT) chez l'abeille. Les évènements de conditionnement sont séparés de 10 minutes lors du conditionnement multiple (Giurfa et Sandoz 2012). La succession des phases de mémoire est indiquée à l'aplomb du graphe.

²⁶ Early short-term memory

²⁷ Mid-term memory

multiple conduit à une consolidation beaucoup plus rapide de la mémoire, qui passe par la formation d'une mémoire à court terme tardive²⁸, indissociable de la mémoire à court terme précoce. Par ailleurs la rétention de l'information sur le long terme est largement améliorée, la réponse conditionnée pouvant être retrouvée plusieurs jours voire plusieurs semaines plus tard. La multiplication des événements de conditionnement est associée à une activité plus élevée et plus durable de la protéine kinase A que dans le cas d'un événement de conditionnement simple. Cette activité plus marquée semble être nécessaire et suffisante pour la mise en place de la mémoire à long terme²⁹ qui fait suite au conditionnement multiple. En effet, la réduction de cette activité pendant la mémoire à court terme tardive empêche la formation de la mémoire à long terme. Réciproquement, son augmentation artificielle après un événement de conditionnement simple permet la consolidation de la mémoire à long terme (Müller 2000). La mémoire à moyen terme qui se forme après un conditionnement multiple est accompagnée d'une vague d'activité de la protéine kinase C, ce qui ne se produit pas après un conditionnement simple (Grünbaum et Müller 1998, Figure 15). L'inhibition de l'activité de cette kinase, via l'inhibition de protéases, gêne la rétention de l'information durant la mémoire

Figure 17 : phases de la mémoire chez la drosophile (Margulies et al. 2005). STM : short-term memory, mémoire à court terme, MTM : mid-term memory, mémoire à moyen terme, ARM : anesthesia-resistant memory, mémoire résistante à l'anesthésie, LTM : long-term memory, mémoire à long terme. Observée : courbe de rétention de l'information globale.

à moyen terme, sans pour autant empêcher la consolidation de la mémoire à long terme : ces

²⁸ Late short-term memory

²⁹ Long-term memory

deux phases de mémoire, qui se succèdent dans le temps, se développent donc de manière parallèle, indépendante l'une de l'autre (Figure 15).

L'étude de la mémoire au-delà de 24h a été problématique pendant de nombreuses années. En effet, la rétention de l'information sur des durées supérieures à 24h était censée refléter la formation d'une mémoire dépendante de la synthèse protéique. Or, chez l'abeille, les inhibiteurs de la synthèse protéique étaient, dans les premiers protocoles, sans effet à 24h sur la mémoire (Menzel et al. 1993, Wittstock et al. 1993, Wittstock et Menzel 1994). Le test de la rétention de l'information sur des périodes plus longues a pu mettre en évidence que leur effet se faisait sentir sur des durées supérieures à deux jours (Grünbaum et Müller 1998, Wüstenberg et al. 1998). Deux phases de mémoire à long terme peuvent donc être différenciées : une mémoire à long terme précoce³⁰, indépendante de la synthèse protéique et une mémoire à long terme tardive³¹, dépendante de la synthèse protéique (Figure 15). Des travaux ultérieurs semblent indiquer qu'en réalité, la mémoire à long terme précoce repose en partie sur la synthèse de protéines à partir d'ARN messagers préexistants (Schwärzel et Müller 2006). La mémoire à long terme précoce serait donc indépendante de la transcription mais dépendante de la traduction, contrairement à la mémoire à long terme tardive, dépendante de la traduction et de la transcription, c'est-à-dire de la synthèse de protéines à partir de nouveaux transcrits.

Cette dynamique de la mémoire est influencée par la distribution dans le temps des évènements de conditionnement (Menzel et al. 2001). En effet, si les évènements de conditionnement sont rapprochés dans le temps (on parle d'entraînement en masse³²), l'acquisition comme la rétention de l'information sont affectées : par rapport à un entraînement espacé³³, la performance à l'acquisition est plus faible, et la rétention sur le long terme atteint un niveau plus bas. Par ailleurs, suite à un entraînement espacé, et contrairement à un entraînement en masse, un effet des inhibiteurs protéiques est détectable à 24h alors qu'il est similaire pour les deux types d'entraînement pour les durées plus longues que deux jours. Au final, la rétention de l'information suite à un entraînement espacé, par rapport à un entraînement en masse, semble reposer plus fortement sur une mémoire dépendante de la synthèse protéique (Figure 15).

Les grandes lignes du schéma trouvé chez l'abeille se retrouvent dans l'ensemble des organismes étudiés (Margulies et al. 2005, Stough et al. 2006, Amano et Maruyama 2011, Figure 17). La mémoire apparaît comme un processus dynamique, où différentes phases se

³⁰ Early long-term memory

³¹ Late long-term memory

³² Massed training

³³ Spaced training

relaient, les formes les plus précoces et transitoires assurant la rétention de l'information lorsque les formes les plus durables sont encore en cours de consolidation. Ces différentes phases peuvent se développer de manière parallèle et relativement indépendante, l'inhibition d'une phase de mémoire précoce n'empêchant pas forcément la mise en place d'une phase plus tardive. Le modèle d'un transfert de l'information en flux continu d'une phase à une autre n'a plus cours à l'heure actuelle.

Dans cette dynamique de la mémoire, les conditions de l'apprentissage jouent un rôle primordiale : la répétition des événements d'apprentissage et leur étalement dans le temps conduit à des niveaux de rétention plus élevés pour des durées plus longues (phénomène connu depuis longtemps déjà : Ebbinghaus 1885). Au niveau moléculaire, les phases précoces, plus labiles et sensibles aux manipulations, reposent sur des mécanismes indépendants de la synthèse de protéines, les phases moyennes sur des mécanismes dépendants de la traduction et les phases les plus longues, résistantes aux événements perturbateurs, sur la synthèse de nouvelles protéines à partir de nouveaux transcrits. À l'échelle de la cellule, les phases courtes de la mémoire correspondent à une activation temporaire du réseau neuronal quand les phases les plus longues sont corrélées à des changements structuraux dans ce réseau (Lamprecht et Ledoux 2004).

Les différentes phases de la mémoire sont donc caractérisées par le type d'apprentissage et le temps nécessaires pour leur mise en place, leur stabilité et leur durabilité, et par des mécanismes moléculaires et cellulaires qui leur sont propres. Il semble qu'elles puissent aussi être distinguées sur la base de leurs caractéristiques fonctionnelles, c'est-à-dire leur rôle dans le processus de prise de décision.

2. Organisation fonctionnelle de la mémoire

Le lien entre les phases de la mémoire décrites précédemment et les phases fonctionnelles de la mémoire n'est, à l'heure actuelle, pas clair. Mais le schéma général généralement admis est le suivant.

Plus l'information est stockée sous une forme durable, moins elle serait accessible à la prise de décision. L'information stockée dans une mémoire à moyen ou long terme nécessiterait d'être extraite puis placée sous une forme « active », c'est-à-dire sous une forme directement utilisable pour l'animal, dans une mémoire vive³⁴ (ou mémoire tampon), qui contiendrait aussi les informations en provenance du système sensoriel de l'animal. Cette mémoire ne peut, en revanche, que retenir l'information à court terme. Elle est par ailleurs

³⁴ Working memory

limitée en termes de quantité d'information stockable, contrairement aux mémoires à long terme (Chittka et al. 1999, Baddeley 2000, Jonides et al. 2008). Typiquement, la mémoire vive est celle qui nous permet de retenir un numéro de téléphone le temps de le composer, alors que la mémoire à long terme contient les numéros que l'on a appris par le passé et dont l'on doit se rappeler au moment de les utiliser (Chittka et al. 1999). Ce modèle de fonctionnement permet d'expliquer des comportements comme celui de la constance florale³⁵ des insectes pollinisateurs, c'est-à-dire leur tendance à ne butiner que quelques espèces de fleurs parmi l'ensemble des espèces disponibles (e.g. Chittka et Thomson 1997). Tant que la mémoire vive de l'animal contient les caractéristiques d'un type de fleur donné (couleur, forme), l'animal choisit d'atterrir sur les fleurs qui correspondent à ces caractéristiques. Dès que l'information disparaît de sa mémoire vive, ce qui arrive si aucune fleur de la même espèce n'est rencontrée pendant 3 à 5 secondes, l'animal peut prendre la décision d'atterrir sur une autre espèce de fleurs (Raine et Chittka 2007a). Cette interprétation de données de terrain est cohérente avec des résultats obtenus en conditions contrôlées (Zhang S. et al. 2005).

Parallèlement à l'existence de phases qui se succèdent dans le temps, la mémoire peut aussi être catégorisée en modules contenant des informations différentes, permettant la résolution de problématiques distinctes (Sherry et Schacter 1987), et reposant sur des structures neuronales séparées (e.g. Baddeley 1995). Chaque module fonctionnel peut évoluer de façon indépendante, et adopter une structure propre, adaptée non pas aux caractéristiques générales de l'environnement mais aux contraintes particulières de la problématique auquel il est affecté : la dynamique de la mémoire spatiale n'a pas de raison d'être identique à celle associée à la manipulation des proies (Sherry et Schacter 1987, Brydges et al. 2008). La fourmi du désert, *Cataglyphis fortis*, possède ainsi deux types de mémoire spatiale, l'une correspondant à la mémorisation de particularités du paysage, l'autre à l'intégration du chemin effectué depuis le nid. La fourmi est capable de retenir la direction du nid et la distance qui l'en sépare pendant quelques heures mais retient pendant plus de 20 jours les marques stables du paysage (Ziegler et Wehner 1997, Cheng et al. 2006, Narendra et al. 2007).

Le fonctionnement de ce système de rétention de l'information, qui implique l'existence de multiples unités fonctionnelles et qui dépend de l'activation, voire de la modification structurelle, du système nerveux, ne devrait pas se réaliser sans supporter des coûts.

³⁵ Flower constancy

3. *Coûts de la mémoire*

Les coûts associés à la mémoire sont regroupés en coûts implicites et coûts explicites. Les coûts implicites découlent de l'utilisation de l'information contenue dans la mémoire. L'exemple typique est celui de l'utilisation d'une information périmée, qui a pour conséquence l'expression d'un comportement inadapté. Dans les modèles traitant de la durée optimale de rétention de l'information, c'est l'influence de ce coût qui est tacitement mesurée. Elle se traduit par des pertes de temps, d'énergie, d'opportunités, et donc par une valeur adaptative moindre (Dukas 1999a, Dunlap et al. 2009).

Les coûts explicites sont ceux liés à l'existence et à l'activation de la machinerie cellulaire sur laquelle repose la mémoire (Laughlin 2001). Cette voie a été relativement peu explorée. Cependant, il est reconnu que, plus le stockage de l'information est assuré dans la durée, plus la dépense engagée doit être élevée, à cause d'une part du rôle de la synthèse protéique dans les formes les plus longues de la mémoire, et d'autre part à cause de la nécessité de préserver l'information des dégradations sur des durées plus longues. Cette maintenance de l'information pourrait être assurée par le biais d'une forme redondante de stockage de l'information et d'un système de réparation, à l'image de ce qui est observé dans la molécule d'ADN, dont un brin peut servir de modèle pour la réparation de l'autre (Dukas 1999a). Il existe une expérience ayant mesuré un coût, en termes de survie, à la mise en place d'une mémoire à long terme. Mery et Kawecki (2005) montrent ainsi que des drosophiles, sélectionnées pour leur meilleure capacité d'apprentissage (Mery et Kawecki 2002) et soumises à un conditionnement multiple espacé afin de former une mémoire à long terme, survivent moins longtemps dans des conditions de privation d'eau et de nourriture que leurs congénères n'ayant pas formé de mémoire à long terme. L'existence de ces coûts laisse supposer qu'il pourrait y avoir des compromis évolutifs entre phases de mémoire (Isabel et al. 2004, Mery et al. 2007b).

Faisant le pendant aux coûts inhérents au stockage de l'information, des coûts dus à l'oubli de l'information peuvent aussi être envisagés : perdre une information pertinente peut être coûteux, et effacer ou réprimer de manière active une information dépassée peut requérir une dépense en énergie.

4. *Mécanismes de l'oubli*

L'oubli peut être défini au niveau comportemental comme la diminution au cours du temps de la performance de la réponse apprise (Spear 1978). Pourquoi et comment les

organismes oublient demeurent des questions qui font l'objet de recherches actives, en l'absence de réponse satisfaisante, surtout pour ce qui est du « comment ».

En ce qui concerne le « pourquoi », la première réponse, intuitive, est de dire que l'oubli est dû à la faillibilité du système de mémoire biologique : l'information s'érode avec le temps par le simple fait qu'elle ne s'appuie pas sur un support inerte, mais sur un matériel vivant, substrat dynamique par excellence, et soumis à des fluctuations comme la mort ou la croissance cellulaire (Kraemer et Golding 1997). Mais les modèles ayant cherché à déterminer la durée optimale de la mémoire montrent qu'oublier l'information peut être avantageux (Paragraphe III.A.1). À partir de là, il devient tout à fait possible d'envisager que des mécanismes permettant la répression de certaines informations aient pu être sélectionnés, laissant de côté la représentation de l'oubli comme un processus passif inéluctable.

En ce qui concerne le « comment », deux types de mécanismes fonctionnels se font concurrence pour permettre d'expliquer le phénomène. D'une part, il y a le déclin³⁶ de la mémoire, de l'autre, le processus d'interférence (Kraemer et Golding 1997, Wixted 2004, Jonides et al. 2008). Le déclin de la mémoire s'appuie sur le fait qu'au fur et à mesure que le temps s'écoule, la performance diminue et donc l'information se perd. L'argument fonctionnel avancé en faveur de cette théorie est que le déclin de la mémoire reflèterait de manière adaptative la probabilité d'utilisation de l'information par l'organisme. Au niveau cellulaire, c'est la désynchronisation de l'activité neuronale supportant la représentation de l'information qui en serait responsable (Jonides et al. 2008, Lustig et al. 2005).

L'autre théorie, celle de l'interférence, part du principe qu'une nouvelle information peut influencer le traitement d'anciennes informations et réciproquement : l'interférence rétroactive concerne l'oubli des informations passées lors de l'apprentissage de nouvelles informations, l'interférence proactive concerne le mauvais apprentissage d'informations récentes en faveur d'informations plus anciennes. Les informations conservées en mémoire seraient donc en compétition et participeraient de façon plus ou moins prépondérante à la prise de décision, sans que leur non-utilisation soit forcément synonyme de leur élimination (Kraemer et Golding 1997, Wixted 2004, Jonides et al. 2008).

Suite à une période d'hégémonie de la théorie de l'interférence, les discours sont aujourd'hui plus nuancés (Wixted 2004, Jonides et al. 2008). La seule chose certaine est que les mécanismes de l'oubli sont suffisamment mal compris pour interdire la formulation d'un modèle. Se dégagent tout de même quelques caractéristiques. Il y a pour commencer un certain nombre d'arguments en faveur de l'oubli comme un processus actif (Anderson et al. 2004, Wylie et al. 2008). Par exemple, indiquer à des humains de retenir certaines informations

³⁶ Decay

et d'en oublier d'autres affecte grandement leur performance lors de tests ultérieurs de leur mémoire (e.g. Golding et Long 1998). De la même façon, oubli n'est aujourd'hui plus synonyme de perte de l'information, mais plutôt d'information silencieuse. Tout d'abord, des faits expérimentaux comme la récupération spontanée d'un comportement conditionné après un épisode d'extinction (où l'animal ré-exprime spontanément un comportement conditionné quelques temps après l'avoir « désappris »), plaide en la faveur de cette idée. Par ailleurs, procéder à l'effacement complet d'une information pourrait représenter un coût, dû à la dépense énergétique et au risque pris de perdre une information pertinente, potentiellement plus élevé que celui de conserver l'ensemble de l'information sous une forme muette (Burns et al. 2011). Enfin, conserver une information devenue obsolète, évite d'avoir à la réacquérir au cas où elle redeviendrait pertinente, impliquant une économie de temps et d'énergie (Kraemer et Golding 1997). Il semblerait que l'oubli serait au moins en partie le reflet d'une modulation de l'accessibilité de l'information : c'est la récupération de l'information qui serait affectée, et non la mémoire qui serait effacée (Kraemer et Golding 1997, Wixted 2004, Jonides et al. 2008).

Sangha et al. (2003b, 2005) fournissent une illustration expérimentale de l'oubli comme un processus actif, et dépendant de l'interférence rétroactive. L'organisme étudié est la limnée (*Lymnaea stagnalis*). Lorsqu'elle est placée dans une eau hypoxique, la limnée respire en partie de manière aérienne en ouvrant son pneumostome. Celui-ci se ferme de manière réflexe suite à un contact. Ce réflexe peut être conditionné de manière opérante, si le pneumostome est touché à chacune de ses tentatives d'ouverture pendant une phase d'entraînement : l'animal évitera par la suite d'ouvrir son pneumostome en milieu hypoxique. Les auteurs montrent que la mémoire formée, qui dure habituellement moins de 48h, peut être conservée pendant 7 jours si l'animal est placé dans un milieu à 4°C, où son métabolisme est fortement ralenti, soulignant le caractère actif de l'oubli. Par ailleurs, si l'animal est contraint à l'immersion dans une eau bien oxygénée pendant 7 jours, des conditions dans lesquelles il ne pratiquera que la respiration cutanée, aucun oubli n'est observé. Ce traitement, qui interdit la formation de nouvelles mémoires en relation avec l'ouverture du pneumostome, préserve l'animal de l'interférence rétroactive : l'oubli observé chez les témoins peut donc être expliqué par ce phénomène. Enfin, l'ablation du soma d'un unique neurone (Right Pedal Dorsal 1, RPeD1), impliqué dans la formation de la mémoire à long terme, empêche aussi l'oubli du conditionnement au bout de 7 jours : cet unique neurone, indispensable à la formation de la mémoire à long terme (Scheibenstock et al. 2002), aurait donc aussi un rôle actif dans le processus d'oubli.

L'approche consistant à appréhender la mémoire comme un processus continu et monobloc, si elle permet de commencer à comprendre les conditions dans lesquelles certaines informations vont être retenues alors que d'autres seront oubliées, ignore donc les spécificités de l'organisation mécanique et fonctionnelle de la mémoire. Les différents modules, les différentes phases de la mémoire, ont chacun leurs caractéristiques propres et sont associés à des capacités et des durées de stockage de l'information, des coûts, et des supports physiologiques différents. Les phénomènes d'oubli, loin de représenter une érosion passive de la mémoire, pourraient aussi avoir une place importante dans ce schéma de la dynamique de la mémoire. La question est donc désormais de savoir comment la dynamique de la mémoire peut être adaptée à l'environnement auquel les individus font face.

C. Signification adaptative de la dynamique de la mémoire

L'idée qu'il existe un lien entre la structure de la mémoire et les contraintes écologiques rencontrées par les individus vient de l'observation du fait que, chez l'abeille, il existe une corrélation entre la durée des différentes phases de la mémoire et les différentes échelles de temps auxquelles les ouvrières sont confrontées lorsqu'elles butinent (Menzel 1999). Les phases les plus courtes de la mémoire correspondent aux déplacements entre fleurs au sein d'une inflorescence ou entre parcelles de fleurs, alors que les phases les plus longues correspondent au temps qui s'écoule entre différentes sessions de butinage (Figure 18). Par ailleurs, des phases de mémoire partageant des caractéristiques physiologiques communes entre espèces, comme la mémoire résistante à l'anesthésie de la drosophile et la mémoire à long terme précoce de l'abeille, peuvent totalement différer au niveau de la durée de la rétention de l'information (respectivement 24h contre 2 jours, Figures 15 et 17). La quantité d'apprentissage nécessaire pour la mise en place d'une phase donnée de mémoire peut aussi varier d'une espèce à l'autre ou d'un génotype à l'autre, tout comme les mécanismes de l'oubli (e.g. Smid et al. 2007, Reaume et al. 2011). La comparaison d'espèces phylogénétiquement proches mais ne subissant pas les mêmes contraintes écologiques devrait permettre de mettre en évidence la signification adaptative des caractéristiques de la dynamique de la mémoire. Cependant, les travaux expérimentaux qui se sont penchés sur la question sont relativement rares (Mery et al. 2007a, Reaume et al. 2011, Bleeker et al. 2006, Smid et al. 2007, van den Berg et al. 2011, Schurmann et al. 2012, Orr et al. 2008, 2009). Aucun travail théorique en écologie évolutive ne vient, à ma connaissance, compléter ce champ de l'étude de la mémoire.

Figure 18 : cycle d’approvisionnement et phases de mémoire chez l’abeille (Menzel 1999).

La limnée (*Lymnaea stagnalis*) est un des modèles biologiques où quelques publications traitent de la relation entre les caractéristiques de la dynamique de la mémoire et celles de l’environnement. Cet animal peut être conditionné à éviter d’ouvrir son pneumostome en eau hypoxique (Paragraphe III.B.4). Selon la durée de la phase d’entraînement (courte : une demi-heure, ou longue : une heure), la limnée forme une mémoire à moyen terme ou une mémoire à long terme. La première dure 3 heures et dépend de la traduction d’ARN messagers préexistants, la seconde dure au-delà de 24 heures et dépend de la transcription puis de la traduction de nouveaux ARN messagers. Elle est caractérisée par l’activité du neurone RPeD1³⁷ (Lukowiak et al. 2000, Scheibenstock et al. 2002, Sangha et al. 2003a). Toutefois, les détails de cette dynamique de la mémoire, décrite initialement sur une souche néerlandaise maintenue au laboratoire depuis 50 ans, soit 250 générations, dépendent de la souche étudiée. En particulier, chez des individus sauvages provenant de l’Alberta, une phase courte d’entraînement suffit à la formation d’une mémoire à long terme. La trace de cette mémoire

³⁷ Right pedal dorsal 1

est détectable au niveau comportemental comme au niveau neuronal, écartant la possibilité d'une sensibilité au stimulus différente entre les souches. Cependant, contrairement aux prédictions initiales des auteurs, cette différence dans la formation de la mémoire à long terme ne peut être attribuée au milieu de vie actuel des individus (le laboratoire ou le milieu naturel) : les individus sauvages originaires du même site néerlandais que la souche de laboratoire, à l'instar de leurs cousins, ne forment pas de mémoire à long terme suite à un entraînement court. Le schéma observé sur les individus sauvages de chacune des souches se retrouve à l'identique à la génération F1 élevée au laboratoire. Il existe donc, entre populations de limnées, une variabilité naturelle héritable dans les modalités de formation de la mémoire à long terme, que les auteurs ne peuvent toutefois relier à des contraintes écologiques connues. L'élevage au laboratoire, donc dans un milieu stable, ne semble en tout cas pas représenter une force de sélection suffisante pour modifier la caractéristique testée de la mémoire (Orr et al. 2008). Poursuivant leur recherche d'un lien entre milieu de vie de l'espèce et propriétés de la mémoire, les mêmes auteurs (Orr et al. 2009) ont testé l'effet de la présence d'un prédateur sympatrique ou allopatrique sur la formation de la mémoire à long terme dans différentes populations sauvages (les deux populations précédentes et une seconde population canadienne). Les individus néerlandais et ceux de la seconde population canadienne apparaissent incapables de former une mémoire à long terme suite à un entraînement court. L'ajout d'un effluent d'un prédateur allopatrique durant l'entraînement (la salamandre tigre (*Ambystoma tigrinum*) pour les néerlandais, l'écrevisse (*Procambarus* sp.) pour les canadiens) n'influence pas la formation de la mémoire à long terme. En revanche, si l'effluent provient d'un prédateur sympatrique (la salamandre pour les canadiens, l'écrevisse pour les néerlandais), alors l'entraînement court suffit à la formation d'une mémoire à long terme. Aucun effet de l'ajout d'effluent de prédateur n'est détecté dans la première population canadienne, pour laquelle un entraînement court suffit à la formation d'une mémoire à long terme. La détection du prédateur par voie chimique, qui n'a lieu que si celui-ci est sympatrique, semble amorcer le mécanisme moléculaire nécessaire à la formation de la mémoire à long terme, permettant la modulation de la dynamique de la mémoire en fonction du contexte de prédation, ce qui pourrait constituer un avantage adaptatif.

L'hétérogénéité de la distribution de la ressource, au vu du rôle que les travaux théoriques lui prêtent dans l'évolution de la durée de la mémoire, pourrait aussi influencer la dynamique de la mémoire ; l'existence du polymorphisme naturel au gène *foraging* chez la drosophile offre un modèle séduisant pour tester cette idée. Mery et al. (2007) ont ainsi mis en évidence que les individus rover (*for^R*), plus actifs, font preuve d'une meilleure rétention de l'information à court terme et moins bonne à long terme que les individus sitter (*for^S*), plus

sédentaires (Paragraphe II.D.1). La différence entre les deux génotypes peut être reliée à l'activité d'une protéine kinase dépendante du GMP cyclique, globalement plus faible chez les *for^S* : l'induction de niveaux d'activité plus élevés de cette kinase au niveau des corps pédonculés des *for^S* permet l'observation d'une dynamique de la mémoire similaire à celle des *for^R*. Bien que l'hypothèse d'un simple effet pléiotropique du gène *foraging* ne puisse être écartée, ces résultats peuvent être interprétés à la lumière du mode de vie de chaque génotype : la plus grande activité des *for^R* les conduit à explorer une plus grande portion de leur environnement, et donc à faire face à une plus grande hétérogénéité que les *for^S*. Dans ce contexte, la fiabilité des informations récoltées devrait se dégrader plus vite, et la conservation d'informations sur le long terme devrait être moins avantageuse pour les *for^R* que les *for^S*. Des différences entre génotypes rover et sitter ont aussi pu être mises en évidence au niveau de leur sensibilité à l'interférence lors de conditionnements olfactifs multiples (Reaume et al. 2011, Figure 12). Plus précisément, alors que les deux génotypes sont affectés de façon similaire dans leur apprentissage d'une nouvelle tâche suite à l'apprentissage d'une première tâche (interférence proactive), les *for^R* apparaissent être beaucoup plus sensibles que les *for^S* à l'interférence rétroactive. Les *for^R* réagissent en effet moins face à la première odeur apprise que face à la seconde, alors que les *for^S* réagissent autant face à l'une que l'autre (Figure 12). Ce résultat ne peut être attribué à une contrainte liée à la quantité d'information pouvant être retenue, puisque les individus *for^R* soumis plusieurs fois à chacune des odeurs répondent aussi fortement à l'une qu'à l'autre. Cette caractéristique de la dynamique de la mémoire, liée à l'oubli, semble elle aussi être adaptée au mode de vie de chacun des génotypes, en permettant aux individus les plus actifs d'ignorer, à moins qu'ils ne représentent une information fiable de l'état du monde, les événements les plus anciens en faveur des événements les plus récents.

Toujours dans le contexte de l'influence de la distribution de la ressource sur la dynamique de la mémoire, les travaux menés sur le couple de parasitoïdes *Cotesia rubecula*/*C. glomerata* apportent les résultats suivants (Paragraphe II.D.3). Tout d'abord, ces deux espèces diffèrent dans leur capacité à former une mémoire à long terme dépendante de la transcription : alors que les *C. glomerata* forment une telle mémoire après un unique événement de conditionnement associatif ou un entraînement multiple en masse, les *C. rubecula* demandent un entraînement multiple espacé dans le temps. Suite à trois événements de conditionnements espacés, la mémoire à long terme dépendante de la transcription est formée en 4 heures chez *C. glomerata*, alors qu'elle n'est consolidée qu'après trois jours chez *C. rubecula*. Les dynamiques observées semblent cohérentes avec l'écologie de chacune des espèces : la rencontre d'une unique association hôte/plante représente une information fiable pour les *C. glomerata* (qui parasitent des chenilles d'une espèce agrégées sur des plantes d'une espèce

donnée), contrairement aux *C. rubecula* (qui parasitent des chenilles éparses dans l'environnement sur différents types de plantes). L'investissement dans une mémoire à long terme, plus coûteuse, ne se justifie chez *C. rubecula* que si l'association est rencontrée de manière récurrente, signe de sa fiabilité dans l'environnement considéré (Smid et al. 2007). Van den Berg et al. (2011) ont soumis cette dynamique de la mémoire à une sélection artificielle : ils parviennent, en quelques générations, à produire une lignée de *C. glomerata* qui, comme les *C. rubecula*, ne forment une mémoire à long terme qu'après un conditionnement multiple espacé. Cependant, alors que les *C. rubecula* développent une mémoire résistante à l'anesthésie au froid à la suite de la première phase de mémoire formée, sensible à l'anesthésie, et avant la formation de la mémoire à long terme, cette phase intermédiaire consolidée ne se développe pas chez les *C. glomerata* sélectionnées. Les *C. glomerata* seraient donc dépourvues de phase de mémoire intermédiaire. Un schéma similaire est retrouvé dans la comparaison entre les parasitoïdes *Lariophagus distinguendus* et *Nasonia vitripennis*, dont les écologies sont comparables respectivement à celles de *C. glomerata* et *C. rubecula* (Collatz et al. 2006, Schurmann et al. 2012) : la distribution des hôtes dans l'environnement pourrait donc être un facteur prépondérant dans le façonnage de la dynamique de la mémoire des parasitoïdes.

Le champ de l'étude de l'utilisation de l'information passée chez les animaux, et en particulier l'étude de l'apprentissage et de la mémoire, dans une optique évolutive, est donc vaste et représente un axe de recherche actif à l'heure actuel, avec de nombreuses questions restant encore à élucider. Les résultats des travaux de recherche que j'ai menés, présentés dans la partie suivante concernent tout d'abord l'utilisation de l'information passée puis la question du lien entre caractéristiques de l'apprentissage et de la mémoire et celles du milieu de vie.

Deuxième partie

RÉSULTATS

Partie 2.1

Utilisation de l'information passée

CHAPITRE 3

FACING MULTIPLE INFORMATION SOURCES WHILE FORAGING ON SUCCESSIVE PATCHES: HOW DOES A PARASITOID DEAL WITH EXPERIENCE?

Lucie Froissart¹, Carlos Bernstein¹, Lionel Humblot¹, Isabelle Amat¹ and Emmanuel Desouhant¹

Animal Behaviour, 83 (2012) 189-199

¹Université Lyon 1, CNRS, UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive

ABSTRACT

Animals adjust their behaviour in response to changing environmental conditions. This form of plasticity can result from animals' experience and their capacity to update information about their habitat. In the context of optimal foraging in patchy environments, animals may estimate profitability of patches from different cues to update their estimate of the profitability of the whole habitat. Updating may be achieved by weighting pieces of information obtained at different times. We studied how female parasitoids, *Venturia canescens*, weight different cues about each host patch profitability they successively encounter to adjust their foraging decisions accordingly. Our results show that parasitoids clearly perceived the profitability of the patches and that their foraging decisions were equally influenced by older and more recent foraging experience. We designed a second experiment to unravel, from three interdependent cues of patch profitability, which information source was mainly used to update the estimate of environmental profitability. The number of eggs laid in previously visited host patches seems to be an integrative cue of environmental profitability. We discuss the adaptive value of the weighting of successive pieces of information and the use of the different information sources in regard to the ecological context in which the wasps thrive.

HIGHLIGHTS

- ▶ We study the effect of experience on parasitoid wasps' host patch foraging behaviour.
- ▶ We show that wasps give equal weights to older and more recent experiences.
- ▶ Among three redundant information sources, only the eggs previously laid are informative.
- ▶ The adaptive value of this cue is discussed in regard to the wasp environment.

KEYWORDS

Foraging; Hymenoptera; information weighting; learning; *Venturia canescens*

Authors' contribution: LF & ED: original idea; LF, CB, IA & ED designed research; LF & LH performed research; LF analysed data; and LF, CB, IA & ED wrote the paper.

To adjust their behaviour to environmental conditions, animals should gather and use information to reduce uncertainty caused by environmental variations (Dall et al. 2005). Processing current information, derived from the individual's immediate perception of its environment, and past information, stemming from individual evolutionary history (innate behavioural response) and/or experience (McNamara et al. 2006 and Mery and Burns 2010), are intimately related, yet not fully overlapping processes. Here we focused on two questions raised by the use of past information. (1) How does an individual manage older pieces of information together with more recent ones? (2) Within a set of same-aged information, which information is used?

The modification of behaviour produced by individual experience (a definition of learning: Papaj and Prokopy 1989 and Dukas 1998) can be a response to a weighted average of older and more recent information. From an adaptive perspective, giving more weight to more recent information, older pieces of information eventually being forgotten, is expected when organisms face spatial and/or temporal heterogeneity over their lifetime. Tadpoles exposed to temporal changes in predation pressure exhibit such a behavioural plasticity: their activity levels increase when predators are removed from their environments (van Buskirk 2002). Giving more weight to older information (e.g. imprinting, Lorenz 1965/1970) should be selected for when heterogeneity occurs between generations (Stephens 1991 and Moran 1992). The relative weighting of more recent versus older information depends also on the balance between the costs of acquiring new information and managing past information (Dukas 1998).

In addition to the issue of 'how' to weight past information, animals have to choose 'which' source of past information to use. In natural conditions, animals face various information sources that can be partially redundant. For instance, in the context of mate choice, male condition can be correlated with several physical features (Birkhead et al. 1998). Using redundant information can enhance parameter estimation or make target detection easier. Female *Scaphiopus couchii* toads choose their mates according to their call and brightness, and both parameters are correlated with male size and condition (Pfennig and Tinsley 2002 and Vásquez and Pfennig 2007). But, as a consequence of redundancy, some cues of weaker detectability or reliability should also be ignored (Stephens 1989, Vet et al. 1991 and Gould 1993). Costs of information processing, in terms of time and energy, may also limit repeatedly gathering the same information. Furthermore, at least in *Drosophila*, information storage incurs a cost in terms of fecundity and longevity because of the protein synthesis required for memory formation (Mery & Kawecki 2005). Consequently, not all current pieces of information gathered should be remembered: only the information that improves an animal's

fitness should be stored for subsequent use (Mangel 1993, Stephens 1993, Potting et al. 1997 and Vos et al. 1998).

Parasitoid insects represent a good opportunity to understand past information use in the context of host foraging (Papaj and Lewis 1993 and Hoedjes et al. 2011). Indeed, to maximize the number of offspring produced, parasitoid females have to allocate their time and eggs between host patches, but the density and profitability of patches may vary in time and space. Parasitoid females thus have to collect information to match the current environmental conditions. Numerous studies have described the use of different sources of current and past information during patch exploitation (reviewed in van Alphen et al. 2003 and Wajnberg 2006). But, to our knowledge, only one experimental study, on the aphid parasitoid *Lysiphlebus testaceipes*, has aimed to investigate how past information is weighted (Tentelier et al. 2009), despite the evolutionary implications. Likewise, in parasitoids, although the relative value of multiple sources of information has been evaluated in several studies (Wäckers and Lewis 1999, Thiel and Hoffmeister 2006 and Muratori et al. 2008), we failed to find any attempt at untangling the hierarchy of correlated, redundant cues.

In this study, we first sought to identify how past information is weighted in the parasitoid wasp *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). To this aim, we investigated how an individual adjusts its current patch exploitation behaviour according to the past environmental profitability it experienced. Wasps were given three successive host patches of different host density. If *V. canescens* gives more weight to the first gathered information, cues indicating low host density in the first patch should favour more intense patch exploitation on the last patch, regardless of the host density of the intermediate one. If older and more recent pieces of information are given the same weight, information collected on both the first and second patches should influence third-patch behaviour. Consequently, the mean profitability of the series of patches should influence behaviour on the last patch. Furthermore, if older information does not weigh as much as more recent information, a difference in behaviour should arise from series of patches with the same average environmental profitability but different orders of host density.

In a second experiment, we took advantage of the knowledge of the different sources of information used for patch exploitation in *V. canescens* (see Methods) to identify the main source(s) of past information used by the wasps within a set of correlated cues.

METHODS

Biological Model

Venturia canescens is a solitary (i.e. at most, one adult emerges from a parasitized host) synovigenic (i.e. produces eggs throughout adult life) endoparasitoid of lepidopteran larvae, mainly Pyralidae (Salt 1976 and Harvey and Thompson 1995). Its lifetime expectancy is 2 or 3 days under water and food deprivation and can reach 2–3 weeks in favourable laboratory conditions (Desouhant et al. 2005). The maximum egg load varies from 110 to 160 eggs (Harvey et al. 2001 and Roberts and Schmidt 2004). Thelytokous (i.e. they produce only daughters by obligate parthenogenesis) *V. canescens* lives mainly in bakeries, mills and granaries (Salt 1976), where it finds hosts aggregated in patches (Athanassiou & Saitanis 2006), the abundance of which can vary enormously (Skovgard et al. 1999). Host larvae that are concealed in the substrate are localized via a kairomone, a mandibular gland secretion released while they eat (Corbet 1971 and Castelo et al. 2003). *Venturia canescens* probes the host-contaminated substrate with its ovipositor. Egg laying occurs when the ovipositor reaches a suitable host. It is followed by a characteristic movement of the abdomen called ‘cocking’ (Rogers 1972 and Amat et al. 2003). *Venturia canescens* avoids superparasitism, that is, laying eggs in already parasitized hosts (Sirot et al. 1997 and Amat et al. 2009). As a consequence, the density of suitable hosts decreases with the time spent exploiting a patch.

Females use current information to adjust their host patch exploitation behaviour. Host kairomones, whose amount secreted is proportional to the density of larvae (Corbet 1971), allow the parasitoids to estimate host density in the patch and influence the time allocated to search for hosts on a patch (i.e. patch residence time; Waage 1979, Driessen et al. 1995 and Driessen and Bernstein 1999). Ovipositions are also a source of information and result in an increase or a decrease, according to the ecological context, in the wasp’s tendency to leave the patch (Waage 1979, Driessen et al. 1995, Lucchetta et al. 2007 and Amat et al. 2009). Lastly, the patch-leaving tendency increases with the time spent on the patch (Driessen & Bernstein 1999). Host kairomone concentration, number of eggs laid by the parasitoid and time spent so far on a patch are three nonindependent sources of information that are positively correlated with host density and that constitute redundant cues for this variable.

Females also use past information: they are able to learn to associate a chemical or visual cue with a reward in host- and food-searching contexts (Thorpe and Jones 1937, Lucchetta et al. 2008 and Desouhant et al. 2010). Their behaviour on a current patch is also influenced by travel time between the two host patches (Thiel et al. 2006 and Liu et al. 2009).

We used a strain of thelytokous wasps that originated from individuals captured in the field near Valence, France (GPS coordinates: 44°58.344'N, 4°55.659'E, 180 m; INRA station Gotheron) in summer 2006, during a large field sampling. The wasps were reared on *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) larvae. Host larvae were obtained from a mass-rearing facility in Antibes (Biotop, France) and grew on wheat semolina. Parasitoids and hosts were kept in a controlled environment (rearing conditions: 25 ± 1 °C, $75 \pm 5\%$ relative humidity and 12:12 h light:dark).

For the experiments, the wasps were isolated, immediately after their emergence, in a plastic tube (30 mm diameter, 70 mm height) with a droplet of 50% water–diluted honey for 1 h, to avoid starvation. All of the wasps were kept in rearing conditions, in a room without any host odour, for approximately 24 h, until the experiment began. At the end of each experimental day, the wasps were frozen (-20 °C) to allow for later measurements and dissection (see below). Each wasp was used only once. Experiments were conducted in rearing conditions, between 1030 and 1700 hours.

Experiment 1: Influence of Previous Foraging Experience

To determine how past information is weighted in *V. canescens*, we compared the behaviour of wasps that had experienced environments of different profitability. The wasps' host patch exploitation behaviour is described by the number of ovipositions and the patch residence time (van Alphen et al. 2003).

The environment consisted of series of three host patches, each being either of high (R, for 'rich') or low (P, for 'poor') host density. Five different arrangements (hereafter called series) of the two kinds of patches were used (Table 1). We designed four series of patches to determine the influence of experience on the first two patches on the host exploitation behaviour of *V. canescens* on the third patch. These series represent a set of environmental profitabilities from a low (series PPR) to a high level (RRR). Two types of medium profitability environment (PRR and RPR) were created to detect a differential weight given to information sources (i.e. kairomone concentration, number of eggs laid and patch residence time) depending on time.

Host patches were obtained by filling plastic petri dishes (5 mm deep, 55 mm diameter) with clean wheat semolina together with five (P patches) or 15 (R patches) third-instar, healthy host larvae. These densities should be discriminated by *V. canescens* on the basis of kairomone concentration (Driessen & Bernstein 1999); we hereafter call kairomone concentration 'kairomone level', as we did not measure the exact kairomone amount in the

Series name	First patch		Second patch		Third patch		Number of wasps
	Host density	Ovipositions (+SE)	Host density	Ovipositions (+SE)	Host density	Ovipositions (+SE)	
PPR	5	1.84+0.29	5	1.16+0.18	15	3.24+0.48	25
PRR	5		15	3.21+0.51	15	2.93+0.50	24
RPR	15	3.72+0.30	5	0.88+0.23	15	2.96+0.57	25
RRR	15		15	3.06+0.37	15	3.00+0.49	25
RRP	15		15		5	1.28+0.27	25

Table 1. Host density, mean number of ovipositions + SE and sample sizes for the different host patch series (experiment 1). “P” in the series name refers to a “poor” patch (low host density, five hosts), “R” in the series name to a “rich” patch (high host density, 15 hosts).

patches. To test whether *V. canescens*' discrimination ability between rich and poor patches persisted beyond the exploitation of two patches, we compared the wasps' exploitation behaviour on the third patch of a fifth series RRP versus the series RRR. The patches were kept for 8 days in rearing conditions, allowing the semolina to be soaked by the larvae's kairomone. To prevent the larvae from escaping, the patches were covered with a tight thin veil. For the trials, the patches were placed at the centre of an 'arena', a larger dish (140 mm diameter) filled to the rim with clean semolina (e.g. Driessen et al. 1995 and Amat et al. 2006). The patch was embedded such that its surface was flush with the surrounding semolina. Each host patch and each arena were used once (N = 372).

Each tested wasp was allowed to exploit and to leave freely the three host patches. Each trial was ended when the wasp left the arena for the surrounding area or stayed for more than 3 min on the arena (N = 2 of 124 tested wasps), and then the foraging wasp was caught in a plastic tube (30 mm diameter, 70 mm height), without food. To avoid an effect of travel time on subsequent host patch exploitation (Thiel et al. 2006 and Liu et al. 2009), we fixed the resting time between two successive trials to 450 s. This duration was chosen because in natural conditions females find host populations in less than 600 s (Desouhant et al. 2003) and in flight mills, the median flight duration is about 180 s (Lukas et al. 2010). So that we could easily catch each tested wasp, experiments were performed under a glass cover (30 cm diameter, 13 cm height).

Each experimental day, we sequentially tested the five series of three patches (i.e. five wasps), except for 1 day (see Table 1 for sample sizes). The order was randomized to control for a potential effect of the hour of the day.

On each patch, the behaviour of the wasps was recorded with the event-recorder program Jwatcher 1.0 (Blumstein & Daniel 2007). We recorded the time the wasp stayed in different locations (the patch, the arena or the area surrounding the arena), the timing of its

activities (cleaning, resting, drumming the substrate with the antennae, probing the substrate with the ovipositor) and the occurrences of cocking. We defined patch residence time as the time between the first and the last contact of the wasps with the patch. This means that all but the last excursion of the wasps on the arena were included in this measure (Driessen et al. 1995).

To test the effects of size and egg load on the exploitation behaviour of the wasps, after the experiment we measured the length of the third left leg's tibia, a good estimator of individual size (Pelosse et al. 2007), and we recorded the number of chorionic eggs in the frozen wasps.

Experiment 2: Sources of Past Information

The correlation between the three potential sources of information, that is, kairomone level, number of eggs laid and patch residence time, prevented us from identifying the informational role of each cue. The aim of experiment 2 was to make the number of eggs laid become independent of kairomone level to determine which information sources the wasp uses while foraging on successive patches.

Wasps were tested on two successive host patches. Only the first patch was manipulated to set the opportunities to lay eggs at the same level, irrespective of the kairomone level (Table 2, Fig. 1). In this way, the wasps were 'tricked', by making them perceive a patch of a given host density through kairomone level, but with mismatching oviposition opportunities. This process allowed us to study separately the informational role of kairomone level and number of ovipositions performed on the previous patch.

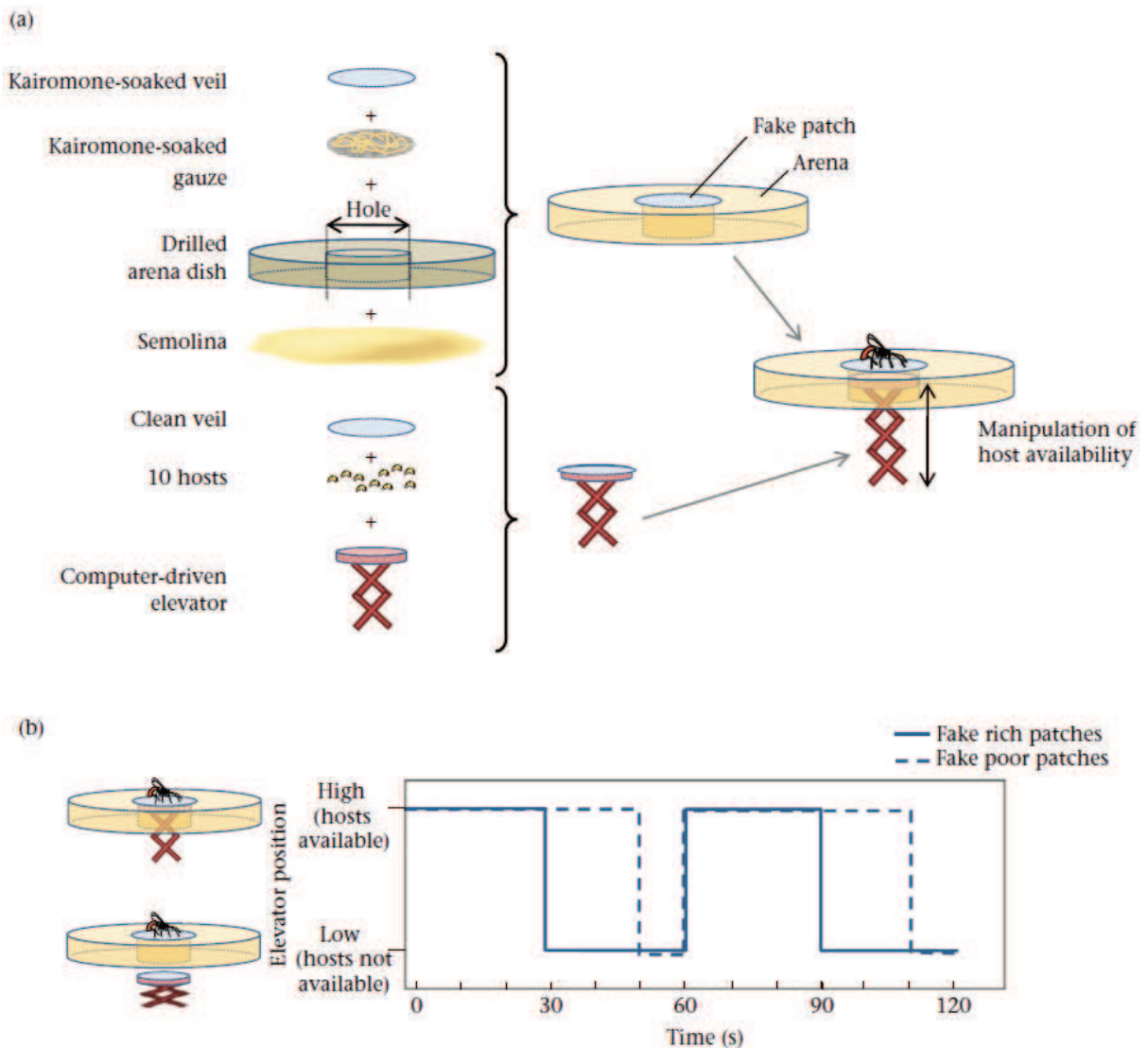
Table 1. Host density, mean number of ovipositions + SE and sample sizes for the different host patch series (experiment 2). In the "fake poor" series, a low kairomone level was produced by five hosts during 8 days; in the "fake rich" series, a high kairomone level was produced by 15 hosts during the same time. The first patch of each series was manipulated according to the protocol described in Fig. 1.

Series name	First patch (manipulated)				Second patch		Number of wasps
	Kairomone level	Actual host density	Host time availability (s/min)	Ovipositions (+SE)	Host density	Ovipositions (+SE)	
Fake poor	Low	10	50	2.50+0.34	10	2.55+0.36	33
Fake rich	High	10	30	2.66+0.28	10	3.00+0.40	32

In the ‘fake poor’ series, a low kairomone level was produced by five hosts during 8 days; in the ‘fake rich’ series, a high kairomone level was produced by 15 hosts during the same time. The first patch of each series was manipulated according to the protocol described in Fig. 1.

The first patch of the series had either a low or a high kairomone level, but the

Figure 1. Experiment 2 first-patch manipulation. (a) Fake patch assembly. (b) Manipulation of time availability of hosts. Fake rich patches present a high kairomone level produced by 15 hosts during 8 days; fake poor patches present a low kairomone level produced by five hosts during 8 days. Since females stay a longer time on high kairomone level patches, the manipulation of time availability of hosts, via changes in elevator position, makes the wasps lay as much eggs on both types of fake patches.



number of larvae available was fixed to 10. Because the wasps tend to exploit patches with higher kairomone level for a longer time, we also manipulated the temporal accessibility of larvae for oviposition: the higher the level of kairomones was, the less time the larvae were accessible. A manipulated patch was obtained as follows (Fig. 1a). First, a plastic petri dish was prepared as in experiment 1, except that gauze was added inside the semolina. Then, after 8 days and just before the experiment began, the larvae were extricated. The gauze, which was holding most of the silk, and as a consequence the host kairomones (Corbet 1971 and Waage 1979), and the veil covering the patch were tightened one on the other at the end of a tube 57 mm in diameter sitting in the centre of a dish 140 mm in diameter, which had a hole 57 mm in diameter drilled in its centre. The rest of the dish, the ‘arena’, was filled to the rim with clean semolina. The surface of the manipulated patch was not different from the surface of an unmanipulated one. Finally, 10 fifth-instar larvae were put on a cylindrical base 55 mm in diameter, which was covered by a thin veil to prevent them from escaping. This cylindrical base could easily slide inside the 57 mm-diameter tube: it was placed on a computer-driven elevator that allowed us to position the larvae just below and in contact with the gauze and veil (elevator in the ‘high’ position), or a few centimetres below (elevator in the ‘low’ position). In the high position, larvae were accessible for oviposition. In the low position, larvae were not accessible, but the wasps still probed the gauze with silk. The time the host larvae were accessible was empirically adjusted to make the wasps on the high and low kairomone level patches lay on average the same number of eggs (30 s/min in the high kairomone level and 50 s/min in the low kairomone level, Fig. 1b). In low kairomone level patches, initially prepared with five larvae (called ‘fake poor’ patches), we manipulated the duration of accessibility of larvae to control for a potential influence of the functioning of the elevator engine. High kairomone level patches, initially prepared with 15 larvae, were called ‘fake rich’ patches.

The second patch of the series was not manipulated and was prepared as in experiment 1, with 10 larvae, independently of the series.

Trials were conducted by alternating the two kinds of series (‘fake rich’ or ‘poor’ series with a fake rich or a fake poor patch as the first patch, respectively). Sample sizes are shown in Table 2. One wasp in a fake rich series was discarded because it died before the end of the trial.

Patch exploitation by the wasp was allowed in the same conditions as in experiment 1. The variables measured were the same as in experiment 1. In addition, we recorded the position of the elevator (high or low) with Jwatcher.

Data Analysis

Before performing the main analyses, we calculated an ‘oviposition score’, to evaluate each wasp’s ability to lay eggs. This score was taken to be equal to the intercept estimated for each individual by the following mixed model (generalized linear model, Poisson distribution of errors, ‘log’ link):

number of ovipositions \sim patch rank \times (kairomone level + series type) + wasp identity.

Patch rank, kairomone level (high or low in experiment 1; high, low or medium in experiment 2) and series type (five modalities, only in experiment 1) were fixed effects, and wasp identity was a random effect.

In the main analyses, the wasps’ host foraging behaviour was studied through the number of eggs laid and the patch residence time (van Alphen et al. 2003). These variables were analysed by means of generalized linear models (number of ovipositions: Poisson distribution of errors, ‘log’ link; patch residence time: gamma distribution of errors, ‘inverse’ link). Distinct analyses were conducted for each patch rank in the series. The explanatory variables were tested sequentially (Table 3 and Table 4).

To remove the potential effects of the intrinsic differences between individuals (size and ability to oviposit) on the response variables, we systematically included the wasps’ initial egg load on the patch (number of eggs in the abdomen at the beginning of a given patch exploitation), tibia length and oviposition score as explanatory variables in all of the statistical models.

The current host density (experiment 1) or kairomone level (experiment 2) was then introduced as an explanatory variable (Driessen et al. 1995). Lastly, the effect of past information was studied through the previous patch(es) host density or kairomone level, number of ovipositions and patch residence time. Host density or kairomone level was introduced first because neither can be shaped by the other variables. The number of ovipositions and the patch residence time are interdependent: it is not possible to argue a priori for one order or the other. We performed an Akaike information criterion (AIC)-based model selection to select the final model. While analysing the wasps’ behaviour on the third patch in experiment 1, we introduced past information variables from the first patch before those from the second patch. Indeed, while the first piece of information can influence the second, the reverse influence is not possible.

In all of the analyses, nonsignificant two-way interactions were deleted through a backward procedure. The statistical analyses were performed with the software R (R 2.7.0, R Core Development Team, Vienna, Austria; libraries: MASS, nlme, lattice and effects).

RESULTS

Experiment 1: Influence of Previous Foraging Experience

Influence of host density on first-patch behaviour

Females discriminated between R and P patches, laying significantly more eggs and spending significantly more time on R than on P first patches (Table 1 and Table 3).

Table 2. Analysis of the number of ovipositions and patch residence time in experiment 1 according to the patch rank in the different host patch series. For the third patch, results of the series RRR and RRP were analysed in a separate model from the results of series RRR, PRR, RPR and PPR. Note the importance of individual effect (oviposition score).

		<i>df</i>	Number of ovipositions		Patch residence time	
			Deviance	$P > \chi^2 $	Deviance	$P > \chi^2 $
First patch						
Individual effect						
	Egg load	1	0.03	0.87	0.78	0.18
	Tibia length	1	4.46	0.04	1.67	0.05
	Oviposition score	1	101.89	<0.001	13.42	<0.001
Current patch						
	Host density	1	40.61	<0.001	6.16	<0.001
Second patch						
Individual effect						
	Egg load	1	0.00	0.97	0.05	0.70
	Tibia length	1	4.61	0.03	0.28	0.34
	Oviposition score	1	106.19	<0.001	19.03	<0.001
Current patch						
	Host density	1	59.51	<0.001	9.14	<0.001
Previous patch						
	Host density	1	1.45	0.23	0.25	0.37
	Number of ovipositions	1	22.21	<0.001	3.98	<0.001
	Patch residence time	1	0.11	0.74	2.54	<0.01
Third patch: series RRR vs RRP						
Individual effect						
	Egg load	1	5.38	0.02	1.56	0.11
	Tibia length	1	0.63	0.43	0.09	0.71
	Oviposition score	1	43.83	<0.001	7.37	<0.001
Current patch						
	Host density	1	18.15	<0.001	0.82	0.25
Third patch: series RRR, PRR, RPR and PPR						
Individual effect						
	Egg load	1	0.25	0.62	1.23	0.08
	Tibia length	1	0.08	0.78	0.16	0.52
	Oviposition score	1	121.67	<0.001	14.73	<0.001
Antepenultimate patch						
	Host density	1	0.21	0.65	0.01	0.90
	Number of ovipositions	1	25.99	<0.001	5.38	<0.001
	Patch residence time	1	0.30	0.59	0.1	0.61
Previous patch						
	Host density	1	0.39	0.53	0.43	0.30
	Number of ovipositions	1	24.35	<0.001	1.09	0.09
	Patch residence time	1	0.02	0.88	0.21	0.46

Influence of current host density and first-patch experience on second-patch behaviour

On the second patch, we tested whether (1) females used current information (discrimination between R and P patches) on the patch, and (2) they were influenced by their experience on the first patch.

Females laid significantly more eggs and spent significantly more time on R than on P second patches (Table 3, Fig. 2). The number of ovipositions in the second patch declined with the number laid on the first one (Fig. 2). We did not find any influence of kairomone levels or of residence time on the first patch on the number of eggs laid on the second patch (Table 3).

Similarly, patch residence time in the second patch declined with the number of eggs laid in the first one, but was positively correlated with first-patch residence time (Table 3).

Influence of current host density on third-patch behaviour

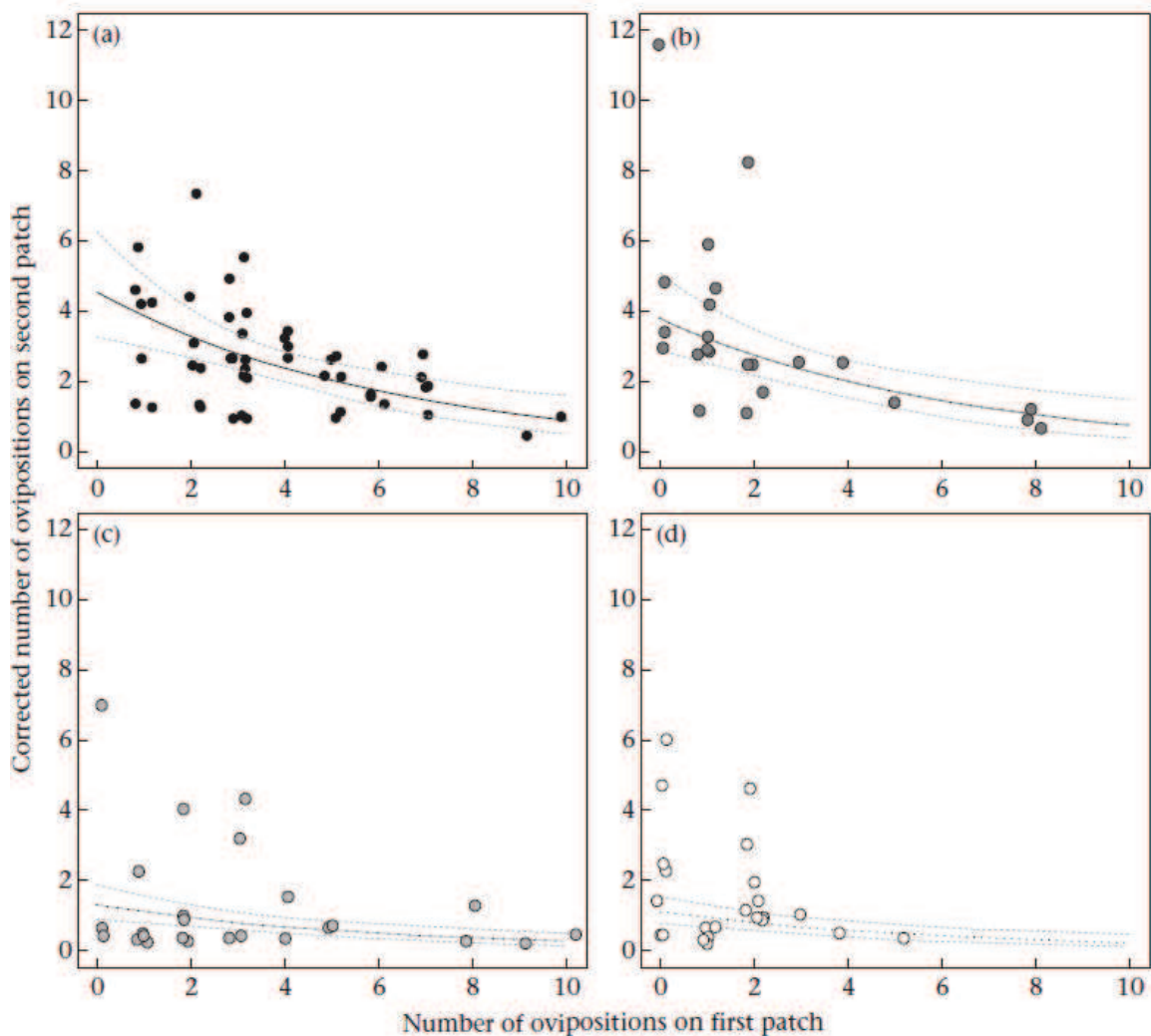
From the data obtained with the third patch of the series RRR and RRP, we tested whether females discriminated between R and P patches while visiting the third patch. Females laid significantly more eggs on R than on P third patches (Table 3). They spent an equivalent time on R and P third patches (Table 3).

Influence of experience of first two patches on third-patch behaviour

An analysis of data from the third patch of the series RRR, PPR, RPR and PRR allowed us to test the relative influence of experience on each of the first two patches. The more eggs the wasp laid on the first and second patches, the fewer eggs it laid on the third one (Fig. 3). No effects of kairomone levels or patch residence time on the first and second patches were detected (Table 3). The effect of the number of ovipositions in the first and second patches on the number of ovipositions in the third patch was similar, as shown by the deviance score of the model (Table 3) and the value of the GLM estimated coefficients (in first patch: coefficient + SE = $-0.249 + 0.048$; second patch: coefficient + SE = $-0.182 + 0.047$; Fig. 3b).

The higher the number of ovipositions on the first patch, the shorter the time spent on the third one. The number of eggs laid on the second patch had only a marginal influence on the residence time on the third patch. No effects of first- and second-patch kairomone levels or patch residence time were detected (Table 3).

Figure 2. Relationship between the corrected number of ovipositions performed on the second patch and the number of ovipositions performed on the first patch (experiment 1), according to the host density succession that the wasp met. (a) RR, (b) PR, (c) RP and (d) PP. P: poor patch (low host density: five hosts); R: rich patch (high host density: 15 hosts). Because of the (positive) effect of oviposition score (see Data Analysis section for a definition) on the number of ovipositions on the second patch, hiding the effect of first-patch ovipositions, here the corrected number of ovipositions is shown. It represents the number of ovipositions that would have been observed if all of the wasps had had the same egg load, tibia length, oviposition score and previous patch residence time. Curves show the predictions of the GLM for the corresponding data. A 95% pointwise confidence interval is drawn around each curve. Points were jittered to avoid overlapping.



Experiment 2: Sources of Past Information

To check whether the elevator disturbed the wasps' behaviour, we compared the probing rates in the first patch (i.e. the time invested in probing divided by the total time spent on the patch) when the elevator was in the high or low position (paired Wilcoxon test). We performed one analysis for fake poor patches and another one for fake rich patches.

The elevator did not disturb the wasps during first-patch exploitation: independently of the kairomone level, no significant difference was found between probing rates in the high and low positions of the platform (paired Wilcoxon test: fake rich patches: $V = 353$, $P = 0.20$, median, first and third quartiles (high position/low position) = 0.41/0.40, 0.36/0.35, 0.44/0.43; fake poor patches: $V = 313$, $P = 0.36$, median, first and third quartiles (high position/low position) = 0.29/0.29, 0.23/0.26, 0.34/0.35).

The analysis of patch residence time on the first patch allowed us to check whether females differentiated between manipulated rich and poor patches on the basis of kairomone level. Patch residence times on fake rich patches were significantly longer than on fake poor patches (Table 4).

An analysis of the number of eggs laid on the first patch allowed us to test whether the wasps laid as many eggs on manipulated poor as on manipulated rich patches. The number of ovipositions performed by the wasps was not different between the two kinds of first patches (high and low kairomone level, Table 2 and Table 4).

Identification of the source(s) of past information used

The analysis of the data obtained on the second patch aimed at identifying the source(s) of past information used by *V. canescens*. The number of ovipositions on the second patch was significantly lower when the number of eggs laid on the first patch was higher. No effect of the kairomone level or patch residence time on that patch was found (Table 4, Fig. 4).

The patch residence time on the second patch was not influenced by the kairomone level or patch residence time of the first patch. The influence of the number of ovipositions on the first patch was only marginally significant (Table 4).

DISCUSSION

When foraging on three successive host patches, the parasitoid wasp *V. canescens* adjusted its current patch exploitation according to its previous experience on both the first and second host patches, older and more recent information being weighted equally at the timescale tested. Of host kairomone level, number of eggs laid and patch residence time, three cues that are known to be used as current information, only the number of eggs laid on the previously visited patches seemed to be a past information source.

In accordance with the results of previous studies (Waage 1979 and Driessen et al. 1995), the wasps invested more time and eggs on patches with higher host density, that is, the wasps had available the information about current host density. This result is important because it allows us to consider that they can store this source of information, which may enable them to adjust adaptively their current behaviour to the environmental profitability they experienced. This discrimination ability persisted until the third patch.

Influence of Previous Foraging Experience

Use of past information raises the question of information weighting according to the

Table 3. Analysis of the number of ovipositions and patch residence time in experiment 2 according to the patch rank in the different host patch series. Note the importance of individual effect (oviposition score).

time elapsed since it was gathered and stored. In our results and given the timescale we

	<i>df</i>	Number of ovipositions		Patch residence time	
		Deviance	$P > \chi^2 $	Deviance	$P > \chi^2 $
First patch					
Individual effect					
Egg load	1	0.56	0.46	0.24	0.35
Tibia length	1	0.20	0.66	0.4	0.23
Oviposition score	1	33.94	<0.001	2.19	<0.01
Current patch					
Second patch					
Individual effect					
Kairomone level	1	0.04	0.84	8.38	<0.001
Egg load	1	0.00	0.98	0.3	0.25
Tibia length	1	0.12	0.73	0.62	0.10
Oviposition score	1	63.78	<0.001	3.65	<0.001
Previous patch					
Kairomone level	1	0.38	0.54	0.17	0.38
Number of ovipositions	1	22.29	<0.001	0.81	0.06
Patch residence time	1	0.06	0.81	0.08	0.55

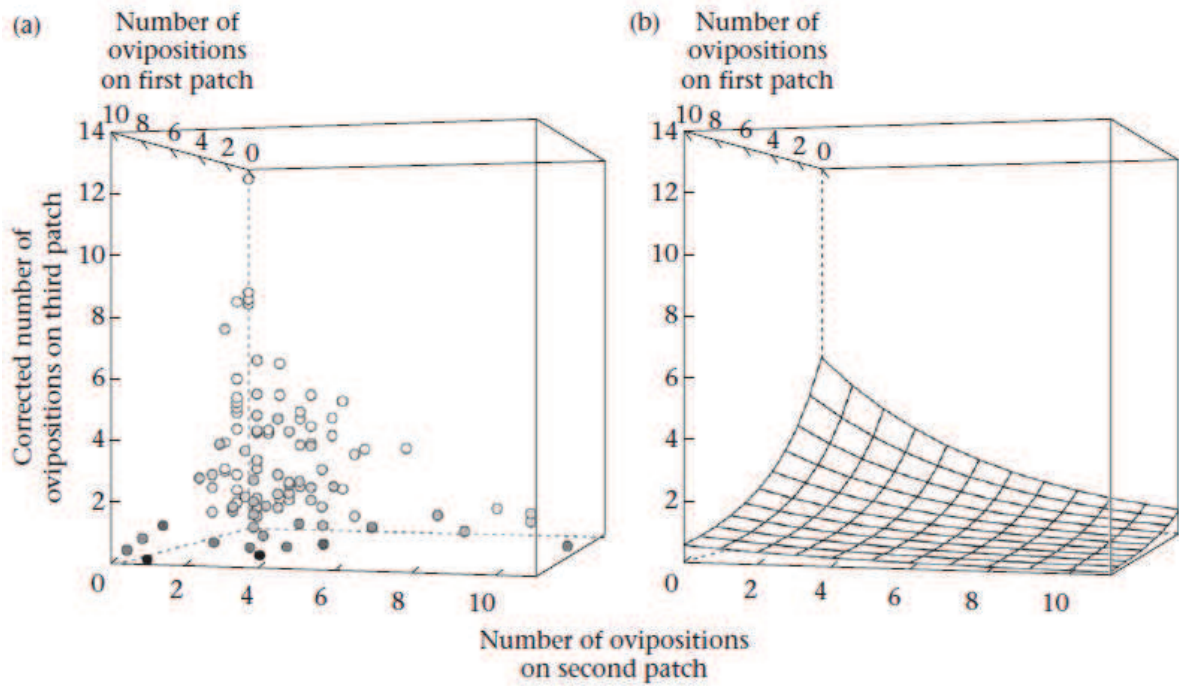


Figure 3. Relationship between the corrected number of ovipositions performed on the third patch and the number of ovipositions performed on the first and second patches (experiment 1). (a) Raw data. To enhance the depth perception, the points corresponding to a higher number of ovipositions in the first patch are filled with a darker grey. Points were jittered to avoid overlapping. (b) Predictions of the GLM for the corresponding data (see Data Analysis section). Because of the (positive) effect of oviposition score (see Data Analysis section for a definition) on the number of ovipositions on the third patch, hiding the effect of the first and second patch ovipositions, here the corrected number of ovipositions is shown. It represents the number of ovipositions that would have been observed if all of the wasps had had the same egg load, tibia length, oviposition score and previous patch residence time.

worked with in experiment 1 (mean patch residence time + SE = 9.14 + 0.37 min, and interpatch time of 7 min 30 s), older experience (from the first patch) has as much weight as more recent experience (from the second patch). This kind of continuous updating process has been demonstrated to take place in bumblebees. On a short timescale (3 h), they adaptively adjust their patch-leaving rules to the distribution of rewards experienced in a

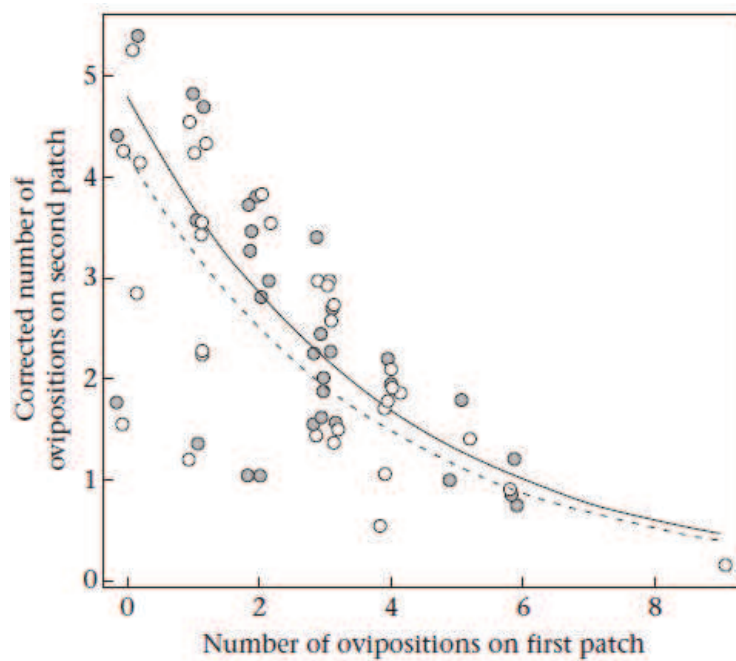


Figure 4. Relationship between the corrected number of ovipositions performed on the second patch and the number of ovipositions performed on the first patch (experiment 2), according to the first-patch kairomone level. Because of the (positive) effect of oviposition score (see Data Analysis section for a definition) on the number of ovipositions on the second patch, hiding the effect of first-patch ovipositions, here the corrected number of ovipositions is shown. It represents the number of ovipositions that would have been observed if all of the wasps had had the same egg load, tibia length, oviposition score and previous patch residence time. Curves show the predictions of the GLM for the corresponding data. Points were offset to avoid overlapping. Grey dots and full line: high kairomone level first patch; white dots and dashed line: low kairomone level first patch.

Bayesian-like manner, that is behaving as if they updated prior knowledge of the resource distribution to estimate the patch quality (Biernaskie et al. 2009).

In our experiments, the females laying more eggs on the previous patches oviposited less and spent less time searching for hosts on the current patch. Under the hypothesis that the number of eggs laid is a reliable cue of patch host density for females (Driessen et al. 1995) and then of environmental profitability, our results are concordant with Charnov's (1976) predictions: for a given travel time between patches, foragers invest less time and eggs in each

patch in profitable environments than in less profitable ones. Female wasps thus behave as if they were using adaptively an estimate of the whole environmental profitability experienced so far. Here, experiments were conducted on a short timescale relative to the animal's lifetime expectancy (2–3 weeks in laboratory conditions: Desouhant et al. 2005). The display of this behavioural plasticity on this timescale appears to be in phase with the pace of variation in host density (McNamara & Houston 1987). Indeed, significant variations in environmental host density are expected to occur within a time range of more than 1 day but less than the individual's lifetime (Skovgard et al. 1999 and Athanassiou and Saitanis 2006). This plasticity could be compared with that obtained by Tentelier et al. (2009), who hypothesized that in *L. testaceipes*, a parasitoid experiencing a relatively stable habitat during its short life (2.56 days at 25 °C in the laboratory; van Steenis 1994), only the very first piece of information to be gathered is used. Of course, we are not in a position to predict how *V. canescens* balances consecutive pieces of past information on a larger timescale: further experiments with longer series of patches or longer resting times are needed. Nevertheless, because significant variations are expected to happen within an individual's lifetime, we hypothesize that giving more weight to more recent than to older information, that is, forgetting potentially obsolete older information, may be adaptive.

An alternative explanation for the observed decrease in investment (eggs laid and time spent) with the rank of the exploited patch could be that the wasps cannot perceive the transitions and exploit the patch series as if they were on a single large patch. In that case, oviposition rate should decrease with time spent on a patch and tendency to leave the patch should increase with time because females avoid laying in already parasitized hosts. Several points suggest that this explanation is unlikely. First, females left the patch on their own, as in experiments with single patches (as in Driessen et al. 1995). Second, during the resting time, the wasps did not have accessible any host odour: their olfactory landscape should then give them a cue of patch desertion. Last, they could not find any of their own chemical traces on a patch they began to exploit (Bernstein & Driessen 1996): this absence should indicate to them that they were exploiting a new patch. Nevertheless, one could argue that resting times were too short to allow the wasp's antennae to become resensitized to kairomones. Such a sensitization/desensitization mechanism was hypothesized in previous studies to explain the effect of travel time on patch residence time (Waage 1979 and Thiel and Hoffmeister 2004). Our results give little support to this hypothesis. Indeed, if the wasps entered the patch with kairomone-saturated antennae, no behavioural disparity should have been found between high and low kairomone level in current patches. Furthermore, if the wasps entered the patch with partially saturated antennae, for those coming from rich patches with a higher saturation level,

we should have found an effect of the kairomone level of the previously visited patch on the current behaviour.

Sources of Past Information

In the second experiment, among the set of available sources of information known to be used as current information, the number of eggs laid on the previous patch clearly influenced the wasp's behaviour on the current patch. In contrast with this result, the kairomone level of the previous patch and the previous patch residence time seem not to be used as main past information sources. This result raises questions about the nature of the process involved. Is it a cognitive process? It also raises the issue of the informational value of each of these three cues in the ecological context of host patch exploitation.

While kairomone level is positively correlated with the initial motivation to stay on and exploit a host patch (Iwasa et al. 1981 and Driessen et al. 1995), kairomone levels of patches visited previously had no effect on the wasp's current behaviour. This result contradicts the involvement of olfactory information and thus sheds doubt on the involvement of any cognitive process. Other mechanisms could explain the negative correlation between the number of eggs laid in previous patches and ovipositions on the current one. First, the effect of the previous number of ovipositions could be caused by a decrease in egg load pressure. In three *Drosophila* species, an increase in ovarian pressure is associated with an increase in oviposition rate (Horton and Krysan 1991 and Takahashi 2007). Second, after exploiting several patches, females could be egg limited, which has been shown to be related to diminishing oviposition rates (Casas et al. 2000). Both explanatory hypotheses seem implausible. Indeed, the number of eggs laid on the successive patches ($2.58 + 0.22$ eggs on average + SE, see also Table 1 and Table 2) seems insufficient to generate a decrease in egg load pressure or an egg limitation condition: at the end of the trials in experiments 1 and 2, wasps had on average (mean + SE) $99.8 + 2.16$ and $117.3 + 3.48$ mature eggs in their ovaries, respectively. Moreover, potential effects of these two mechanisms are not consistent with the lack of statistical effect of egg load on patch exploitation behaviours (Table 3 and Table 4). We are not able to conclude at this stage whether in *V. canescens* the use of past information relies on a cognitive process or not. We can only state that females behave as if they use an estimate of environmental profitability based on the egg-laying performance they experienced so far. In the same vein, some animals seem to use Bayesian estimation of environmental parameters even if they do not calculate any probability (McNamara and Houston 1980 and McNamara et al. 2006).

The results of experiment 2 provide information on the reliability of the cues we tested in the context of host foraging. Driessen et al. (1995) clearly showed that kairomone level is related to the motivation to continue searching for hosts on a patch. But this cue does not indicate the accessibility of host larvae (more or less deeply concealed in their food substrate) nor their quality (e.g. parasitism status). Kairomone level may also fluctuate with variables other than host density such as the amount of time the host larvae were feeding at the same place in the substrate. Moreover, each female also suffers from runs of good or bad luck, leading to discrepancies in its oviposition performance. Thus, kairomone level predicts the expected number of larvae to be parasitized, but does not necessarily match the wasp's performance. Unlike kairomone level, the number of ovipositions integrates all of these variables. Moreover the number of eggs laid depends on the wasp's physiological state and environmental variables (Amat et al. 2006). Consequently it appears to depict the environmental profitability experienced by the wasp far better than kairomone level. Even if the wasp is not able to count the eggs laid, several mechanisms such as hormonal change (Casas et al. 2009) may provide information to the wasps about egg-laying events. This lack of previous kairomone level effect could be paralleled with one result of Driessen & Bernstein (1999), who found that each oviposition affected the patch-leaving tendency independently from the kairomone concentration.

One could also interpret the effect of previously laid eggs as the wasps avoiding future egg limitation. High oviposition rate in early life could indicate to the wasp that such a situation may occur in forthcoming days. But this explanation is unlikely here, given the synovigenic nature of *V. canescens* and the number of eggs it can produce during its lifetime (up to 560: Roberts & Schmidt 2004), even under unfavourable conditions (e.g. starvation or low host density, Pelosse et al. 2011).

Despite the fact that patch residence time is a major determinant of lifetime reproductive success in parasitoids (van Alphen et al. 2003), *V. canescens* did not use previous patch residence times as past information. This result is all the more surprising as (1) numerous insect species, including bees and parasitoids, can sense the passage of time elapsed (Schmidt and Smiths 1987, Boisvert and Sherry 2006, Skorupski and Chittka 2006, Tentelier et al. 2006 and Thiel 2011), (2) as a 'rate maximizer', *V. canescens* is expected to be under selection to maximize the number of offspring produced per unit of time (Wajnberg 2006) and (3) previous studies on *V. canescens* are consistent with the assumption of sensitivity to time: thelytokous *V. canescens* modulate their behaviour according to the time already spent on the current patch (Driessen et al. 1995) and to the time elapsed between patches, even in the absence of energetic expenditure (Thiel et al. 2006 and Liu et al. 2009). We suspect that this

result may be linked to our experimental set-up: time spent foraging for hosts may play an informational role on larger timescales and/or for longer previous patch residence times, possibly encountered in anthropic conditions (C. Bernstein, personal observation). Moreover, the lack of effect of previous patch residence times on current patch exploitation may be caused by strong effects of current ovipositions (Driessen & Bernstein 1999) and short resting times between two successive patches on the wasp's tendency to leave the patch (Thiel 2011).

The lack of effect of previous patch residence times, together with the fact that the more eggs a wasp laid in a previous patch the fewer it laid on a subsequent one, may also lead to a conceptual framework other than rate maximizing. The short resting times experienced by the wasps in relation to their lifetime expectancy could indicate a short distance between neighbouring patches (Liu et al. 2009). The negative correlation between previous and subsequent number of ovipositions could then be interpreted as the wasps avoiding laying too many eggs in a small area as a risk-spreading strategy. From this point of view, patch residence time does not appear to be a crucial variable, a lack of effect being potentially expected.

Our results show that *V. canescens* is able to update continuously the information it gathers, at least on a short timescale. This finding confirms that parasitoid insects are good biological models to investigate Bayesian use of information with the distinctive feature that they also have available external cues (e.g. kairomone concentration) to estimate patch resource quality (Pierre & Green 2008). Finally, our results show that, contrary to what is usually expected, patch residence time in previously visited patches is not relevant for deciding how to exploit a patch of resources.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Alex Kacelnik, David Stephens, Guillaume Légise and two anonymous referees for their valuable comments on the manuscript. Thanks to Stéphane Delmotte, Mado Humblot, Bruno Spataro and Vincent Foray for their technical assistance for experiment 2. Comments of Fabien Subtil and David Fouchet on statistics were much appreciated. We thank also Vincent Mercier from INRA Gotheron for allowing us to conduct experiments and catch wasps. We thank Sandrine Sauzet and François Débias for their help in insect rearing. This research was partially funded by ANR 'jeunes chercheuses, jeunes chercheurs' (no. JCJC06_138616) allocated to E.D.

REFERENCES

- Amat, I., Castelo, M., Desouhant, E. & Bernstein, C.** 2006. The influence of temperature and host availability on the host exploitation strategies of sexual and asexual parasitic wasps of the same species. *Oecologia*, 148, 153-161.
- Amat, I., Desouhant, E. & Bernstein, C.** 2009. Differential use of conspecific-derived information by sexual and asexual parasitic wasps exploiting partially depleted host patches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 563-572.
- Athanassiou, C. G. & Saitanis, C. J.** 2006. Spatiotemporal clustering and association of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera : Pyralidae) and two of its parasitoids in bulk-stored wheat. *Journal of Economic Entomology*, 99, 2191-2201.
- Bernstein, C. & Driessen, G.** 1996. Patch-marking and optimal search patterns in the parasitoid *Venturia canescens*. *Journal of Animal Ecology*, 65, 211-219.
- Biernaskie, J. M., Walker, S. C. & Gegear, R. J.** 2009. Bumblebees learn to forage like bayesians. *American Naturalist*, 174, 413-423.
- Birkhead, T. R., Fletcher, F. & Pellatt, E. J.** 1998. Sexual selection in the zebra finch *Taeniopygia guttata*: condition, sex traits and immune capacity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 44, 179-191.
- Blumstein, D. T. & Daniel, J. C.** 2007. *Quantifying Behavior the JWatcher Way*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Boisvert, M. J. & Sherry, D. F.** 2006. Interval timing by an invertebrate, the bumble bee *Bombus impatiens*. *Current Biology*, 16, 1636-1640.
- van Buskirk, J.** 2002. Phenotypic lability and the evolution of predator-induced plasticity in tadpoles. *Evolution*, 56, 361-370.
- Casas, J., Nisbet, R. M., Swarbrick, S. & Murdoch, W. W.** 2000. Eggload dynamics and oviposition rate in a wild population of a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology*, 69, 185-193.
- Casas, J., Vannier, F., Mandon, N., Delbecq, J. P., Giron, D. & Monge, J. P.** 2009. Mitigation of egg limitation in parasitoids: immediate hormonal response and enhanced oogenesis after host use. *Ecology*, 90, 537-545.
- Castelo, M. K., Corley, J. C. & Desouhant, E.** 2003. Conspecific avoidance during foraging in *Venturia canescens* (Hymenoptera : Ichneumonidae): The roles of host presence and conspecific densities. *Journal of Insect Behavior*, 16, 307-318.
- Charnov, E. L.** 1976. Optimal foraging, marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136.

- Corbet, S. A.** 1971. Mandibular gland secretion of larvae of flour moth, *Anagasta kuehniella*, contains an epideictic pheromone and elicits oviposition movements in a hymenopteran parasite. *Nature*, 232, 481-484.
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephens, D. W.** 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 187-193.
- Desouhant, E., Driessen, G., Amat, I. & Bernstein, C.** 2005. Host and food searching in a parasitic wasp *Venturia canescens*: a trade-off between current and future reproduction? *Animal Behaviour*, 70, 145-152.
- Desouhant, E., Driessen, G., Lapchin, L., Wielaard, S. & Bernstein, C.** 2003. Dispersal between host populations in field conditions: navigation rules in the parasitoid *Venturia canescens*. *Ecological Entomology*, 28, 257-267.
- Desouhant, E., Navel, S., Foubert, E., Fischbein, D., They, M. & Bernstein, C.** 2010. What matters in the associative learning of visual cues in foraging parasitoid wasps: colour or brightness? *Animal Cognition*, 13, 535-543.
- Driessen, G. & Bernstein, C.** 1999. Patch departure mechanisms and optimal host exploitation in an insect parasitoid. *Journal of Animal Ecology*, 68, 445-459.
- Driessen, G., Bernstein, C., Vanalphen, J. J. M. & Kacelnik, A.** 1995. A count-down mechanism for host search in the parasitoid *venturia-canescens*. *Journal of Animal Ecology*, 64, 117-125.
- Dukas, R.** 1998. *Cognitive Ecology: the Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*. Chicago: University of Chicago Press.
- Gould, J. L.** 1993. Ethological and comparative perspectives on honey bee learning. In: *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives* (Ed. by D. R. Papaj & A. C. Lewis), pp. 18-50. London: Chapman & Hall.
- Harvey, J. A., Harvey, I. F. & Thompson, D. J.** 1995. The effect of host nutrition on growth and development of the parasitoid wasp *Venturia canescens*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 75, 213-220.
- Harvey, J. A., Harvey, I. F. & Thompson, D. J.** 2001. Lifetime reproductive success in the solitary endoparasitoid, *Venturia canescens*. *Journal of Insect Behavior*, 14, 573-593.
- Heiling, A. M. & Herberstein, M. E.** 2004. Predator-prey coevolution: Australian native bees avoid their spider predators. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 271, S196-S198.
- Hoedjes, K. M., Kruidhof, H. M., Huigens, M. E., Dicke, M., Vet, L. E. M. & Smid, H. M.** 2011. Natural variation in learning rate and memory dynamics in parasitoid

- wasps: opportunities for converging ecology and neuroscience. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278, 889-897.
- Horton, D. R. & Krysan, J. L.** 1991. Host acceptance behavior of pear psylla (Homoptera, Psyllidae) affected by plant-species, host deprivation, habituation, and eggload. *Annals of the Entomological Society of America*, 84, 612-627.
- Iwasa, Y., Higashi, M. & Yamamura, N.** 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist*, 117, 710-723.
- Liu, Y. Q., Bernstein, C. & Thiel, A.** 2009. Travel duration, energetic expenditure, and patch exploitation in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 1459-1469.
- Liu, X. & Davis, R. L.** 2006. Insect olfactory memory in time and space. *Current Opinion in Neurobiology*, 16, 679-685.
- Lorenz, K. 1965/1970.** *Über tierisches und menschliches Verhalten*. München: Piper. Translated by R. D. Martin as *Studies in Animal and Human Behavior*. London: Methuen.
- Lucchetta, P., Bernstein, C., They, M., Lazzari, C. & Desouhant, E.** 2008. Foraging and associative learning of visual signals in a parasitic wasp. *Animal Cognition*, 11, 525-533.
- Lucchetta, P., Desouhant, E., Wajnberg, E. & Bernstein, C.** 2007. Small but smart: the interaction between environmental cues and internal state modulates host-patch exploitation in a parasitic wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1409-1418.
- Lukas, J., Bernstein, C., Gu, H. N. & Dorn, S.** 2010. Could different environmental conditions select for different flight characteristics in sexual and asexual parasitoid *Venturia canescens*? *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 136, 80-88.
- Mangel, M.** 1993. Motivation, learning, and motivated learning. In: *Insect Learning. Ecological and Evolutionary Perspectives* (Ed. by D. R. Papaj & A. C. Lewis), pp. 158-173. London: Chapman & Hall.
- McNamara, J. M., Green, R. F. & Olsson, O.** 2006. Bayes' theorem and its applications in animal behaviour. *Oikos*, 112, 243-251.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I.** 1987. Memory and the efficient use of information. *Journal of Theoretical Biology*, 125, 385-395.
- McNamara, J. & Houston, A.** 1980. The application of statistical decision-theory to animal behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 85, 673-690.
- Mery, F. & Burns, J. G.** 2010. Behavioural plasticity: an interaction between evolution and experience. *Evolutionary Ecology*, 24, 571-583.

- Mery, F. & Kawecki, T. J.** 2005. A cost of long-term memory in *Drosophila*. *Science*, 308, 1148-1148.
- Moran, N. A.** 1992. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist*, 139, 971-989.
- Muratori, F., Boivin, G. & Hance, T.** 2008. The impact of patch encounter rate on patch residence time of female parasitoids increases with patch quality. *Ecological Entomology*, 33, 422-427.
- Papaj, D. R. & Prokopy, R. J.** 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 34, 315-350.
- Papaj, D. R. & Lewis, A. C.** 1993. *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives*. London: Chapman & Hall.
- Papini, M. R.** 2002. Pattern and process in the evolution of learning. *Psychological Review*, 109, 186-201.
- Pelosse, P., Bernstein, C. & Desouhant, E.** 2007. Differential energy allocation as an adaptation to different habitats in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Evolutionary Ecology*, 21, 669-685.
- Pelosse, P., Jervis, M. A., Bernstein, C. & Desouhant, E.** 2011. Does synovigeny confer reproductive plasticity upon a parasitoid wasp that is faced with variability in habitat richness? *Biological Journal of the Linnean Society*, 104, 621-632.
- Pfennig, K. S. & Tinsley, R. C.** 2002. Different mate preferences by parasitized and unparasitized females potentially reduces sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 399-406.
- Pierre, J. S. & Green, R. F.** 2008. A Bayesian approach to optimal foraging in parasitoids. In: *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids* (Ed. by E. Wajnberg, C. Bernstein & J. J. M. van Alphen), pp. 357-383. London: Blackwell.
- Potting, R. P. J., Snellen, H. M. & Vet, L. E. M.** 1997. Fitness consequences of superparasitism and mechanism of host discrimination in the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 82, 341-348.
- Roberts, H. L. S. & Schmidt, O.** 2004. Lifetime egg maturation by host-deprived *Venturia canescens*. *Journal of Insect Physiology*, 50, 195-202.
- Rogers, D.** 1972. Ichneumon wasp *Venturia canescens* - oviposition and avoidance of superparasitism. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 15, 190-194.
- Salt, G.** 1976. Hosts of *Nemeritis canescens*, a problem in host specificity of insect parasitoids. *Ecological Entomology*, 1, 63-67.

- Schmidt, J. M. & Smiths, J. J. B.** 1987. Short interval time measurement by a parasitoid wasp. *Science*, 237, 903-905.
- Sirot, E., Ploye, H. & Bernstein, C.** 1997. State dependent superparasitism in a solitary parasitoid: Egg load and survival. *Behavioral Ecology*, 8, 226-232.
- Skorupski, P. & Chittka, L.** 2006. Animal cognition: An insect's sense of time? *Current Biology*, 16, R851-R853.
- Skovgard, H., Holst, N. & Nielsen, P. S.** 1999. Simulation model of the Mediterranean flour moth (Lepidoptera : Pyralidae) in Danish flour mills. *Environmental Entomology*, 28, 1060-1066.
- van Steenis, M. J.** 1994. Intrinsic rate of increase of *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hym, Braconidae), a parasitoid of *Aphis gossypii* Glover (Hem, Aphididae) at different temperatures. *Journal of Applied Entomology-Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie*, 118, 399-406.
- Stephens, D. W.** 1989. Variance and the value of information. *American Naturalist*, 134, 128-140.
- Stephens, D. W.** 1991. Change, regularity, and value in the evolution of animal learning. *Behavioral Ecology*, 2, 77-89.
- Stephens, D. W.** 1993. Learning and behavioral ecology: incomplete information and environmental predictability. In: *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives* (Ed. by D. R. Papaj & A. C. Lewis), pp. 195-218. London: Chapman & Hall.
- Takahashi, K. H.** 2007. The effect of travel time on oviposition behavior and spatial egg aggregation: experiments with *Drosophila*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 124, 241-248.
- Tentelier, C., Desouhant, E. & Fauvergue, X.** 2006. Habitat assessment by parasitoids: mechanisms for patch use behavior. *Behavioral Ecology*, 17, 515-521.
- Tentelier, C., Lacroix, M. N. & Fauvergue, X.** 2009. Inflexible wasps: the aphid parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* does not track multiple changes in habitat profitability. *Animal Behaviour*, 77, 95-100.
- Thiel, A.** 2011. How to measure patch encounter rate: decision-making mechanisms in the parasitic wasp *Asobara tabida*. *Animal Cognition*, 14, 73-82.
- Thiel, A., Driessen, G. & Hoffmeister, T. S.** 2006. Different habitats, different habits? Response to foraging information in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 614-623.
- Thiel, A. & Hoffmeister, T. S.** 2004. Knowing your habitat: linking patch-encounter rate and patch exploitation in parasitoids. *Behavioral Ecology*, 15, 419-425.

Thiel, A. & Hoffmeister, T. S. 2006. Selective information use in parasitoid wasps. *Animal Biology*, 56, 233-245.

Partie 2.2

Apprentissage, mémoire et milieu de vie

CHAPITRE 4

MEMORY AND LEARNING VS. HABITAT FEATURES: A GLANCE WITHIN A PARASITOID SPECIES

Lucie Froissart¹, Sandrine Sauzet¹, Martin Giurfa² and Emmanuel Desouhant¹

In prep.

¹ Université de Lyon, Université Lyon 1, CNRS, UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive.

² Centre de Recherches sur la Cognition Animale, UMR 5169, Université Paul Sabatier.

ABSTRACT

Differences in learning and memory dynamics between populations are suspected to result from differences in ecological needs. This hypothesis can be tested using comparative studies. Populations of the parasitoid wasp *Venturia canescens* are split into two reproductive modes (strains) living in contrasting habitats: arrhenotokous wasps live in the wild (generally orchards), whereas thelytokous ones live mostly in stored-products buildings. This species thus represents a relevant biological model for understanding the relationship between the ecological constraints faced by a species and the features of its memory and learning ability. Using classical conditioning in two experiments, we analyzed in both strains the temporal dynamics of the memory trace formed after an olfactory spaced-trial conditioning and tested whether the memory trace is due to an associative or non-associative learning process. We concluded that an increased response to a conditioned stimulus relative to that of naïve wasps could be attributed to a combination of non-associative and associative learning. We discussed the differences between the two strains in learning ability and memory dynamics as a function of their costs and benefits in the preferential habitats of each strain.

KEYWORDS

Learning; classical conditioning; memory dynamics; evolution; Hymenoptera; *Venturia canescens*

Authors' contribution: LF & ED: original idea; LF & ED designed research; LF & SS performed research; LF analysed data; and LF, MG & ED wrote the paper.

Phylogenetically distant animals share similarities in the basic traits that define learning and memory, from the dynamics of memory phases to the underlying neural and genetic pathways (Barco et al. 2006, Stough et al. 2006). However, differences in specific learning and memory features exist between closely related taxa, such as in the case of learning rates (Ratcliffe et al. 2003) or duration of memory retention (Smid et al. 2007, van den Berg et al. 2011). Such differences may reflect ecological and evolutionary differences between related taxa and may constitute, therefore, species-specific adaptations to different life styles (Menzel 1999).

The idea that ecological constraints shape memory and learning features is primarily supported by observational data. In the honeybee *Apis mellifera*, the dynamics of memory phases is correlated with the dynamics of foraging cycles, with short travels between flowers inside a patch corresponding to short-term memories (STM) and foraging bouts occurring after weeks or overwintering months, to long-term memories (LTM, Menzel 1999). Theoretical works also predict that ecological conditions, such as the speed of changes or the spatial distribution of resources, should influence the duration of information retention in memory (e.g. McNamara and Houston 1987, Hirvonen et al. 1999, Eliassen et al. 2009): fast changes favor short lasting memories, whereas spatial heterogeneity promotes longer memory traces. At last, comparative studies between closely related species that do not share the same environment allow researchers to test whether environmental specificities can be paralleled with learning and memory differences (Menzel 2001, Hoedjes et al. 2011).

Parasitoid insects (whose larvae develop at a host's expense, generally another arthropod) are relevant for such comparative studies (Hoedjes et al. 2011). These insects represent a highly ecologically diverse group (Godfray 1994) and show remarkable learning abilities (e.g. Schurmann et al. 2009, van Nouhuys and Kaartinen 2008, Tentelier et al. 2006). Moreover, the study of their learning and memory properties has revealed natural variations among species. For instance, a series of studies examined the learning ability and memory dynamics of two closely related *Cotesia* species and strongly suggested that adaptation to different host distributions led to different memory dynamics (Geervliet et al. 1998, Bleeker et al. 2006, Smid et al. 2007, van der Berg et al. 2011). Although these studies focused on the interspecific level, one can expect variations in learning ability and memory dynamics at the intraspecific level, providing that the populations live in different conditions. So far, in parasitoids, only one study using the *Drosophila* parasitoid *Leptopilina heterotoma* has compared the learning ability of individuals from two populations differing by the presence of a

competitor. Unexpectedly, no difference was found between the populations (Kaiser et al. 2009).

The hymenopteran parasitoid *Venturia canescens* G. (Hymenoptera: Ichneumonidae) offers the opportunity to compare learning in two populations that live in contrasting environments. In this species, two reproductive modes are found: arrhenotoky (males arise from unfertilized eggs and females from fertilized eggs) and thelytoky (obligate parthenogenesis that produces only females). Individuals of both strains share the same geographical areas (Beukeboom et al. 1999, Schneider et al. 2002), but each lives in a distinct preferential habitat, thus experiencing divergent selective pressures (Pelosse et al. 2007, Amat et al. 2006, 2009, Lucchetta et al. 2007, Thiel et al. 2006). Arrhenotokous wasps live exclusively outdoors, in orchards (E.D. personal observation, Schneider et al. 2002), where they face a homogeneous host distribution at low density. Host larvae are concealed in fruits, with each infested fruit holding only one or two larvae (Driessen and Bernstein 1999). Thelytokous wasps, although sometimes co-occurring with arrhenotokous wasps in the wild (Amat 2004, Schneider et al. 2002), are mostly found in stored-product buildings, such as mills or granaries. In these environments, hosts are aggregated in patches and can reach much higher densities than in the wild (Bowditch and Madden 1996). Thus, in the wild, finding hosts requires numerous and longer travels (Desouhant et al. 2003) while finding indoor hosts requires less and shorter travels. Indoor conditions should also provide wasps with more stable, less heterogeneous ecological conditions than the field. Learning environmental cues, like olfactory cues, that facilitate host-finding at a distance leading to time-, energy- and risk-saving (Papaj and Vet 1990), should then enhance individual fitness more significantly in the field than in building-dwelling populations. We thus predict that arrhenotokous wasps are better at learning such cues than thelytokous ones. The duration of memory resulting from the learning process depends on the balance between the value of information—that is, the benefit of learning (Eliassen et al. 2007, 2009)—and the cost of storing information, which can be physiological (Mery and Kawecki 2005) or ecological (the cost of using wrong or out-of-date information, Dukas 1998). Assessing this balance is not straightforward and prevents predictions of which strain should retain information for a longer time.

We investigated learning ability and memory duration in both strains of *V. canescens* within the framework of classical olfactory conditioning (Pavlov 1924) in which animals learn to associate an originally neutral stimulus (the conditioned stimulus or CS) with a biologically relevant stimulus (the unconditioned stimulus or US). Wasps of both strains were trained to associate an artificial odor that did not elicit spontaneous responses (CS) with the odor of a host that triggers spontaneous approaches and landings (US). The association was reinforced

by allowing the wasps to oviposit in the presence of both odours. In a first experiment, we compared learning ability and memory duration of arrhenotokous and thelytokous females by measuring responses to the CS from half an hour to 48 h after conditioning. These responses were compared to those of naïve individuals that were not conditioned. In a second experiment, we evaluated separately the effects of oviposition and CS exposure on learning in order to dissect the contributions of these processes to learning and memory in both arrhenotokous and thelytokous females: females were exposed either to the CS or to the US alone and their response toward the CS was measured 24h later, and compared to that of naïve and classically conditioned individuals.

MATERIAL AND METHODS

Biological material

Venturia canescens is a solitary (i.e., at most, one adult emerges from a parasitized host) endoparasitoid of lepidopteran larvae, mainly Pyralidae (Salt 1976, Harvey and Thompson 1995). These wasps are synovigenic (i.e., produce eggs throughout adult life, Pelosse et al. 2011) and time- rather than egg-limited (i.e., they die without laying their whole egg production, Pelosse et al. 2010, 2011). *V. canescens* females search for hosts that are concealed in the substrate (stored products or fruits) by probing the host-contaminated substrate with their ovipositor. The females respond innately to host kairomones, a mandibular gland secretion that the host deposits in its food medium (Thorpe and Jones 1937, Corbet 1971, Mudd and Corbet 1973). In addition to guiding parasitoids to hosts at a distance (Castelo et al. 2003), this substance elicits oviposition behaviours (drumming the substrate with antennae and probing into it with the ovipositor). Without these kairomones, a wasp does not try to oviposit even in the presence of a host larva (L.F. personal observation). Oviposition is recognized based on a characteristic movement of the abdomen called ‘cocking’, which follows egg-laying (Rogers 1972, Amat et al. 2003). Learning ability was only studied in thelytokous females, which are known to be able to learn odorant and visual cues in the contexts of host- and food-searching, respectively (Arthur 1971, Lucchetta et al. 2008, Desouhant et al. 2010).

In these experiments, we used two strains of wasps (one of each reproductive mode) originated from individuals captured near Valence, France (GPS coordinates: N44 58.344 E4 55.659, alt. 180 m; Institut National de la Recherche Agronomique field station “Gotheron”) in summer 2008, during a large field sampling. The experiments were conducted between July 2010 and February 2011. The wasps were reared on *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera:

Pyralidae) larvae. Host larvae were obtained from a mass-rearing facility in Antibes (Biotop, France) and grown on wheat semolina. *Venturia canescens* females attack *E. kuehniella* larvae from the second to the fifth instar stage of the larvae (Harvey and Thompson 1995). The parasitoids and hosts were kept in a controlled environment (rearing conditions: $25\pm 1^\circ\text{C}$, $75\pm 5\%$ relative humidity and 12 h:12 h light:dark).

For the experiments, the wasps were isolated immediately after their emergence in a plastic tube (30 mm diameter, 70 mm height). They were provided with water and fed with 50% water-diluted honey 24 hours after emergence. All of the wasps were kept in the rearing conditions in a room without any host odor until the experiments began.

Experiment 1: Learning ability and memory duration

We aimed to compare the shape of the memory trace left after a classical (Pavlovian) olfactory conditioning in both the arrhenotokous and thelytokous strains. The conditioned wasps were trained to associate host kairomones (the US) with an artificial odor (the CS). Then, in a choice experiment (“test session”), we compared the behavioral response toward the artificial odor of the conditioned wasps and wasps that had never encountered the CS. This comparison was conducted at different time intervals after training (from half an hour to 2 days).

Wasp training procedure

The day after emergence, female wasps of each strain were randomly assigned to 2 groups: “naïve” (control) and “conditioned”. The naïve wasps were kept in their emergence tube, in the rearing conditions, in a room free of both the US and the CS. The conditioned wasps were submitted to a “training session”.

The training session consisted of three “training trials” spaced 30 min apart. Such spaced training is known to favor long-term memory formation (Carew and Sahley 1986, Menzel et al. 1993, 2001). During a training trial, a single wasp was deposited on a “training patch”, where it was allowed to oviposit once in the presence of both the US and the CS. Furfuryl heptanoate (“FFH”, Sigma-Aldrich) was chosen as the CS. This synthetic odorant molecule has been previously used successfully as a CS in classical conditioning experiments on the parasitoid *Nasonia vitripennis* (Müller et al. 2006).

A training patch was created by laying 100 fourth-instar larvae (without food medium and hence without host kairomone) on a plastic Petri dish (5 mm deep, 55 mm diameter) that

was covered by a veil (i.e. a mesh layer) to prevent the larvae from escaping. A veil with 5 μL of 1% alcohol-diluted FFH and one holding 200 μL of a host kairomone solution were then tightened on the first layer. The host kairomone solution was obtained by washing host-contaminated semolina with a 50% acetone and 50% alcohol solution. The solution was deposited the day before the experiment and left to dry for approximately 24 h (adapted from Mudd and Corbet 1973). The veils and the larvae were renewed every 30 min (a given wasp never oviposited twice in the same patch, but 12 to 15 wasps were successively trained on the same patch). A post-hoc analysis showed that learning was not affected by the number of wasps that had previously laid an egg on the training patch (data not shown).

Once on the training patch, most of the wasps immediately drummed the veils with their antennae and started probing the layers with their ovipositor. Because of the high number of host larvae in the training patch, oviposition usually occurred within a few seconds after the beginning of probing (approximately 10 sec). Each wasp was removed gently once the cocking movement, enabling the observer to recognize oviposition, happened. The wasp was then kept in its emergence tube until the next training trial or the testing session in the rearing conditions in a room free of host kairomones and FFH. Any wasps that did not cock within 3 min were discarded. Combining the strains and the three trials, this procedure yielded a median time needed to cock of 43 sec (mean of 48.8 sec).

The training trials were performed inside a plastic-net box (30x30x30 cm) in the same temperature and humidity conditions as rearing. The training trial of an arrhenotokous wasp was followed by one of a thelytokous wasp. Each day, the whole training session took place between 10:00 AM and 12:00 AM.

Test session

During the test session, each wasp of the conditioned group was proposed a choice between FFH and no odour in an olfactometer (see below) at a given time interval after their last training trial. The choice behaviour of each wasp was compared to the response of same-aged naïve wasp, which was tested immediately before or after (± 10 min).

The olfactometer was a glass Y-shaped tube (foot length: 24 cm, arm length: 11 cm, angle between arms: 80°, inner diameter: 35 mm; see Desouhant et al. 2005). Each arm of the tube was connected to a “target chamber”, a 7-cm glass tube in which odour sources could be placed. A pump produced laminar airflow from the arms to the base at a speed of 20 $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$. The air was filtered through activated charcoal. Lighting came from a daylight tube that was placed beyond and 90 cm above the target chambers. To ensure a symmetrical visual

environment devoid of any feature that could attract the wasps, the olfactometer was placed in the center of a white-painted wooden box (200x140 cm and 70 cm high).

The odour sources consisted of ten pieces of 5-mm diameter filter paper fixed with a needle hanging on a plastic cork placed in each target chamber. On one side of the olfactometer, each piece of filter paper was soaked with 5 μ L of 1% alcohol-diluted FFH (hereafter called the “FFH side”). On the other side, the pieces of filter paper were left free of any compound (hereafter called the “no-odor side”). The olfactometer was cleaned with water and detergent (Microson, Fisher Scientific) at most every 1.5 h (each 15 tested wasps) and carefully dried. The position (left or right of the Y tube) of each target chamber was randomized each day to control for a potential side effect.

The tested wasps were individually introduced into the olfactometer through a hole near the base of the olfactometer. A wasp was considered to have made a choice when it reached one or the other target chamber. The choice of the wasp (FFH side *vs.* no-odour side) as well as the time needed to choose was recorded because choice accuracy can be influenced by choice speed (Chittka et al. 2009). Wasps that did not move within 3 min or did not reach a target chamber within 5 min were discarded. All of the tests were conducted between 11:30 AM and 04:00 PM in the same temperature and humidity conditions as rearing. Preliminary experiments ensured that for both of the strains, the wasps’ choice was random in the olfactometer in the absence of odour (data not shown).

Wasps were tested for their response to FFH after 30 min, 1 h, 2 h, 4 h (\pm 2 min), 26 h or 51 h (\pm 20 min). Because the last training trial happened for all of the wasps between 11:00 and 12:00, for a given tested time interval, the wasps were always tested in the Y tube in the same time window (e.g. 1-h tested wasps were tested between 12:00 AM and 01:00 PM, according to the exact timing of their last training trial). Therefore, the time of day is partly positively correlated with the time interval after training and has been incorporated in statistical analysis (see data-analysis section).

From the 775 tested wasps, for each time interval after training, 21-25 naïve and 22-23 conditioned arrhenotokous females and 24-34 naïve and 20-22 conditioned thelytokous females were considered to have made a choice. Each wasp was tested only once in the olfactometer.

Experiment 2: Learning process

A change in choice behaviour toward FFH vs. no odour after oviposition experiences in the presence of FFH could be attributed to associative and non-associative learning processes. The aim of this experiment was to distinguish between these processes.

Wasp training procedure

To identify whether the memory trace was due to the FFH exposure, the ovipositions (non-associative learning process) or to their interaction (associative learning process), we performed an experiment with the same treatments as experiment 1 (leading to naïve and conditioned wasps) and two additional training treatments: “only-FFH” and “only-oviposition”. These training treatments comprised, as in experiment 1, three training trials spaced 30 min apart.

The only-FFH females were exposed to FFH in the absence of kairomones and of an oviposition experience. Each of them was deposited on a training patch devoid of host larvae and kairomones for 50 sec (i.e., the mean duration of a training trial in experiment 1). Because the wasps tended to avoid those patches, the wasps were held on the patch using a small cage made of gauze tightened on a ring (10 mm height, 55 mm diameter), to mimic the FFH exposure of the first experiment.

The only-oviposition females were given the opportunity to oviposit as in experiment 1 on a training patch with hosts and kairomones but without FFH. These wasps and the conditioned ones were also trained under a gauze cage to control for an effect of this cage on the only-FFH wasps. A whole training session took place between 09:45 AM and 11:15 AM or 12:00 AM and 01:30 PM.

Test session

Wasps were individually tested 2 h (± 15 min) after the last training trial in the Y olfactometer (see experiment 1 for details). We also recorded the choice (FFH side *vs.* no-odour side) and the time needed to choose. According to the time of their training trial, the wasps were tested between 12:30 AM and 01:30 PM or 02:45 PM and 03:45 PM. Among the 330 tested wasps, 47 and 37 naïve, 20 and 20 conditioned, 20 and 19 only-oviposition and 26 and 32 only-FFH arrhenotokous and thelytokous females, respectively, were considered to have made a choice.

Data analysis

The response variable that we analyzed as a proxy of wasp learning was the choice in the olfactometer (*choice*: FFH side vs. no-odour side). The time needed to reach one of the olfactometer target chambers (*choice duration*) was also analyzed to determine if differences in choice behavior between the strains could be attributed to differences in the speed of the choice.

In experiment 1, both of the response variables were analyzed using a generalized linear model (*choice*: binomial distribution of error, logit link; *choice duration*: gamma distribution of error, inverse link). The explanatory variables, detailed below, were introduced sequentially in both of the statistical models.

When analyzing the variable *choice*, to correct for an effect of the time of the day at which the wasp was tested in the Y tube (hereafter called *time of the day*), which is partly confounding with the test time after the last training session (hereafter called *time after training*), the variables *time of the day* and the age of the tested wasp (1, 2 or 3 days, hereafter called *age*) were first introduced. Then, the *strain* (arrhenotokous *vs.* thelytokous), the *training treatment* (naïve *vs.* conditioned), the *time after training* (0.5 h, 1 h, 2 h, 4 h, 26 h or 51 h) and all of the interactions between these variables were introduced. Because we did not have the possibility to finely control the time spent on the training patches (*training duration*) because it corresponded to the time that each wasp needed to cock, this variable was also included in the model. The triple interactions between *time of the day*, or *age*, and *strain* and *training treatment* were added to seek for a difference in the effect of the *time of the day* or the *age* between naïve and conditioned wasps within each strain. Testing all of these interactions allowed us to disentangle the effects of the *time of the day* or *age* and the *time after training*.

The *choice duration* was explained by the *training treatment*, the *strain* and their interaction.

In experiment 2, the *choice* was analyzed using Bayesian inference. Bayesian inference was chosen because it allowed the use of the experiment 1 results as prior information for the analysis of the experiment 2 results, leading to a more accurate estimation of the percentage of wasps choosing the FFH side over the no-odour side in the conditioned and naïve groups. Only the wasps of the experiment 1 that were tested at the same time of the day as the wasps of experiment 2 were considered to build the prior distribution of the proportion of naïve and conditioned wasps choosing the FFH side in the olfactometer. This restriction corresponded to 110 and 111 arrhenotokous and 133 and 105 thelytokous naïve and conditioned wasps,

respectively. A uniform distribution over [0, 1] was used as a prior distribution for the proportion of FFH choice in only-oviposition and only-FFH wasps.

The *choice duration* was analyzed using a generalized linear model (gamma distribution of error, “inverse” link). This factor was explained by the presence or absence of FFH (*FFH presence*: yes for conditioned and only-FFH wasps, no for naïve and only-oviposition wasps) or oviposition experiences during the training session (*oviposition presence*: yes for conditioned and only-oviposition wasps, no for naïve and only-FFH wasps), the *strain* and all of the double and triple interactions among these three variables.

All of the statistical analyses were performed with the software R 2.13.0 (R Development Core Team 2011; libraries: faraway and lattice).

RESULTS

Experiment 1: Learning ability and memory duration

Both the arrhenotokous and thelytokous naïve females avoided the FFH side in the Y tube, whereas the conditioned females of both of the strains preferred the FFH over the no-odor side (*training treatment*: $df = 1$, Dev. = 63.6, $P < 0.0001$, Fig. 1).

The proportion of females that chose the FFH side decreased with the time of the day. This decrease differed between the strains (*time of the day*: $df = 1$, Dev. = 8.83, $P = 0.003$, *time of the day* \times *strain*: $df = 1$, Dev. = 6.32, $P = 0.012$, Fig. 1). The *time of the day* effect was not different from zero in thelytokous wasps, according to the model coefficients (coefficient \pm SE = -0.014 ± 0.113). The effect of the *time of the day* was the same between the training treatments and the same between the training treatments within each strain (*time of the day* \times *training treatment*: NS, *time of the day* \times *training treatment* \times *strain*: NS). The effect of *age* and its interactions with the other variables was non-significant.

The *time after training*, as well as its interactions with the other variables, was found to have no effect. The observed decrease in response toward FFH by conditioned arrhenotokous females was then fully explained by the effect of the *time of the day* (Fig. 1).

The *strain* had no global effect, but the naïve and conditioned arrhenotokous wasps were slightly less and slightly more, respectively, likely to choose the FFH side than the naïve and conditioned thelytokous ones (*strain*: NS, *strain* \times *training treatment*: $df = 1$, Dev. = 3.29, $P = 0.069$, Fig. 1). The *training duration* had no effect on the proportion of females that chose the FFH side within each strain.

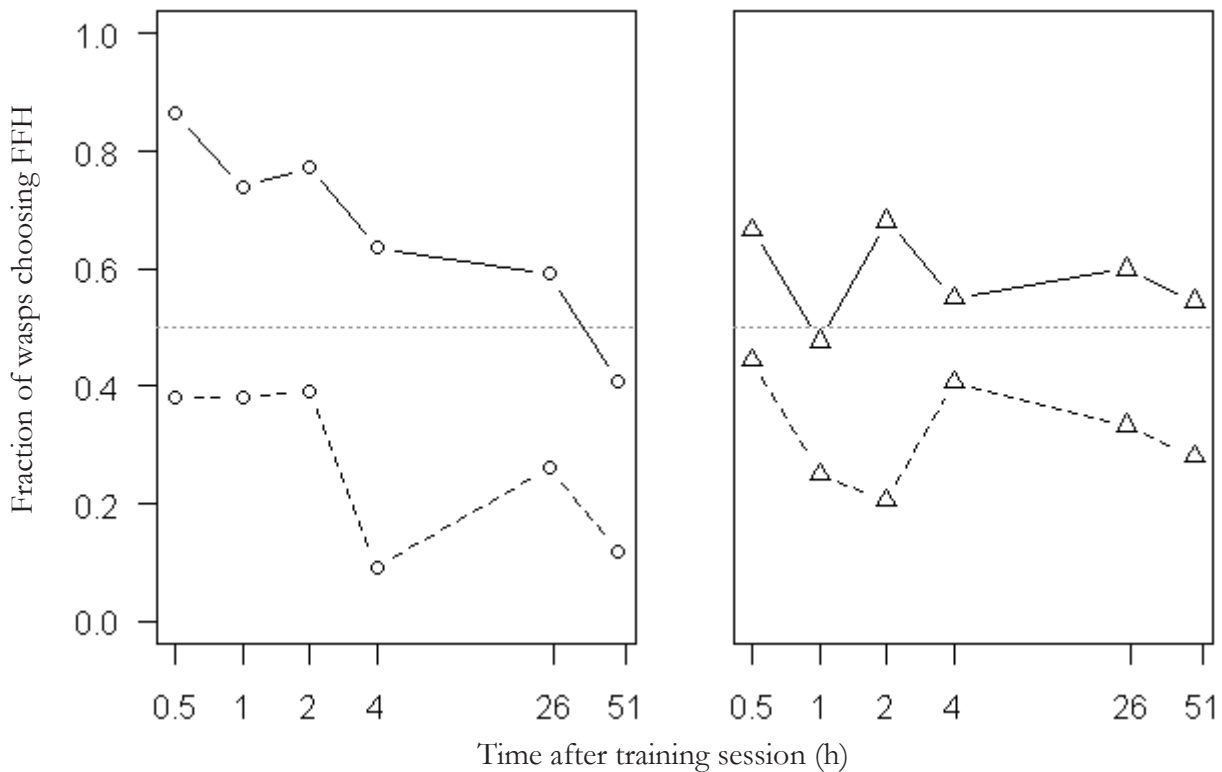


Figure 1. Fraction of females choosing the FFH side in the Y olfactometer, at different times after a training session in experiment 1. Left panel : arrhenotokous wasps. Right panel : thelytokous wasps. Dashed line : naïve wasps. Full line : conditioned wasps. Conditioned wasps were submitted to three classical olfactory conditioning trials with FFH as a CS and oviposition as a reward. Naïve wasps never met FFH or laid eggs. The grey dotted indicate the 50% level (random choice). The times after the training session are arranged according to the logarithm of their value along the x axis.

The naïve wasps of both of the strains chose faster than the conditioned ones (*training treatment*: $df = 1$, $Dev. = 10.85$, $P < 0.0001$; naïve females: $n = 296$, $mean \pm SE = 1'45'' \pm 4''$; conditioned females: $n = 259$, $mean \pm SE = 2'19'' \pm 4''$). Arrhenotokous females chose faster than thelytokous ones (*strain*: $df = 1$, $Dev. = 9.04$, $P < 0.0001$; arrhenotokous females: $n = 268$, $mean \pm SE = 1'46'' \pm 4''$; thelytokous females: $n = 287$, $mean \pm SE = 2'15'' \pm 4''$).

Experiment 2: Learning process

In both of the strains, the naïve wasps less frequently chose the FFH side in the olfactometer than the conditioned and only-FFH wasps. The naïve wasps chose the FFH side as frequently as the only-oviposition wasps. The only-oviposition wasps less frequently chose the FFH side than the conditioned wasps (Table 1, Fig. 2).

In the arrhenotokous wasps, the only-FFH wasps slightly less frequently chose the FFH side than conditioned individuals, whereas the only-FFH thelytokous wasps chose the FFH side as frequently as the thelytokous conditioned wasps (Table 1, Fig. 2).

Conditioned and only-oviposition wasps—those having experienced oviposition—were slower to choose than only-FFH and naïve wasps that had not experienced any oviposition (*oviposition presence*: $df = 1$, $Dev. = 2.87$, $P = 0.020$; only-FFH and naïve wasps:

Table 1. Experiment 2. Posterior probabilities (probabilities given the data) to observe a higher frequency θ of wasps choosing the FFH side in the olfactometer in the training treatment indicated in a given row than in the training treatment indicated in the corresponding column for arrhenotokous (a) and thelytokous wasps (b). A probability greater than 0.95 indicates that the first parameter is significantly greater than the second one. Example: $P(\theta_{\text{only-FFH}} > \theta_{\text{only-oviposition}} | \text{data}) = 0.82$ for arrhenotokous wasps.

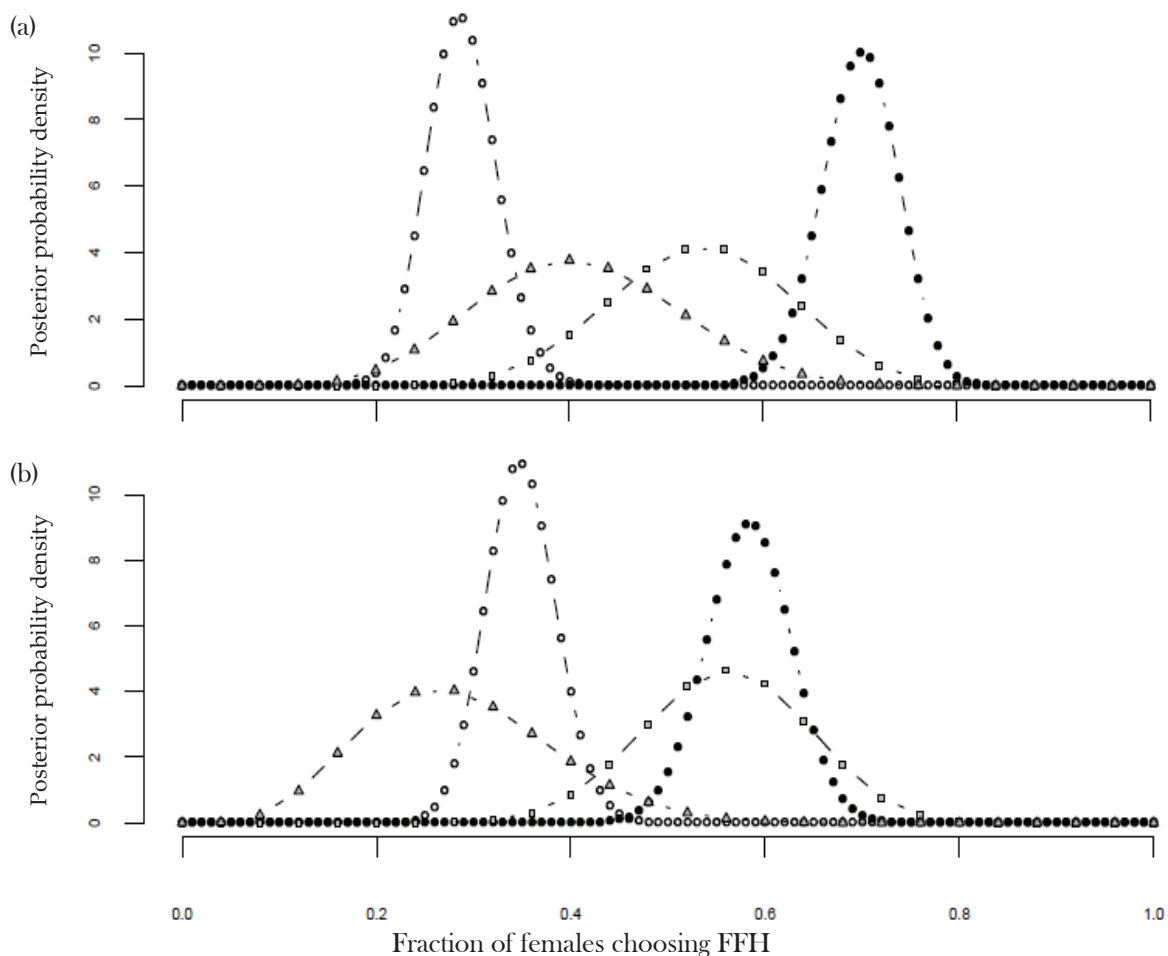
(a)	only-oviposition	naïve	only-FFH	conditioned
only-oviposition				
naïve	0.14			
only-FFH	0.82	0.993		
conditioned	0.995	>0.999	0.949	
(b)	only-oviposition	naïve	only-FFH	conditioned
only-oviposition				
naïve	0.74			
only-FFH	0.979	0.989		
conditioned	0.995	>0.999	0.60	

n = 265, mean \pm SE = 1'43'' \pm 5''; only-oviposition and conditioned wasps: n = 163, mean \pm SE = 2'02'' \pm 7'').

The arrhenotokous females were faster to choose than the thelytokous ones (*strain*: df = 1, Dev. = 16.24, P < 0.0001; arrhenotokous: n = 224, mean \pm SE = 1'29'' \pm 5''; thelytokous: n = 204, mean \pm SE = 2'13'' \pm 6'').

The *FFH presence* (conditioned and only-FFH wasps vs. naïve and only-oviposition wasps) and the interactions tested had no significant effect on the *choice duration*.

Figure 2. Posterior probability of the fraction of females choosing the FFH side in the olfactometer according to their training treatment. (a) arrhenotokous and (b) thelytokous wasps in experiment 2. Open circles: naïve females, black circles: conditioned females, grey squares: only-FFH females, grey triangles: only-oviposition females.



DISCUSSION

Individuals of both *Venturia canescens* populations learn in an olfactory-conditioning context: whereas naïve females avoided the conditioned stimulus (here FFH), conditioned females were attracted to it. However, differences arise between the populations in learning ability: arrhenotokous individuals were more accurate and faster in their decision-making process. The investigation of the underlying learning processes suggests that arrhenotokous wasps are able to learn in an associative manner, whereas both associative and non-associative learning could be considered to occur for thelytokous wasps. The memory trace, resulting from learning, did not differ between the two strains and persisted in both of the strains for at least 51 h. These learning and memory features can be understood in the light of the ecological conditions faced by individuals of both of the populations.

Learning abilities

Both the thelytokous and arrhenotokous conditioned wasps that were allowed to oviposit in the presence of host kairomone (US) and FFH odour (CS) prefer the FFH side over the no-odour side in the Y-shaped olfactometer, whereas the naïve individuals—that never experienced host kairomone, oviposition or FFH—make the opposite choice (Fig. 1). The question then is whether such a behavioural change is to be attributed to learning or another process (Searle 1949, Holliday and Hirsch 1986). For example, the exposure to FFH could modify the animal's perception and hence the behaviour in response to this odour. But, in that case, the response should either decrease or even disappear, which would correspond to a 50-50 choice in the olfactometer. Because the wasps do not become indifferent to the stimulus but rather change their decision making toward it, shifting from avoidance to preference, we ascribe the observed behavioural change to a learning process. Learning has already been demonstrated in thelytokous wasps (Arthur 1971, Lucchetta et al. 2008, Desouhant et al. 2010), but the present study is the first time that it has been reported in arrhenotokous ones. Our results confirm the great ability of parasitoids to learn (Potting et al. 1997, Steidle and van Loon 2003).

Following our prediction, arrhenotokous wasps were better at learning cues associated with host presence than thelytokous wasps. Indeed, on the one hand, arrhenotokous females are more accurate in their choice: the naïve and conditioned arrhenotokous females chose, respectively less and more often the FFH side than the thelytokous ones (Fig. 1). On the other hand, both the naïve and conditioned arrhenotokous wasps were faster to reach the target

chambers than the thelytokous ones. The fact that arrhenotokous wasps are faster to choose is not per se a clue of arrhenotokous cognitive abilities. This result could be explained by a greater phototaxis (based on the light coming from the target-chamber side in the experimental room) or motor ability of those wasps. However, within the framework of a speed-accuracy trade-off (Chittka et al. 2003, Chittka et al. 2009), individuals that choose faster are expected to make a less accurate choice. Differences between the two strains in training duration (see the Material and Methods section), that is, the time spent on the training patches in presence of both the CS and the US, could also explain the higher percentage of arrhenotokous wasps that respond positively to the CS after training. However, training duration has no effect on the choice of the wasps in the olfactometer. As a consequence, the greater differential in proportion between the naïve and conditioned arrhenotokous wasps compared with the thelytokous wasps may be a clue of better learning skills, in the context of host-seeking at a distance. This conclusion does not rule out potential effect of other processes, such as sensitivity to the stimulus, attention or motivation (Shettleworth 2003). Strangely, such a difference in information-processing ability has rarely been documented between individuals of different populations (but see Pravosudov and Clayton 2002, Shettleworth 2003 for bird species).

Duration of information retention

No difference in memory duration was found between the populations. In arrhenotokous as in thelytokous wasps, the difference in choice behaviour between naïve and conditioned wasps does not differ significantly with the time elapsed after conditioning: information is retained for at least 51 h in wasps. The decrease in the behavioural response to FFH observed in the arrhenotokous wasps (Fig. 1) can be attributed to an effect of the hour of the day at which the test session was performed because the naïve wasps present the same pattern of behavioural response (see Results section; Fig. 1). The observed memory duration does not describe the nature of the memory. Even if the 51 h of information retention and the spaced training used could suggest the formation of a long-term, protein-synthesis dependent memory, the formation of a mid-term memory can also be considered (e.g. Wüstenberg et al. 1998, van den Berg et al. 2011, Schurmann et al. 2012).

Learning processes

The modification of the choice behaviour toward the CS observed after conditioning could be attributed to the effects of oviposition, exposure to the CS, or to their interaction, that is, to different associative or non-associative learning processes. First, our results show that the females of both of the strains that laid eggs in the absence of FFH (the only-oviposition treatment) do not perform differently from naïve individuals: oviposition alone cannot explain learning. Then, the FFH scent during training has different effects according to the strain.

In arrhenotokous wasps, the only-FFH females choose the FFH side both more frequently than naïve females and less frequently than conditioned females. This result indicates that (1) FFH exposure without oviposition modifies the wasps' behaviour toward FFH. In that case, habituation, the ability to cease to respond to a recurrent neutral stimulus, may be involved; this type of non-associative learning is common across animals, from rats to *Aplysia* and honeybees (Papini 2002). This result also indicates that (2) learning after conditioning is due to the interaction between oviposition and FFH scenting. This finding clearly indicates that associative learning between FFH and host presence is involved. A similar conclusion has been drawn for the parasitoids *Cotesia rubecula* and *C. glomerata* (Bleeker et al. 2006).

In thelytokous wasps, the only-FFH females also more frequently chose the FFH side than the naïve ones. The thelytokous wasps thus seem to be able to learn at least in a non-associative manner, which may be habituation. However, contrary to what we observed in the arrhenotokous wasps, we were unable to differentiate between the choice behaviours of conditioned and only-FFH wasps. This incapacity may indicate that learning in conditioned thelytokous wasps is only due to FFH exposure and does not reflect an association between FFH and host presence or that thelytokous wasps are able to learn the association of host with FFH but the simple exposure to FFH leads to the same change in choice behaviour. This result may also be due to a lack of statistical power. Further experiments should allow researchers to distinguish among these three hypotheses.

Difficulty in assigning a behavioural change to a type of learning is common. Disentangling different types of learning can be challenging because several processes (e.g. habituation, sensitization, and associative learning) could be acting at once. Managing information in a given context through multiple mechanisms and sensory inputs, as occurs in courting male fruit flies (Griffith and Ejima 2009), allow animals to finely tune their behaviours to their ecological context.

Ecological and adaptive implications

Because both arrhenotokous and thelytokous *Venturia canescens* are time-limited, that is, they produce more eggs than they can lay within their lifetime (Pelosse et al. 2010, 2011), they are expected to be rate-maximizers. Saving time during host-searching by learning cues associated with host presence should then be adaptive and selected for (Papaj and Vet 1990). However, the higher travel requirement faced by arrhenotokous wasps in the field (see Introduction) makes host searching at a distance much critical for these wasps than for thelytokous females. We thus expected arrhenotokous females to display a greater capacity to use new host-associated cues than thelytokous females. Our results match this prediction and add an argument to the existing body of literature, which tends to find a relation between host distribution and learning and memory features in parasitoids (Bleeker et al. 2006, Schurmann et al. 2009, Hoedjes et al. 2011).

The arrhenotokous wasps' greater learning ability could also be linked to other ecological differences between the populations. First, outdoor wasps parasitize hosts that feed on various substrates, in contrast to indoor wasps: according to the classification of Vet and Dicke (1992), arrhenotokous wasps are generalist parasitoids, and thelytokous wasps are specialists (see also Foray et al. 2011), and learning is expected to be more frequent in generalist than in specialist species (Steidle and van Loon 2003). Second, the field represents a variable and heterogeneous environment that may facilitate the evolution of better information-processing skills, including learning (Stephens 1991). Finally, learning in the context of courtship is known to occur in other insects (e.g. male fruit flies: Griffith and Ejima 2009), and male *V. canescens* were shown to use complex information to find mates (Metzger et al. 2010). The enhancement of cognitive ability in the context of mating could facilitate the evolution of cognitive ability in other contexts, including host-searching.

In this study, we could not highlight any difference in the memory dynamics between the strains, although it is usually thought that differences in ecological needs shape memory dynamics (Menzel 1999, Hoedjes et al. 2011). This absence of observed differences between the strains over 51 h does not mean that no difference exists. First, we do not know whether the memory wanes in one strain before the other beyond 51 h. Second, we did not investigate the dynamics of the different memory phases in *V. canescens* and type of memory formed in each strain after 51 h. Third, the two strains may differ in the number of conditioning trials (i.e., training events) and the inter-trial time interval necessary to form a long-term memory (e.g. for *Drosophila* spp., Tully et al. 1994, or for the parasitoids *Leptopilina heterotoma*, Kaiser et

al. 2003, *Cotesia rubecula* and *C. glomerata*, van den Berg et al. 2011 and *Nasonia vitripennis*, Schurmann et al. 2012). Arrhenotokous wasps are expected to retain for a long time only highly reliable information, such information being typically characterized by its recurrence in the environment. These wasps are also expected to forget out-of-date information more easily than thelytokous individuals.

Habituation and associative learning are the two processes that could explain our results. In arrhenotokous wasps, habituation in the presence of FFH makes the wasps save time, energy and opportunities by not avoiding FFH. Indeed, avoidance of this cue seems useless because the cue is not associated with risk. Ovipositing in the presence of FFH results in associative learning; the wasps learn that FFH predicts the presence of larvae. In thelytokous wasps, at least habituation occurs in presence of FFH. The behaviour of wasps exposed to FFH alone does not differ from that of wasps having experienced oviposition in the presence of FFH. This result means either that learning after ovipositing in the presence of FFH is only due to FFH exposure or that learning in the presence of FFH alone has the same behavioural consequence as associative learning in our protocol. In either case, spending time in the presence of an odour, whatever the activity in which the individual was involved, is sufficiently reliable information to make the individual seek to return to that odour. This reaction would be a type of non-specific associative learning between an odour and an ecological context; the information gleaned would be imprecise, but may be adaptive in indoor environments that are less variable than the field. Our results resurrect the ecological role and informative value of non-associative learning, classically considered as a basic form of learning (Dukas 2009).

In a recent review, Hoedjes et al. (2011) called for an increase in the number of experimental studies in cognitive ecology to create a bridge between ecology and cognition. Our comparative approach is an original contribution designed to address both ultimate and proximate questions regarding the evolution of learning and memory formation.

ACKNOWLEDGEMENTS:

We thank L. Guéguen for his advice regarding Bayesian statistics, I. Amat, C. Bernstein and C. R. Lazzari for their valuable comments on a previous version of the manuscript, F. Debias for technical assistance and S. Pelletier (Glass-Fabrik) for fabrication of the olfactometer pieces. We thank also V. Mercier from INRA Gotheron for allowing us to catch wasps and conduct experiments. This work was partly funded by ‘ANR Jeunes Chercheuses, Jeunes Chercheurs’ allocated to ED (no. JCJC06_138616).

REFERENCES

- Amat, I., Bernstein, C. & van Alphen, J. J. M.** 2003. Does a deletion in a virus-like particle protein have pleiotropic effects on the reproductive biology of a parasitoid wasp? *Journal of Insect Physiology*, 49, 1183-1188.
- Amat, I.** 2004. *Coexistence de la reproduction sexuée et asexuée chez l'hyménoptère parasitoïde *Venturia canescens* : Aspects comportementaux et écologiques*. Ph.D. thesis. Université Lyon1.
- Amat, I., Castelo, M., Desouhant, E. & Bernstein, C.** 2006. The influence of temperature and host availability on the host exploitation strategies of sexual and asexual parasitic wasps of the same species. *Oecologia*, 148, 153-161.
- Amat, I., Desouhant, E. & Bernstein, C.** 2009. Differential use of conspecific-derived information by sexual and asexual parasitic wasps exploiting partially depleted host patches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 563-572.
- Arthur, A. P.** 1971. Associative learning by *Nemeritis canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Canadian Entomologist*, 103, 1137-1141.
- Barco, A., Bailey, C. H. & Kandel, E. R.** 2006. Common molecular mechanisms in explicit and implicit memory. *Journal of Neurochemistry*, 97, 1520-1533.
- Beukeboom, L. W., Driessen, G., Luckerhoff, L., Bernstein, C., Lapchin, L. & van Alphen, J. J. M.** 1999. Distribution and relatedness of sexual and asexual *Venturia canescens* (Hymenoptera). *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society*, 10, 23-28.
- Bleeker, M. A. K., Smid, H. M., Steidle, J. L. M., Kruidhof, H. M., Van Loon, J. J. A. & Vet, L. E. M.** 2006. Differences in memory dynamics between two closely related parasitoid wasp species. *Animal Behaviour*, 71, 1343-1350.
- Bowditch, T. G. & Madden, J. L.** 1996. Spatial and temporal distribution of *Ephestia cantella* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae) in a confectionery factory: Causal factors and management implications. *Journal of Stored Products Research*, 32, 123-130.
- Carew, T. J. & Sahley, C. L.** 1986. Invertebrate learning and memory - from behavior to molecules. *Annual Review of Neuroscience*, 9, 435-487.
- Castelo, M. K., Corley, J. C. & Desouhant, E.** 2003. Conspecific avoidance during foraging in *Venturia canescens* (Hymenoptera : Ichneumonidae): The roles of host presence and conspecific densities. *Journal of Insect Behavior*, 16, 307-318.
- Chittka, L., Dyer, A. G., Bock, F. & Dornhaus, A.** 2003. Psychophysics - Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature*, 424, 388-388.

- Chittka, L., Skorupski, P. & Raine, N. E.** 2009. Speed-accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 400-407.
- Corbet, S. A.** 1971. Mandibular gland secretion of larvae of flour moth, *Anagasta kuebniella*, contains an epideictic pheromone and elicits oviposition movements in a hymenopteran parasite. *Nature*, 232, 481-484.
- Desouhant, E., Driessen, G., Amat, I. & Bernstein, C.** 2005. Host and food searching in a parasitic wasp *Venturia canescens*: a trade-off between current and future reproduction? *Animal Behaviour*, 70, 145-152.
- Desouhant, E., Driessen, G., Lapchin, L., Wielaard, S. & Bernstein, C.** 2003. Dispersal between host populations in field conditions: navigation rules in the parasitoid *Venturia canescens*. *Ecological Entomology*, 28, 257-267.
- Desouhant, E., Navel, S., Foubert, E., Fischbein, D., They, M. & Bernstein, C.** 2010. What matters in the associative learning of visual cues in foraging parasitoid wasps: colour or brightness? *Animal Cognition*, 13, 535-543.
- Dukas, R.** 1998. Evolutionary ecology of learning. In: *Cognitive Ecology* (Ed. by R. Dukas), pp. 129-174. Chicago: University of Chicago Press.
- Dukas, R.** 2009. Learning: Mechanisms, ecology and evolution. In: *Cognitive Ecology II* (Ed. by R. Dukas and J. M. Ratcliffe), pp. 7-26. Chicago: University of Chicago Press.
- Driessen, G. & Bernstein, C.** 1999. Patch departure mechanisms and optimal host exploitation in an insect parasitoid. *Journal of Animal Ecology*, 68, 445-459.
- Eliassen, S., Jorgensen, C., Mangel, M. & Giske, J.** 2007. Exploration or exploitation: life expectancy changes the value of learning in foraging strategies. *Oikos*, 116, 513-523.
- Eliassen, S., Jorgensen, C., Mangel, M. & Giske, J.** 2009. Quantifying the adaptive value of learning in foraging behavior. *American Naturalist*, 174, 478-489.
- Foray, V., Gibert, P. & Desouhant, E.** 2011. Differential thermal performance curves in response to different habitats in the parasitoid *Venturia canescens*. *Naturwissenschaften*, 98, 683-691.
- Geervliet, J. B. F., Vreugdenhil, A. I., Dicke, M. & Vet, L. E. M.** 1998. Learning to discriminate between infochemicals from different plant-host complexes by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 86, 241-252.
- Godfray, H. C. J.** 1994. *Parasitoids: behavioural and evolutionary ecology*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Griffith, L. C. & Ejima, A.** 2009. Courtship learning in *Drosophila melanogaster*. Diverse plasticity of a reproductive behavior. *Learning & Memory*, 16, 743-750.

- Harvey, J. A., Harvey, I. F. & Thompson, D. J.** 1995. The effect of host nutrition on growth and development of the parasitoid wasp *Venturia canescens*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 75, 213-220.
- Hirvonen, H., Ranta, E., Rita, H. & Peuhkuri, N.** 1999. Significance of memory properties in prey choice decisions. *Ecological Modelling*, 115, 177-189.
- Hoedjes, K. M., Kruidhof, H. M., Huigens, M. E., Dicke, M., Vet, L. E. M. & Smid, H. M.** 2011. Natural variation in learning rate and memory dynamics in parasitoid wasps: opportunities for converging ecology and neuroscience. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278, 889-897.
- Holliday, M. & Hirsch, J.** 1986. A comment on the evidence for learning in Diptera. *Behavior Genetics*, 16, 439-447.
- Kaiser, L., Perez-Maluf, R., Sandoz, J. C. & Pham-Delegue, M. H.** 2003. Dynamics of odour learning in *Leptopilina boulardi*, a hymenopterous parasitoid. *Animal Behaviour*, 66, 1077-1084.
- Kaiser, L., Couty, A. & Perez-Maluf, R.** 2009. Dynamic use of fruit odours to locate host larvae: individual learning, physiological state and genetic variability as adaptive mechanisms. In: *Advances in Parasitology, Vol 70: Parasitoids of Drosophila* (Ed. by G. Prevost).
- Lucchetta, P., Bernstein, C., They, M., Lazzari, C. & Desouhant, E.** 2008. Foraging and associative learning of visual signals in a parasitic wasp. *Animal Cognition*, 11, 525-533.
- Lucchetta, P., Desouhant, E., Wajnberg, E. & Bernstein, C.** 2007. Small but smart: the interaction between environmental cues and internal state modulates host-patch exploitation in a parasitic wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1409-1418.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I.** 1987. Memory and the efficient use of information. *Journal of Theoretical Biology*, 125, 385-395.
- Menzel, R.** 1993. Associative learning in honey-bees. *Apidologie*, 24, 157-168.
- Menzel, R.** 1999. Memory dynamics in the honeybee. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 185, 323-340.
- Menzel, R.** 2001. Searching for the memory trace in a mini-brain, the honeybee. *Learning & Memory*, 8, 53-62.
- Mery, F. & Kawecki, T. J.** 2005. A cost of long-term memory in *Drosophila*. *Science*, 308, 1148-1148.

- Metzger, M., Fischbein, D., Auguste, A., Fauvergue, X., Bernstein, C. & Desouhant, E.** 2010. Synergy in information use for mate finding: demonstration in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*, 79, 1307-1315.
- Mudd, A. & Corbet, S. A.** 1973. Mandibular gland secretion of larvae of stored products pests *Anagasta kuehniella*, *Ephestia cautella*, *Plodia interpunctella* and *Ephestia elutella*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 16, 291-292.
- Müller, C., Collatz, J., Wieland, R. & Steidle, J. L. M.** 2006. Associative learning and memory duration in the parasitic wasp *Lariophagus distinguendus*. *Animal Biology*, 56, 221-232.
- Papaj, D. R. & Vet, L. E. M.** 1990. Odor learning and foraging success in the parasitoid, *Leptopilina heterotoma*. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 3137-3150.
- Papini, M. R.** 2002. Pattern and process in the evolution of learning. *Psychological Review*, 109, 186-201.
- Pelosse, P., Amat, I., Bernstein, C. & Desouhant, E.** 2010. The dynamics of energy allocation in adult arrhenotokous and thelytokous *Venturia canescens*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 135, 68-76.
- Pelosse, P., Bernstein, C. & Desouhant, E.** 2007. Differential energy allocation as an adaptation to different habitats in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Evolutionary Ecology*, 21, 669-685.
- Pelosse, P., Jervis, M. A., Bernstein, C. & Desouhant, E.** 2011. Does synovigeny confer reproductive plasticity upon a parasitoid wasp that is faced with variability in habitat richness? *Biological Journal of the Linnean Society*, 104, 621-632.
- Potting, R. P. J., Otten, H. & Vet, L. E. M.** 1997. Absence of odour learning in the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes*. *Animal Behaviour*, 53, 1211-1223.
- Pravosudov, V. V. & Clayton, N. S.** 2002. A test of the adaptive specialization hypothesis: Population differences in caching, memory, and the hippocampus in black-capped chickadees (*Parus atricapilla*). *Behavioral Neuroscience*, 116, 515-522.
- Ratcliffe, J. M., Fenton, M. B. & Galef, B. G.** 2003. An exception to the rule: common vampire bats do not learn taste aversions. *Animal Behaviour*, 65, 385-389.
- Rogers, D.** 1972. Ichneumon wasp *Venturia canescens* - oviposition and avoidance of superparasitism. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 15, 190-194.
- Salt, G.** 1976. Hosts of *Nemeritis canescens*, a problem in host specificity of insect parasitoids. *Ecological Entomology*, 1, 63-67.
- Schneider, M. V., Beukeboom, L. W., Driessen, G., Lapchin, L., Bernstein, C. & Van Alphen, J. J. M.** 2002. Geographical distribution and genetic relatedness of sympatrical

- thelytokous and arrhenotokous populations of the parasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera). *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 191-200.
- Schurmann, D., Collatz, J., Hagenbucher, S., Ruther, J. & Steidle, J.** 2009. Olfactory host finding, intermediate memory and its potential ecological adaptation in *Nasonia vitripennis*. *Naturwissenschaften*, 96, 383-391.
- Schurmann, D., Sommer, C., Schinko, A. P. B., Greschista, M., Smid, H. & Steidle, J. L. M.** 2012. Demonstration of long-term memory in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 143, 199-206.
- Searle, L. V.** 1949. The organization of hereditary maze-brightness and maze-dullness. *Genetic Psychology Monographs*, 39, 279-325.
- Shettleworth, S. J.** 2003. Memory and hippocampal specialization in food-storing birds: Challenges for research on comparative cognition. *Brain Behavior and Evolution*, 62, 108-116.
- Smid, H. M., Wang, G. H., Bukovinszky, T., Steidle, J. L. M., Bleeker, M. A. K., van Loon, J. J. A. & Vet, L. E. M.** 2007. Species-specific acquisition and consolidation of long-term memory in parasitic wasps. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274, 1539-1546.
- Steidle, J. L. M. & van Loon, J. J. A.** 2003. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 108, 133-148.
- Stephens, D. W.** 1991. Change, regularity, and value in the evolution of animal learning. *Behavioral Ecology*, 2, 77-89.
- Stough, S., Shobe, J. L. & Carew, T. J.** 2006. Intermediate-term processes in memory formation. *Current Opinion in Neurobiology*, 16, 672-678.
- Tentelier, C., Desouhant, E. & Fauvergue, X.** 2006. Habitat assessment by parasitoids: mechanisms for patch use behavior. *Behavioral Ecology*, 17, 515-521.
- Thiel, A., Driessen, G. & Hoffmeister, T. S.** 2006. Different habitats, different habits? Response to foraging information in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 614-623.
- Thorpe, W. H. & Jones, F. G. W.** 1937. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 124, 56-81.
- Tully, T., Preat, T., Boynton, S. C. & Delvecchio, M.** 1994. Genetic dissection of consolidated memory in *Drosophila*. *Cell*, 79, 35-47.

- van den Berg, M., Duivenvoorde, L., Wang, G. H., Tribuhl, S., Bukovinszky, T., Vet, L. E. M., Dicke, M. & Smid, H. M.** 2011. Natural variation in learning and memory dynamics studied by artificial selection on learning rate in parasitic wasps. *Animal Behaviour*, 81, 325-333.
- van Nouhuys, S. & Kaartinen, R.** 2008. A parasitoid wasp uses landmarks while monitoring potential resources. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275, 377-385.
- Vet, L. E. M. & Dicke, M.** 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 37, 141-172.
- Wüstenberg, D., Gerber, B. T. & Menzel, R.** 1998. Long- but not medium-term retention of olfactory memories in honeybees is impaired by actinomycin D and anisomycin. *European Journal of Neuroscience*, 10, 2742-2745.

CHAPITRE 5

ENVIRONMENT STABILITY, HOST DISTRIBUTION AND THE RATE OF LEARNING: A COMPARISON BETWEEN *VENTURIA CANESCENS* THRIVING IN INDOOR AND OUTDOOR HABITATS

Lucie Froissart¹, Marine Gros, François Débias¹ & Emmanuel Desouhant¹

In prep.

¹Université Lyon 1, CNRS, UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Évolutive

ABSTRACT

The rate of environmental variations is suspected to shape learning and memory dynamics. The parasitoid wasp *Venturia canescens* offers a good opportunity to test this hypothesis. In this species, arrhenotokous wasps live in the wild while thelytokous ones mainly live in mills or granaries. Both habitats differ mainly in the variability of their ecological conditions and their host distribution, in an extent that should lead olfactory host-associated cues be more reliable in indoor than outdoor conditions. We then predict that learning the association between host presence and an odour should be effective after a greater number of encounters of this association in arrhenotokous than in thelytokous wasps. Using classical conditioning, we analysed the learning response in both strains in an olfactometer 24h after one or three spaced olfactory conditioning trials. Contrary to our predictions, one conditioning trial was not sufficient to induce a 24h-long memory in either strain, whereas three spaced conditioning trials did in both strains. We discuss these results in regard to the environmental factors influencing learning abilities and memory dynamics in *Venturia canescens*.

KEYWORDS

Learning; classical conditioning; multiple trials; single trials; memory dynamics; evolution; Hymenoptera; *Venturia canescens*

Authors' contribution: LF & ED: original idea; LF, MG & ED designed research; LF, FD & MG performed experiments; LF & MG analysed data; LF, MG & ED wrote the paper.

From a theoretical point of view, learning is expected to be selected for over fixed innate responses when the environment experiences temporal variability or spatial heterogeneity (Stephens 1991, Dukas 2006). It indeed allows individuals, through information acquisition, to tune their behaviours to current or local conditions (Dall et al. 2005, Eliassen et al. 2007, Dukas 2009). But, as temporal or spatial variations increase, information should become less reliable. The range of environmental variations is then expected to shape learning abilities: animals should ignore unreliable cues to avoid engaging on non-adaptive behaviours (Stephens 2007, Eliassen et al. 2009).

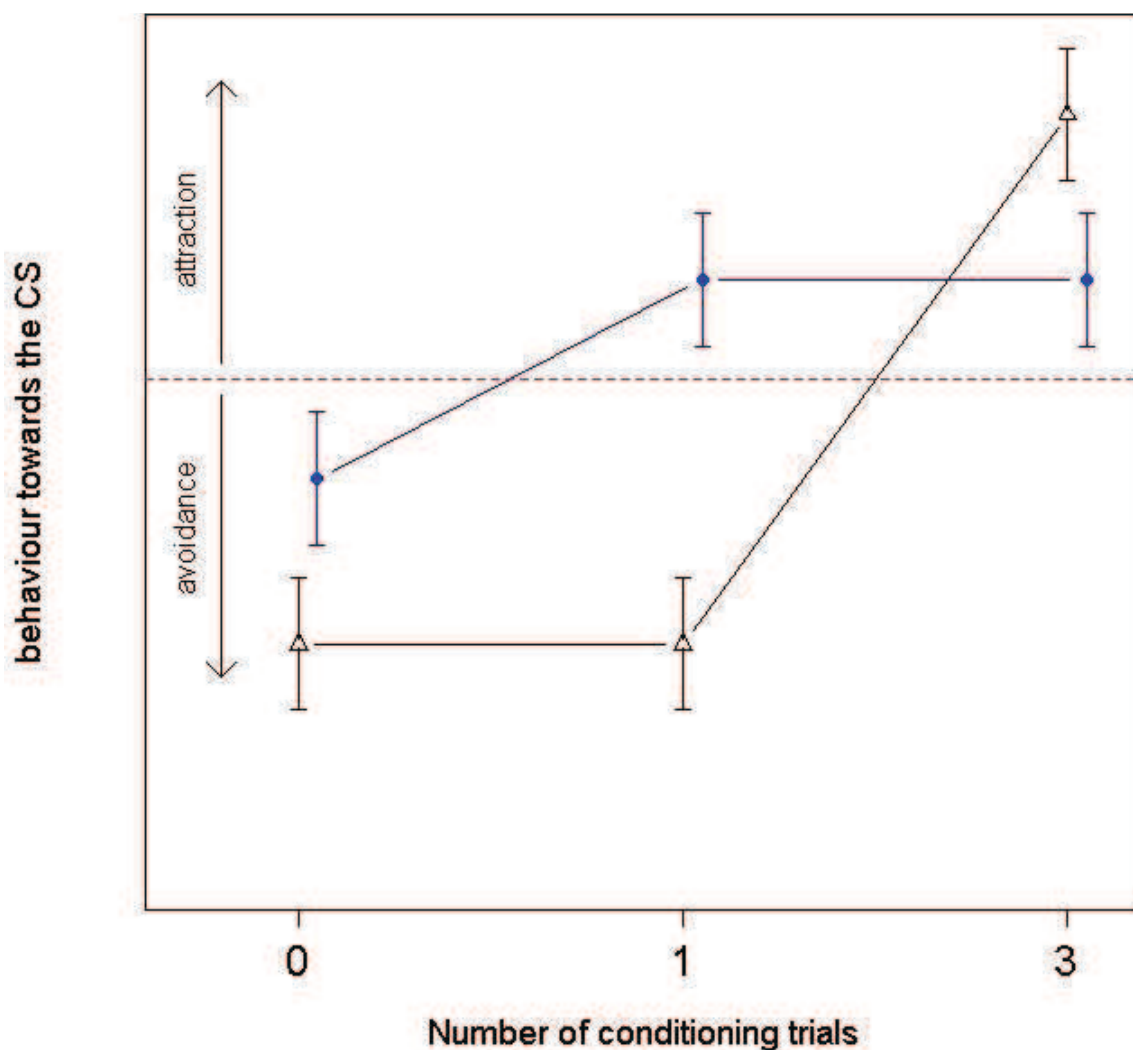
This theoretical statement has been supported by experimental results, notably on parasitoid wasps (Geervliet et al. 1998, Bleeker et al. 2006, Smid et al. 2007). In the *Cotesia* genus, *C. glomerata* parasitises caterpillars that are found aggregated on stands of one plant species, while caterpillar hosts of *C. rubecula* are sparse on isolated plants of different species. Finding a host associated with a plant odour is a more reliable information piece to *C. glomerata* than *C. rubecula*, since for the former, hosts associated with the same plant should be found in the vicinity. These two species indeed learn as if the encounter with a plant/host association provides information of different values: only one encounter with the plant/host association is required to induce a long lasting memory (more than 24h) in *C. glomerata*, whereas three encounters spaced in time are needed in *C. rubecula*.

Although studies on parasitoids focused on the interspecific level, one can expect variations in learning ability and memory dynamics at the intraspecific level, provided that the populations live in different conditions. The parasitoid wasp *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) offers a good opportunity to investigate the link between habitat spatial and temporal variability, what conditions information reliability, and learning features. In this species, two reproductive modes are observed: thelytoky (females emerge from unfertilised eggs) and arrhenotoky (males emerge from unfertilised eggs and females from fertilised eggs). They share the same geographical areas but live in specific niches (Schneider et al. 2002). Arrhenotokous wasps are found in natural habitats where hosts, infesting dried fruits, are rare and homogeneously distributed (Driessen et Bernstein 1999). On the contrary, thelytokous wasps live mostly in buildings, such as mills or granaries, where hosts are aggregated in high density patches (Bowditch and Madden 1996). Natural environments are also more variable and heterogeneous than indoor ones.

As a consequence of the low host density, arrhenotokous wasps perform numerous, long and energetically costly journeys to find hosts (Desouhant et al. 2003, Amat et al. in press). Then, on the one hand, learning new environmental cues facilitating host detection should enhance their reproductive success (Desouhant et al 2010). On the other hand,

learning a misleading cue could represent a considerable waste of time and energy. Yet, due to the variability of field conditions, information is likely to be unreliable. Arrhenotokous wasps are then expected to durably learn cues associated with host presence only after several encounters. On the contrary, in indoor conditions, due to the environment stability, host/cue associations are thought to be more reliable than in the field. Thelytokous wasps are then

Figure 1. Qualitative predictions of the response levels of wasps that never experienced either the CS or the US (naïve wasps, 0 conditioning trial), once-conditioned (1 conditioning trial) and three-times-conditioned (3 conditioning trials) arrhenotokous (open triangles) and thelytokous (blue circles) wasps. Predictions on the behaviour of naïve and three-times-conditioned wasps are based on the results of Froissart et al. (in prep.). The red dotted line indicates the level of responses expected under the hypothesis of indifferent behaviour towards the CS.



expected to form a long lasting memory after one single host/cue association encounter (Fig. 1).

Previous experiments on *V. canescens* (Froissart *et al.* in prep.) already bring insights on wasps' learning ability in a classical olfactory-conditioning context where females are trained to associate the host odour (the unconditioned stimulus, US) and a novel odour (the conditioned stimulus, CS). Three thirty-minutes-spaced conditioning trials induce learning and memory formation in both strains for at least 48h, with a greater behavioural change in arrhenotokous wasps.

In this study, we tested the hypothesis that thelytokous wasps need only one encounter to learn to associate host presence with an olfactory cue when arrhenotokous ones need repeated encounters. We submitted females of both strains to one or three spaced conditioning trials. Their attraction towards the CS was investigated 24h later and compared to the one of wasps that never experienced either the CS or the US.

MATERIAL AND METHODS

Insects

Venturia canescens is a solitary (a single adult emerges from a parasitized host larva) endoparasitoid of lepidopteran larvae, mainly Pyralidae (Salt 1976). *V. canescens* detects its hosts using olfactory cues called kairomones that are secreted by hosts' mandibular glands (Corbet 1971). Wasps probe the kairomone-soaked substrate in which hosts are buried with their ovipositor. A few seconds after oviposition, a characteristic movement of the abdomen, called "cocking", happens (Amat *et al.* 2003).

We used parasitoid wasps originated from individuals captured near Valence, France (INRA field station "Gotheron"), during a large field sampling realised in summer 2011. Wasps were reared in the laboratory on *Ephestia kuehniella* larvae. *E. kuehniella* were obtained from a mass-rearing facility in Antibes (Biotop, France) and grew on wheat semolina.

Both parasitoids and hosts were reared under controlled conditions (25°C, 75% relative humidity and 12h:12h light:dark).

To minimize olfactory experience occurring before the experiment, immediately after their emergence, wasps were isolated and placed in empty plastic tubes (7x3cm) in a room without kairomones or the conditioned stimulus, CS (25°C, 12h:12h light:dark). They were fed with a 5µl droplet of 50% water-diluted honey, the day of their emergence, between 5:30 P.M. and 6 P.M.

Experiment

We investigated the role of repeated Pavlovian conditioning on the formation of memory in thelytokous and arrhenotokous wasps. For this purpose, wasps were submitted to zero (control group), one or three conditioning trials. The day after, the behavioural response towards the CS was investigated during a “test session”.

Conditioning trials

Females of both strains were first randomly assigned to one of the three experimental groups. As a control, “naïve” wasps did not experience any conditioning trial. “Once-conditioned” and “three-times-conditioned” wasps were respectively submitted to one and three conditioning trials.

As previously described in Froissart et al. (in prep.), one conditioning trial consisted in releasing a single wasp on a “training patch” containing hosts, kairomones (the US) and a synthetic odorant molecule called furfurylheptanoate (“FFH”, the CS). There, as a reward, the wasp was allowed to perform one oviposition.

The training patch was composed of 100 *E. kuehniella* fifth instar larvae laid in a plastic petri dish covered with a veil to prevent larvae from escaping. The FFH odour was associated with the host patch by depositing five 1µl drops of 1% alcohol-diluted FFH on a second veil placed on the first one. A third veil soaked with 200µl of kairomone solution was placed above the two previous veils to allow wasps to detect the presence of hosts. The kairomone solution was obtained by washing larvae with a 50% alcohol and 50% acetone solution. The host patch, the FFH and the kairomone veils were removed and changed every 30min, that is, every 4 to 6 wasps.

Because of the high number of larvae in the training patch, wasps usually oviposit quickly (typically less than 10s). They were removed from the patch when the cocking movement happened. The wasps that did not move after 30s, did not probe the patch after 1min30 or did not perform the cocking movement after 3min were discarded. Three-times-conditioned wasps rested for 30min between each trial in their emergence tubes without any odour.

All conditioning trials were performed between 10:30 A.M. and 12:00 A.M. in the same humidity and temperature conditions as rearing.

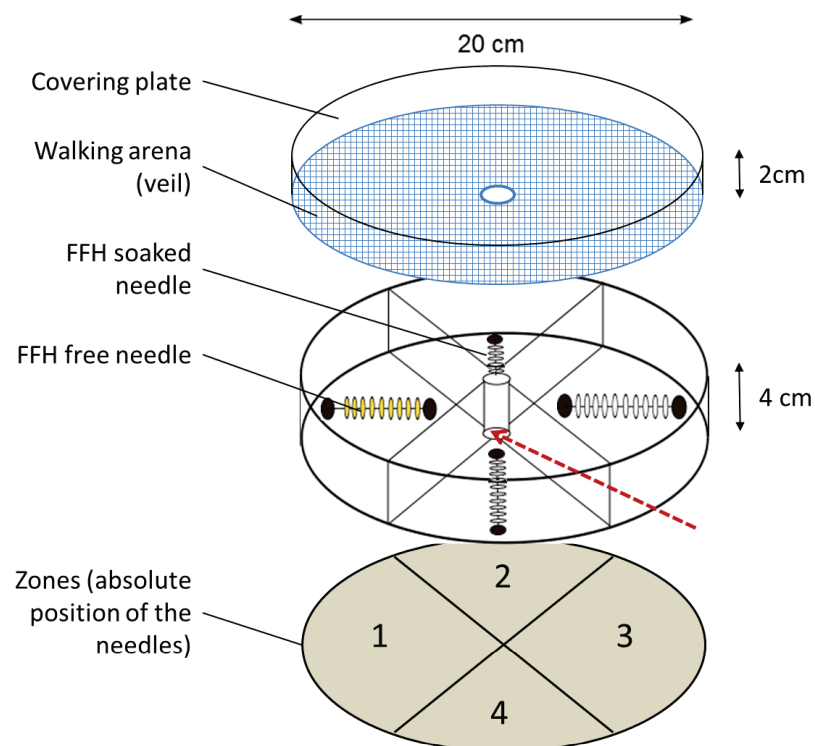
Test sessions

The day following the conditioning training, the behaviour of the wasps was investigated in a cylindrical olfactometer containing the CS (i.e. FFH) in one of its four chambers (Fig. 2). The recorded behaviour was the time spent above each chamber.

Odour physical support consisted in ten 5mm filter paper disks threaded on a needle ended by two corks. Paper disks were soaked with 5 μ l of 1% alcohol-diluted FFH and placed in one chamber, called “the FFH zone”. The *FFH position* was defined by the absolute position of the odour source in the experimental set-up (numbered from 1 to 4, Fig. 2). To avoid any visual effect related to the needle, one FFH-free needle was placed in each of the 3 remaining chambers. The olfactometer was illuminated from above by LEDs and surrounded by opaque paper to prevent any external stimuli. The *olfactometer orientation* corresponds to the cardinal point to which its welding is turned.

Each single wasp was introduced in the olfactometer through a central hole leading to the “walking arena” (Fig. 2). It consisted of a veil placed above the chambers and covered

Figure 2. Olfactometer used to test the wasps behavioural response towards FFH. The red dotted arrow indicates the central hole through which the wasps are gently introduced in the olfactometer. Then the wasp walks on the veil.



with a plastic plate. The wasp was left habituate to this new environment for 1 min. The time spent in each chamber was then recorded for 600s, using the Ethovision XT 7.0 (Noldus) software. After each test, to avoid confounding effects, the *FFH position* and the *olfactometer orientation* were changed. A new veil was positioned every two wasps to wipe out olfactory traces potentially left by previous wasps. We renewed FFH every 30min to keep the odour persistent.

All tests were performed between 1:30 P.M. and 5 P.M. under the same conditions as rearing. Each wasp was tested only once in the olfactometer to avoid pseudo replication and memory extinction.

We excluded wasps that spent 450s in a row above the same chamber, considering that the 150s left would not be representative of the wasp preference or avoidance. From the 180 tested wasps, 25 naïve, 29 once-conditioned and 24 three-times-conditioned arrhenotokous females and 24 naïve, 26 once-conditioned and 30 three-times-conditioned thelytokous females were kept to constitute the final data set.

Data analysis

In order to detect behavioural discrepancies between treatments, the time spent in the FFH zone, the *FFH time*, was analysed through a linear model. By applying the square root transformation to this variable, residuals were normalised, thus allowing us to perform classic ANOVA tests.

The following explanatory variables were introduced in the model: the *strain* (arrhenotokous vs. thelytokous), the *training treatment* (naïve, once-conditioned and three-times-conditioned wasps), the *FFH position* (zone 1 to 4), the *olfactometer orientation* (North, East, South or West), the *day of emergence*, along with the *strain:training treatment* interaction. Variables or interactions with non-significant effect were removed from the model, through a backward procedure.

When an explanatory variable was found to produce a significant effect, we compared individual group means by fitting linear contrasts. The mean *FFH time* of each group was then compared to 150s, which corresponds to the time spent in a zone under the hypothesis of random walking, by using a t-test. In that case, the Bonferroni correction for multiple comparisons was applied.

All the statistical analyses were performed with the software R 2.13.0 (R Development Core Team 2012).

RESULTS

Influence of the strain and the training treatment.

Only the *training treatment* had a significant effect ($F_{2, 155}=5.95$, $P=0.003$). In the absence of a significant *strain* effect ($F_{2, 154}=0.054$, $P=0.82$), data of both arrhenotokous and thelytokous wasps were then pooled.

Once-conditioned and naïve wasps spend the same time in the FFH zone ($df=104$, $t=-1.20$, $P=0.23$, Fig. 3). On the contrary, three-times-conditioned wasps spend more time in the FFH zone than both once-conditioned and naïve wasps ($df=155$, $t=-3.27$, $P=0.001$, Fig. 3).

Influence of the training treatment on wasp behavioural responses: comparison to random walking.

Naïve and once-conditioned wasps significantly avoided the FFH zone (naïve wasps: $df=48$, $t=-4.10$, $P=0.0002$; once-conditioned wasps: $df=54$, $t=-3.34$, $P=0.001$; the significance level is taken equal to $0.05/3=0.017$), whereas three-times-conditioned wasps turned out to be indifferent to this stimulus ($df=53$, $t=0.24$, $P=0.81$, Fig. 3).

DISCUSSION

In our experiment, *Venturia canescens* wasps were able to learn in response to multiple olfactory conditioning trials, and not to a single olfactory conditioning trial: while once-conditioned females, as naïve ones, avoided the FFH odour (the CS) in the test session, three-times-conditioned wasps, submitted to three spaced training trials, are no longer repelled by this stimulus. Contrary to our predictions (Fig. 1), our study did not highlight differences between arrhenotokous and thelytokous wasps learning behaviour. Those results will be interpreted in the light of ecological conditions of both strains.

Learning response after multiple spaced conditioning trials

Repeated conditioning trials decreased *V. canescens*' naïve avoidance towards the CS (Fig. 3). This confirms that wasps learn not to avoid the FFH odour after repeated conditioning trials (Froissart et al. in prep.). Those findings confirm the widespread ability of parasitoids in general (Steidle and van Loon 2003), and *Venturia canescens* in particular, to learn (Lucchetta et al. 2008).

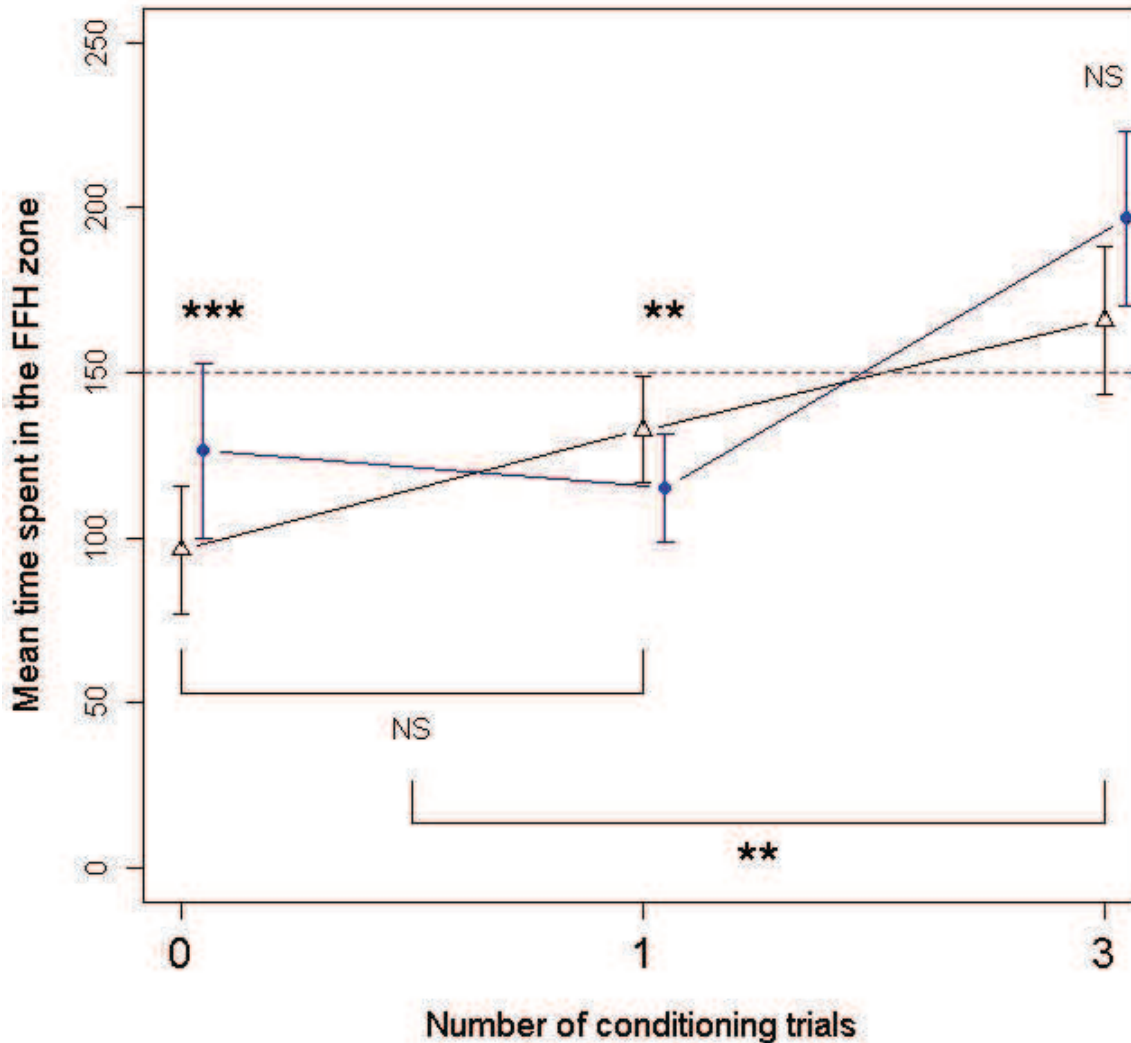


Figure 3. Mean time spent in the FFH zone and standard error (in seconds) by naïve (0 conditioning trial), once-conditioned (1 conditioning trial) and three-times-conditioned (3 conditioning trials) 24h after the conditioning. Arrhenotokous wasps are represented by open triangles and thelytokous by blue circles. NS: non-significant, * p-value<0.01, ** p-value<0.01, *** p-value<0.001. The asterisks above the red dotted line indicate the significance in comparison with 150s.

But, whereas we used the same conditioning protocol as in Froissart et al. (in prep.), our results differ from theirs in two particular points. First, we did not manage to reveal any difference in behavioural change intensity between arrhenotokous and thelytokous strains. Secondly, three-times-conditioned wasps were indifferent to FFH whereas those wasps were attracted by it in Froissart et al. experiment. This suggests that in the present study, wasps learned through habituation and not associative learning. Of course we cannot rule out this possibility, and could invoke effects such as a manipulator effect or a year or seasonal effect.

But both experiments differ mainly in the set-up used to test the wasps. In Froissart et al. (in prep.), the olfactometer used was a Y-shaped one. Such an olfactometer is an open system with an air flow bringing FFH molecules from a more distant source (35cm). The cylindrical olfactometer is a closed system that may abate the olfactory gradient and maintain a high CS concentration in the device. Such a CS concentration could have a repulsive effect overlapping the learning-induced attractiveness of the FFH in conditioned wasps. These combined effects could explain our difficulties to reveal both a change in wasps' behaviour towards FFH and differences between the two strains.

Nonetheless, whatever the reason(s) why the results from both experiments do not exactly match, this does not appear to be a crippling point: the main result—both strains learn after repeated conditioning trials, is found again in the present study. This allows us to tackle the question that is of interest here, that is, whether thelytokous wasps need few learning trials to learn an odour associated with host presence than arrhenotokous wasps.

Learning response after a single conditioning trial

Once-conditioned wasps avoided the FFH after 24h as naïve wasps, whatever the strain (Fig. 3). This finding suggests that once-conditioned wasps did not learn, or that their learning response was too weak to be detected statistically, or that the induced memory has vanished after 24h. Anyway, their behavioural response towards FFH is radically different from the one observed in three-times-conditioned wasps: a single trial clearly appeared insufficient to induce the same long-lasting learning in both strains. The fact that repeated conditioning trials triggers stronger and more durable memory than a single conditioning trial is not surprising per se. This has already been shown in several model organisms (from humans: Ebbinghaus 1885, to the honeybee *Apis Mellifera*: Menzel et al. 2001, the fly *Drosophila melanogaster*: Margulies et al. 2005). But, contrary to our predictions (Fig. 1), we did not observe any difference between strains after a single conditioning trial.

Several explanations could be put forward to interpret this absence of difference. First, we hypothesised that host distribution and environment variability, through their influence on the reliability of host-associated olfactory cues, should shape the dynamics of odour learning. It is yet possible that here, other evolutionary forces play a stronger role in memory evolution, like food availability or predation risk (Dunlap et al. 2009, Ferrari et al. 2010, Brown et al. 2011, Brydges et al. 2009). Another explanation could reside in a misrepresentation of the reliability of the associations between hosts and olfactory cues in indoor habitats. Even if

indoor habitats are thought to be more stable and homogeneous than the wild, they may be variable enough to promote host/olfactory cue association unreliability and then the evolution of a slow learning rate. Moreover, the environment stability we assumed to be crucial in memory acquisition could actually not constitute a sufficient selection force to shape fast learning. Theoretical data provided by Dunlap and Stephens (2009) indicate that environments in which experience is highly reliable and the behaviour that yields the better fitness is highly constant, are selectively neutral towards learning. They thus explain the failure of Mery and Kawecki (2004) to select against learning in a “fixed” environment where flies had to lay their eggs in a medium always flavoured with the same perfume in order to be selected. Similarly, pond snails (*Lymnaea stagnalis*), reared in a highly stable and homogeneous environment (the lab) since 50 years, appeared to exhibit the same learning features as their wild counterparts (captured in the same pond, Orr et al. 2008). The constancy of lab conditions did then not appear to shape snails’ learning ability. Thus, in our paradigm, thelytokous wasps may simply exhibit an ancestral trait.

Further studies would be necessary to identify and compare the organization of memory phases in *Venturia canescens*’ both strains. By using protein synthesis inhibitors, such as actinomycin D (Schurmann et al. 2012, van den Berg et al. 2011), we could notably determine if the 51h-lasting memory observed in three-times-conditioned wasps (Froissart *et al.* in prep.) was a long-term memory, depending on protein synthesis. Finally, the study of memory dynamics in both strains would allow confronting the future results with Menzel’s hypothesis (1999) which assumes that the dynamics of memory formation is adapted to the requirement of foraging.

REFERENCES

- Amat, I., Besnard, S., Foray, V., Pelosse, P., Bernstein, C. & Desouhant, E.** 2012. Fuelling flight in a parasitic wasp: which energetic substrate to use? *Ecological Entomology*, in press.
- Bleeker, M. A. K., Smid, H. M., Steidle, J. L. M., Kruidhof, H. M., Van Loon, J. J. A. & Vet, L. E. M.** 2006. Differences in memory dynamics between two closely related parasitoid wasp species. *Animal Behaviour*, 71, 1343-1350.
- Bowditch, T. G. & Madden, J. L.** 1996. Spatial and temporal distribution of *Ephestia cautella* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae) in a confectionery factory: Causal factors and management implications. *Journal of Stored Products Research*, 32, 123-130.

- Brown, G. E., Ferrari, M. C. O., Malka, P. H., Oligny, M. A., Romano, M. & Chivers, D. P.** 2011. Growth rate and retention of learned predator cues by juvenile rainbow trout: faster-growing fish forget sooner. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 1267-1276.
- Brydges, N. M., Heathcote, R. J. P. & Braithwaite, V. A.** 2008. Habitat stability and predation pressure influence learning and memory in populations of three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour*, 75, 935-942.
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephens, D. W.** 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 187-193.
- Desouhant, E., Driessen, G., Lapchin, L., Wielaard, S. & Bernstein, C.** 2003. Dispersal between host populations in field conditions: navigation rules in the parasitoid *Venturia canescens*. *Ecological Entomology*, 28, 257-267.
- Desouhant, E., Navel, S., Foubert, E., Fischbein, D., They, M. & Bernstein, C.** 2010. What matters in the associative learning of visual cues in foraging parasitoid wasps: colour or brightness? *Animal Cognition*, 13, 535-543.
- Driessen, G. & Bernstein, C.** 1999. Patch departure mechanisms and optimal host exploitation in an insect parasitoid. *Journal of Animal Ecology*, 68, 445-459.
- Dukas, R.** 2006. Learning in the context of sexual behaviour in insects. *Animal Biology*, 56, 125-141.
- Dukas, R.** 2009. Learning: Mechanisms, ecology and evolution. In: *Cognitive Ecology II* (Ed. by R. Dukas and J. M. Ratcliffe), pp. 7-26. Chicago: University of Chicago Press.
- Dunlap, A. S., McLinn, C. M., MacCormick, H. A., Scott, M. E. & Kerr, B.** 2009. Why some memories do not last a lifetime: dynamic long-term retrieval in changing environments. *Behavioral Ecology*, 20, 1096-1105.
- Dunlap, A. S. & Stephens, D. W.** 2009. Components of change in the evolution of learning and unlearned preference. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276, 3201-3208.
- Ebbinghaus, M.** 1885. *Über das Gedächtnis*. Buehler, Leipzig.
- Eliassen, S., Jorgensen, C., Mangel, M. & Giske, J.** 2007. Exploration or exploitation: life expectancy changes the value of learning in foraging strategies. *Oikos*, 116, 513-523.
- Eliassen, S., Jorgensen, C., Mangel, M. & Giske, J.** 2009. Quantifying the adaptive value of learning in foraging behavior. *American Naturalist*, 174, 478-489.
- Ferrari, M. C. O., Brown, G. E., Bortolotti, G. R. & Chivers, D. P.** 2010. Linking predator risk and uncertainty to adaptive forgetting: a theoretical framework and

- empirical test using tadpoles. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277, 2205-2210.
- Froissart, L., Sauzet, S., Giurfa, M. & Desouhant, E.** Memory and learning vs. habitat features: a glance within a parasitoid species. In prep.
- Geervliet, J. B. F., Vreugdenhil, A. I., Dicke, M. & Vet, L. E. M.** 1998. Learning to discriminate between infochemicals from different plant-host complexes by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 86.
- Lucchetta, P., Bernstein, C., Thery, M., Lazzari, C. & Desouhant, E.** 2008. Foraging and associative learning of visual signals in a parasitic wasp. *Animal Cognition*, 11, 525-533.
- Margulies, C., Tully, T. & Dubnau, J.** 2005. Deconstructing memory in *Drosophila*. *Current Biology*, 15, R700-R713.
- Menzel, R.** 1999. Memory dynamics in the honeybee. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 185, 323-340.
- Menzel, R. & Giurfa, M.** 2001. Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee. *Trends in Cognitive Sciences*, 5, 62-71.
- Mery, F. & Kawecki, T. J.** 2004. The effect of learning on experimental evolution of resource preference in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 58, 757-767.
- Orr, M. V., Hittel, K. & Lukowiak, K.** 2008. Comparing memory-forming capabilities between laboratory-reared and wild *Lymnaea*: learning in the wild, a heritable component of snail memory. *Journal of Experimental Biology*, 211.
- Schneider, M. V., Beukeboom, L. W., Driessen, G., Lapchin, L., Bernstein, C. & Van Alphen, J. J. M.** 2002. Geographical distribution and genetic relatedness of sympatrical thelytokous and arrhenotokous populations of the parasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera). *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 191-200.
- Schurmann, D., Sommer, C., Schinko, A. P. B., Greschista, M., Smid, H. & Steidle, J. L. M.** 2012. Demonstration of long-term memory in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 143, 199-206.
- Smid, H. M., Wang, G. H., Bukovinszky, T., Steidle, J. L. M., Bleeker, M. A. K., van Loon, J. J. A. & Vet, L. E. M.** 2007. Species-specific acquisition and consolidation of long-term memory in parasitic wasps. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274, 1539-1546.
- Steidle, J. L. M. & van Loon, J. J. A.** 2003. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 108, 133-148.

- Stephens, D. W.** 1991. Change, regularity, and value in the evolution of animal learning. *Behavioral Ecology*, 2, 77-89.
- Stephens, D.W.** 2007. Models of information use. In: *Foraging: Behavior and Ecology* (Ed. by D.W. Stephens, J.S. Brown, R.C. Ydenberg), pp. 31-60. Chicago: University of Chicago Press.
- van den Berg, M., Duivenvoorde, L., Wang, G. H., Tribuhl, S., Bukovinszky, T., Vet, L. E. M., Dicke, M. & Smid, H. M.** 2011. Natural variation in learning and memory dynamics studied by artificial selection on learning rate in parasitic wasps. *Animal Behaviour*, 81, 325-333.

CHAPITRE 6

HOW DOES THE DISTRIBUTION OF RESOURCE SHAPE A MULTI- MODULES MEMORY? A MODELLING APPROACH

Lucie Froissart¹, Martin Giurfa², Carlos Bernstein¹, Isabelle Amat¹ & Emmanuel Desouhant¹

¹ Université de Lyon, Université Lyon 1, CNRS, UMR 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive.

² Centre de Recherches sur la Cognition Animale, UMR 5169, Université Paul Sabatier.

ABSTRACT

Memory was revealed by molecular and cellular biologists to be based on distinct phases, which takes turn retaining information in the course of time. Evolutionary biologists have up to now addressed the question of the relationship between the characteristics of these successive phases and the ecological needs faced by animals in an informal way. We provide here a first attempt at tackling this point with a modelling approach. We focused on the effect of resource spatial distribution on the optimal length selected for a short-term-like memory. We modelled a kind of bee foraging nectar on two types of flowers with different profitabilities. The bee was provided with two memory modules, one mimicking a long-term memory (LTM, high storage capacity of information but information not readily accessible for decision making), and one a short-term memory (STM, reverse features). We show that the existence of the STM is highly dependent on the existence of a flaw of LTM, here the low speed of information retrieval. Then, an optimal duration of STM rises which is not 0 or the longest length tested. This is explained by the two-sided effect of STM lengthening, both beneficial and deleterious. Because the relative strength of these effects depends on environmental structure, selecting for different optimal STM, this factor appears to have a potential role in the evolution of STM length.

KEYWORDS

Memory phases; evolution; short-term memory; resource distribution; nectar foraging

Authors' contribution: LF & ED: original idea; LF, IA, CB, MG & ED designed research; LF with help of IA performed research (programming and simulations); LF analysed data; and LF & ED wrote the paper.

Animals need mechanisms that help them adjust their behaviours to environmental changes. Surely learning and memory are cornerstones. If memory is evolutionarily adaptive, one would expect that various characteristics of memory (consolidation, retrieval, cost...) would be tuned to environmental variability. The dissection of memory mechanisms at the molecular level revealed a complex and dynamic process, compounded of successive phases, which take turns retaining information in the course of time (Stough et al. 2006). One challenge when investigating the adaptive value of memory is to integrate this complexity.

Memory phases were defined according to the time they store information and their molecular and cellular bases. Roughly, three kinds of memory phases can be distinguished: short term memories (STMs), intermediate-term memories (ITMs) and long-term memories (LTMs). STMs last for several seconds to few minutes. They rest on synaptic activity and are independent from protein synthesis. ITMs last for hours and depend on the translation of preexisting ARNm. LTMs, the slowest phases to be consolidated, last for several hours to days or months. They rest on protein synthesis through the transcription and translation of ARNm and are correlated with structural changes in the neuronal network. They are hence assumed to be costly (Mery et al. 2005). The precise role of each of these mechanistically distinct phases is not yet known but in cognitive studies, a short-lasting working memory is told apart from a long-lasting reference memory. The first is thought to keep a few information pieces in an active state—that is available for the animal's decision making, while the second can store much more information pieces, but these information need to be retrieved to be used (Chittka et al. 1999, Baddeley 2000, Jonides et al. 2008).

These memory phases are found from rats and nematodes to birds and insects (Menzel 2001, Eisenhardt 2006, Rose 1991, Müller and Carew 1998, Rosenzweig et al. 1993, Amano and Maruyama 2011). While the mechanisms implied are highly similar, some discrepancies are observed (Papini 2002). The exact number of phases described varies from one species to another as well as the length of each memory phase. For example, the anesthesia resistant memory (ARM) of *Drosophila* and the early-LTM (eLTM) of bees are both ITMs since they are independent of transcription, but the first lasts 24h whereas the second lasts 2 to 3 days. An estimation of the adaptive value of memory requires understanding the adaptive significance of such differences.

Clues of the ecological relevance of memory phases length has been first provided by observational data in the honeybee *Apis mellifera*. In this species, the timing of the successive memory phases is correlated to the one of the workers' foraging cycle stages (Menzel 1999). The duration of early STM (the first memory phase to rise in honeybee) matches the one of travels between flowers inside a flower patch, the late STM corresponds to travel between

patches and the mid-term memory (MTM) and LTMs cover the gaps between foraging bouts, even when spaced by overwintering. Menzel (1999) thus hypothesized that memory dynamics specificities may reflect adaptations to ecological constraints such as resource distribution. Recently, this hypothesis has been strengthened by experimental results obtained in different species (*Drosophila melanogaster*: Mery et al. 2007a, Reaume et al. 2011; *Lymnaea stagnalis*: Orr et al. 2008, 2009; parasitoid wasps *Lariophagus distinguendus*, *Nasonia vitripennis*: Collatz et al. 2006, Schurmann et al. 2012, *Cotesia rubecula* and *C. glomerata*: Smid et al. 2007, van den Berg et al. 2011). But, since no theoretical study comes to back it up, authors are constrained to explain their results with verbal models.

Indeed, although numerous models have focused on the optimal duration of information retention in different environmental conditions (McNamara and Houston 1987, Hirvonen et al. 1999, Dunlap et al. 2009, Dunlap and Stephens 2012, Eliassen et al. 2009), they all caricature memory. They often consider it as a single sliding window and neglect the dynamic architecture uncovered by molecular and cellular biologists. These models predict how environmental features such as spatial or temporal heterogeneity may act on the reliability and utility (i.e. potential fitness consequences) of information, according to the time since they were gathered. By doing so, they predict how fast information get out-of-date and must be dropped. In other words, they yield keys to understand the intrinsic value of past information pieces but do not predict the length the memory phases should have or why information should be kept in a type of memory phase rather than another after a given time has elapsed.

Here is a first attempt to model a memory that stores information in different modules, each exhibiting the properties of one type of memory phase, and to investigate how environmental features could influence the duration of information retention in each of these modules. For simplicity and tractability, we built a memory made of two modules (or phases), one mimicking a short-lasting memory (STM or working memory) and the second a long lasting one (ITM, LTM or reference memory). Our main goal was to seek for the effect of the resource spatial distribution on the optimal STM length in a forager that encounters two types of prey that differ in the rate of energy they provide, at the time scale of a foraging bout. We focused on the retrieval and use of memory-stored information. We left problems linked to other cognitive processes such as learning or perception aside.

The work presented here has to be considered as a first step in this approach. We tested the effect of the resource distribution through the effect of the relative frequency of both types of food items, the degree of their aggregation in patches and their relative profitability. Food items were made adjoining. Further steps will have to consider temporal

variability and the role of travel time and will be discussed in the perspective section of this chapter.

BUILDING THE MODEL

We evaluated how resource spatial distribution could shape memory dynamics in the ecological framework of the classical “prey model” (Stephens and Krebs 1986): a solitary individual foraging randomly in its environment and gathering discrete food items of different profitabilities, that maximises its net energy gain rate.

Following Menzel (1999), and because bee’s cognition has been extensively studied (e.g. Giurfa and Sandoz 2012), we tailored the system just like a worker bee foraging nectar on flowers. The forager will then hereafter be called the “bee” and food items, “flowers”. In this model, the bee covers an environment, the “meadow”. It decides, each time it meets a flower, whether to land and gather its nectar, or not. Nectar gathering provides the bee with an energetic reward but consumes time. Once its crop filled by nectar, the bee gets back to the hive.

The decision to gather or not a flower is made in order to maximise the net energy gain rate brought back to the hive. The bee decides under the constraint of limited information: at the start of a foraging bout, it relies only on information pieces stored in a LTM-like module. The bee must expense some time to process them before taking a decision. The processed information can then be stored in a STM-like module for a given duration, the STM length (henceforth called α), and further re-used.

We investigated the effect of the relative profitability of flowers, their relative frequency, their spatial arrangement and the time needed to process information from the LTM-like module on α^* , the optimal value of α .

Modelling the meadow

Flowers

The environment is constituted of two types of flowers recognisable at a distance, that is without landing or handling. Flowers of each type may for example exhibit a specific colour, say white (W) and black (B). The energetic reward yielded by flower i is denoted G_i ($i \in \{W; B\}$), with $G_B \geq G_W$. Flowers of both types yield the same volume of nectar and require the same handling skills to be gathered. Their relative profitability then depends only on the value of $\frac{G_W}{G_B}$.

We considered that there is no within-type variation in space or time. In particular, all the flowers of the same type in a given meadow exhibit the same colour, nectar quality and quantity, and handling skills requirement. In other words, colour is a perfectly reliable cue of flower profitability.

Meadow's spatial structure

The meadow is modelled as a linear succession of space units, each space unit holding one or no flower. In the work presented here, the latter case was not considered. The structure of the meadow then corresponds to a sequence of flowers. Two kinds of meadow spatial structure were considered.

Random sequence of flowers

The sequence of flowers was generated according to a Bernoulli process. At each space unit, the flower modelled was a white flower with a probability equal to the percentage of white flowers in the environment, denoted f_W , while it was a black one with probability $1 - f_W$. Consequently, the bee meets series (or patches) of white flowers of mean size $\mu_W = \frac{1}{1-f_W}$ (variance: $\sigma_W^2 = \frac{f_W}{(1-f_W)^2}$). It meets patches of black flowers of mean size $\mu_B = \frac{1}{f_W}$ (variance: $\sigma_B^2 = \frac{1-f_W}{f_W^2}$). A mean ‘‘any colour flower’’ patch size can be defined as $\frac{\mu_B + \mu_W}{2}$. This mean depicts the mean number of flowers of the same type a bee should meet in a row (Figure 1).

This environmental structure characterisation owns one degree of freedom: once, for example, f_W is set, μ_W , σ_W^2 , μ_B and σ_B^2 are defined.

Aggregated sequence of flowers

We modelled a second type of meadow where flowers of each type occurred in patches, mean size of which could be controlled freely from f_W . In that case, the sequence of flowers was generated according to two negative binomial distributions, one for each type of flowers.

The size of a patch of the type of flower i ($i \in \{W; B\}$) was determined as the number of failures experienced in a sequence of Bernoulli trials until a specified number of successes, denoted k_i , occurred. The success probability in these Bernoulli trials is denoted p_i . Consequently, the mean size of patches of flowers i , μ_i , equals $k_i \frac{1-p_i}{p_i}$ with variance $\sigma_i^2 =$

$k_i \frac{1-p_i}{p_i^2}$. Once the number of k_i successes have been reached, the next flower patch was modelled, necessarily a patch of the other type of flowers (Figure 2).

This structure characterisation owns 4 degrees of freedom: once, for example, f_W and μ_B are set, μ_W is defined, since $f_W = \frac{\mu_W}{\mu_W + \mu_B}$. The associated variances σ_B^2 and σ_W^2 are defined once k_B and k_W fixed.

Modelling the bee

Traveling

The bee covers randomly the meadow. In particular, the bee cannot choose to bend its flight inside a patch of flowers, neither it has the possibility to choose among several flowers.

Figure 1. Randomly structured meadow. (a) Mean size of patches of white flowers (grey line), black flowers (black line) and “any colour” flowers (dashed line) according to the percentage of white flowers in the environment, f_W . (b) Overview of modelled meadows counting 100 flowers for different f_W . Each flower is represented by one rectangle.

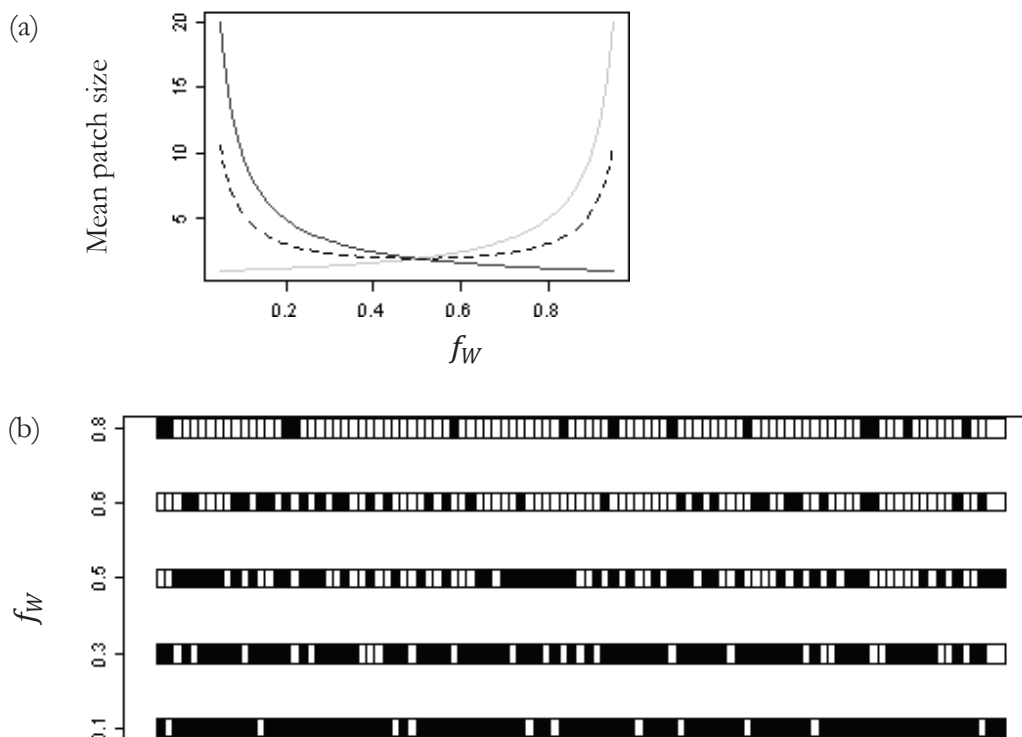
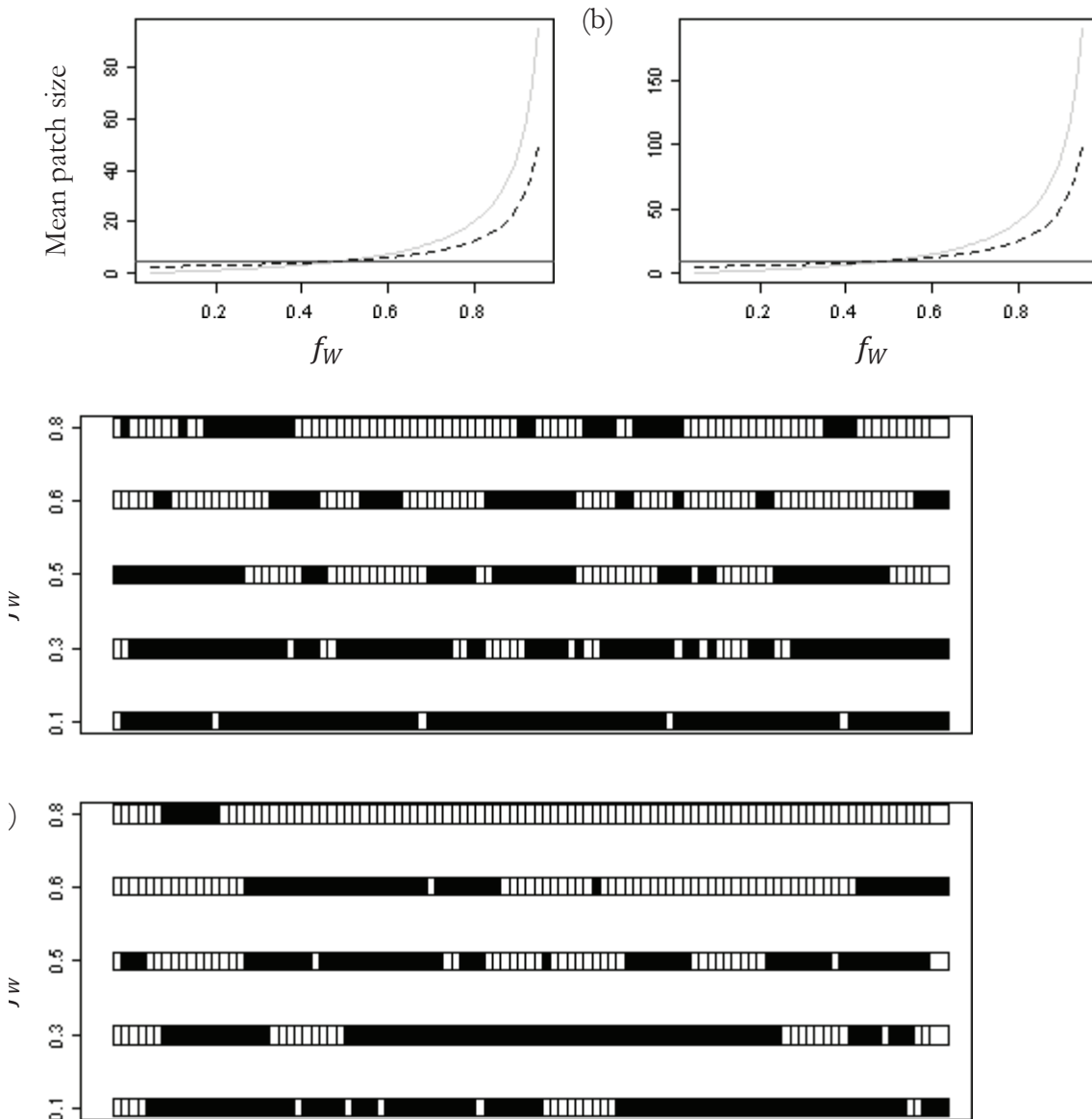


Figure 2. Meadows with an aggregated structure, with different theoretical size of black flowers patches, μ_B . (a, c) $\mu_B = 5$, (b, d) $\mu_B = 10$; (a, b, c, d) $k_W = k_B = 1$. (a, b) Mean theoretical size of patches of white flowers (grey line), black flowers (black line) and “any colour” flowers (dashed line) according to the percentage of white flowers in the environment, f_W . (c, d) Overview of modelled meadows counting 100 flowers for different f_W . Each flower is represented by one rectangle. Because patches of size 0 occur, successive patches of the opposite colour flowers can collapse.



The succession of flowers it meets is then the one that is described above. Time is considered to be discrete. When the bee travels from one space unit to the other, it expenses one time step and an energetic “flight cost” (C_{fly}).

Nectar collection

The bee must decide at each flower met whether to land and gather the nectar offered or not. Once it decides to land, it collects the nectar entirely. This behaviour demands some time and is energetically costly. It is considered that the bee can handle both types of flower with the same ability: these “handling time” (t_{hand}) and “handling cost” (C_{hand}) are the same for both type of flowers. They also do not vary; in particular, shifting from one flower type to the other does not entail an extra handling cost or handling time.

Each nectar collection partly fills the bee’s crop: once full, the foraging bout ends. Since both type of flowers offer the same volume of nectar, the crop is filled by the gathering of a given number of flowers, whatever its colour. The bee begins a foraging bout with an empty crop. It does not have the possibility to empty it, even partly, until it has returned to the hive.

Information acquisition and memory

The bee is aware, at any moment in a foraging bout, of the total amount of energy (G_{tot}) it has collected so far. It also knows the time elapsed (t_{tot}) since the bout began. G_{tot} and t_{tot} are set to 0 at the beginning of a foraging bout.

The bee is not able to acquire any other information in a foraging bout: it only relies on its past experience, that is, information previously learned and stored in a LTM-like module. The work presented here is then not at all concerned with learning.

The LTM-like module is characterized by several features. First, it has unlimited capacity: it can hold the whole set of information pieces necessary for decision making. Second, it has infinite length at the time scale considered and is perfectly stable: it never loses or alters any piece of information stored. Third, it keeps information in a raw state. This means that, in order to translate LTM-stored information into a behaviour, the bee must retrieve information from this module and apply a decision rule. In other words, the bee must process the LTM-stored information pieces and this processing operation is time consuming. This choice was done since retrieval of information from LTM has been shown to be time consuming (e.g. Anderson 1983). Moreover, bees were shown to be able to invest significant quantities of time in decision making to better avoid costly errors (up to an extra 6s measured:

	notation	values	unit
Meadow			
Structure			
Random			
Aggregated			
Mean black flowers patch size	μ_B	{1; 5; 10}	flowers
Nb. of successes (variance of patch size)	k_B, k_W	{1; 10}	—
Percentage of white flowers	f_W	[1; 100]	%
Energetic gain of black flowers	G_B	50	Joules
Relative profitability of white and black flowers	G_W/G_B	{0, 0.1, 0.5, 0.8, 1}	—
Bee			
STM length	α	[[0; 50]]	time steps
LTM information processing time	t_{proc}	{0; 2; 4; 8; 10; 15}	time steps
Fly cost	C_{fly}	0.045	J/time steps
Handling time	t_{hand}	15	time steps
Handling cost	C_{hand}	0.0035	J/time steps
Number of flowers to be gathered	—	70	flowers

Table 1. Values or ranges of values tested for each parameter of the model. Parameters that were kept fixed are shadowed. A time step is at the scale of 1 sec.

Chittka et al. 2003). The time necessary for information processing is denoted t_{proc} . The processed information tells directly the bee what to do, that is, to land or not on the flower met.

Information in its processed form is stored in a STM-like module. The features of this module are complementary of those of the LTM-like module. First, it has a limited capacity: only one result of the information processing can be stored at a time. If the bee is led to re-evaluate the behaviour it has to exhibit, the new processed information erases the old one. Second, it has a finite length, measurable in time steps, denoted α . If the processed information is not “refreshed”, it vanishes on its own, totally and suddenly, after α time steps have elapsed. Information refreshing happens each time the bee’s behaviour effectively matches the information stored in STM (see below). Third, the STM-stored information tells directly the bee what to do—to land or not on the flower met. Using information from STM is not time or energy consuming.

Decision making and STM information refreshing

At each flower met, the bee must decide whether to collect the nectar offered or not. Through flower coloration, the bee recognises instantaneously and perfectly each flower type at a distance (without landing or handling). The bee does not face any detectability problems and is absolutely not prone to errors.

The memory functioning described below was built according to the verbal model made by Chittka et al. (1997) to explain flower constancy in bumblebees. Several cases can be told apart, depending on what information the STM-like module holds.

(1) If the STM-like module is empty, the bee must retrieve and process information from the LTM-like module. This consists in applying a decision rule, a “rule-of-thumb” based on the comparison between the expected net energy gain rates when the bee collects or not, the nectar. If the expected net energy gain rate is higher when collecting the nectar than when bypassing the flower, and if the net energetic gain is positive, then the bee decides to land and gather the flower of the type i met (decision denoted $gather_i$). This translates into the formulae, where $i \in \{W; B\}$:

$$\frac{G_{tot}+G_i-C_{hand}-C_{fly}}{t_{tot}+t_{proc}+t_{hand}+1} > \frac{G_{tot}-C_{fly}}{t_{tot}+t_{proc}+1} \text{ and } G_i - C_{hand} \geq 0 \Rightarrow gather_i = TRUE$$

$$\frac{G_{tot}+G_i-C_{hand}-C_{fly}}{t_{tot}+t_{proc}+t_{hand}+1} \leq \frac{G_{tot}-C_{fly}}{t_{tot}+t_{proc}+1} \text{ or } G_i - C_{hand} < 0 \Rightarrow gather_i = FALSE$$

The outcome of the “fresh” information processing (the value of $gather_i$) can be stored in the STM-like module, with α_{count} , a time step counter, set to 0.

(2) If the STM-like module stores an information piece, the decision to make (landing or not) depends on the STM’s information content and the type of flower met. (2.1) If the flower met is a flower of type i and (2.1.1) if the STM’s information content is “land on flower of type i ”, then the bee blindly applies the outcome of its previous information processing and lands. (2.1.2) If the STM-like module contents “do not land on flower of type i ”, then the bee bypasses the flower. In both cases, the STM information is refreshed, that is α_{count} is set to 0. (2.2) If the flower met is a flower of type i and (2.2.1) if the STM-like module contents “land on flower of type j ($j \neq i; j \in \{W; B\}$)”, then the bee ignores the encountered flower and does not land, because the input information does not match the stored information. The STM information is not refreshed. α_{count} increases of 1 time step. (2.2.2) If the STM-like module tells “do not land on flower of type j ” then the bee processes its LTM-stored information as described in (1) and stores a new fresh information piece in the STM-like module.

Running the model and determining the optimal STM length

The model was ran 1000 times for each set of parameters tested. To compare the adaptive value of different STM lengths, we focused as a fitness currency to the mean net energy gain rate, R , of the 1000 modelled bees.

The influence of different environmental parameters on R was tested. These parameters were: the structure of the meadow (random or aggregated), the percentage of white flowers f_W and the relative profitability of black and white flowers $\frac{G_W}{G_B}$. In the aggregated case, the influence of mean size of flower patches, through μ_B , as well as the associated variances, through k_W and k_B , were evaluated.

Regarding the bee, the effect of the STM length α and the time needed to process information from the LTM-like module t_{proc} were investigated. To get some comparison points, the mean energy gain rate R of bees using three other decision making processes were calculated. Beside the “info-constrained bee” described above—called so because it must expense time to use the LTM-stored information, two types of bees used a predefined fixed strategy that does not require information processing. (1) The “all-blacks bee” lands only on black flowers, (2) the “all-flowers bee” lands on each flower met, whatever its colour. The last type of bee modelled was (3) the “well-informed bee”, that can process the LTM-stored information each time it meets a flower, without any time cost.

The all-blacks and all-flowers bees each sketch one of the two fixed strategies that can be predicted as optimal by the prey model (Stephens and Krebs 1986). Indeed, this model predicts that partial preferences, that is gathering only some but not all the flowers of a given colour, cannot yield the best long-term mean net energy gain rate. Then, whatever the set of parameters tested, either the all-blacks or the all-flowers bees should get the highest mean net energy gain rate achievable in the environment. Which fixed strategy is optimal is determined by a threshold value of the frequency of black flowers whose value depends on the relative profitability of black and white flowers. In the framework of this model, the frequencies of black and white flowers are complementary: above a threshold value of the percentage of white flowers, the optimal strategy should be the all-flowers one and the all-blacks below.

Modelling a well-informed bee allows to evaluate to what extent the use of a rule-of-thumb hampers the bee, in the absence of a time cost due to information processing.

The other parameters were set to a given value for all the simulations. The extent to which those parameters influence the mean net energy gain rate has not been evaluated here. This could be done in a next version of the model.

Values or ranges of values given to each parameter are summarized in Table 1. They were chosen in order to be relevant relative to a bee's biology (Pyke 1978, Heinrich 1975, Chittka et al. 2003, Raine and Chittka 2005, Burns 2005, Gegear and Thomson 2004, Raine and Chittka 2007a).

α^* , the α yielding the highest mean net energy gain rate (R_{max}), was graphically determined for each combination of other parameters. The further lower and upper α yielding 98% of R_{max} were determined in the same time. They are respectively denoted α_{98-} and α_{98+} . These values associate a width to R_{max} : the more α_{98-} and α_{98+} are far from each other, the more the maximum reached by R is flat.

RESULTS

Best fixed strategy

As expected, for each set of parameters tested, either the all-blacks or the all-flowers bees achieve the higher R among the four strategies modelled. For a given meadow structure (random or aggregated with $\{\mu_B; k_W; k_B\}$ fixed) and a given value of $\frac{G_W}{G_B}$, the all-flowers strategy is the strategy that yields the best R above a threshold value of f_W , it is the all-blacks one below. This threshold value depends on $\frac{G_W}{G_B}$: the more $\frac{G_W}{G_B}$ is close to one, the lowest is the threshold value. Two special cases emerge. (1) If and only if $\frac{G_W}{G_B} = 0$, then the all-blacks strategy is the best strategy whatever the percentage of white flowers. (2) If and only if $\frac{G_W}{G_B} = 1$, then the all-flowers strategy is the best strategy whatever the percentage of white flowers. The threshold value does not depend on the meadow structure (Figures 3 to 6).

Rule-of-thumb

The comparison of the R of well-informed bees, R_{WI} , with the one of the best fixed strategy, R_{BFS} , allowed us to evaluate how the rule-of-thumb performs in the absence of any time cost. In the random structured meadow, the rule-of-thumb performs well: in 75% of the sets of parameters tested, R_{WI} equals at least 99% of R_{BFS} . The worst performance registered

yields 85% of the R_{BFS} (see below for an explanation). In the aggregated structured meadow, the rule-of-thumb is less successful (see below). If in 75% of the sets of parameters tested, R_{WI} equals at least 98% of R_{BFS} , the worst performance drops to 26% of this value. Performances below 80% of R_{BFS} are encountered when μ_B goes up and when f_W is above 50%.

But this rule-of-thumb offers an advantage over both fixed strategies: it is flexible. Then, in the random meadow, in the sets of parameters tested, it is never the strictly worst strategy, contrary to both the all-flowers and the all-blacks strategies. The all-blacks strategy, for example, yields a null R when $f_W = 1$. In the aggregated meadow, it sometimes happens (0.05% of the cases tested); in those cases, the mean net energy gain rate of the well-informed bees does not drop below 99% of the rate achieved by the worst fixed strategy, and below 80% of the rate achieved by the best one.

Optimal STM length of info-constrained bees

The mean net energy gain rate achieved by info-constrained bees, R_{IC} , depends, all other parameters being set, on the length of the STM-like module, α . R_{IC} reaches its maximum value at $\alpha = \alpha^*$, the optimal STM length.

Because α^* depends on f_W , in interaction with the type of structure of the meadow (random or aggregated) together with the nature of the best fixed strategy (all-blacks or all-flowers), for comprehension convenience, we here disentangle different subcases. The random meadow is first examined, with the subcase where the all-blacks is always the best strategy whatever the value of f_W . Then the subcase where the all-flowers strategy is always the best one is studied and at last, the general case where the all-flowers strategy is the best one above a threshold value of f_W , and the all-blacks one in the opposite case. After that, the aggregated meadow is examined.

Random structure, all-blacks best strategy

As previously indicated, this corresponds to the only case where $\frac{G_W}{G_B} = 0$. In this meadow, white flowers should never be gathered, whatever the value of f_W .

Here, when $t_{proc} > 0$, R_{IC} monotonously increases with α , till it reaches R_{WI} . This happens whatever the value of f_W (Figure 3.a, b): no local maximum arises. α^* is yielded by the highest R_{IC} modelled, whose value is under the influence of the stochastic fluctuations of

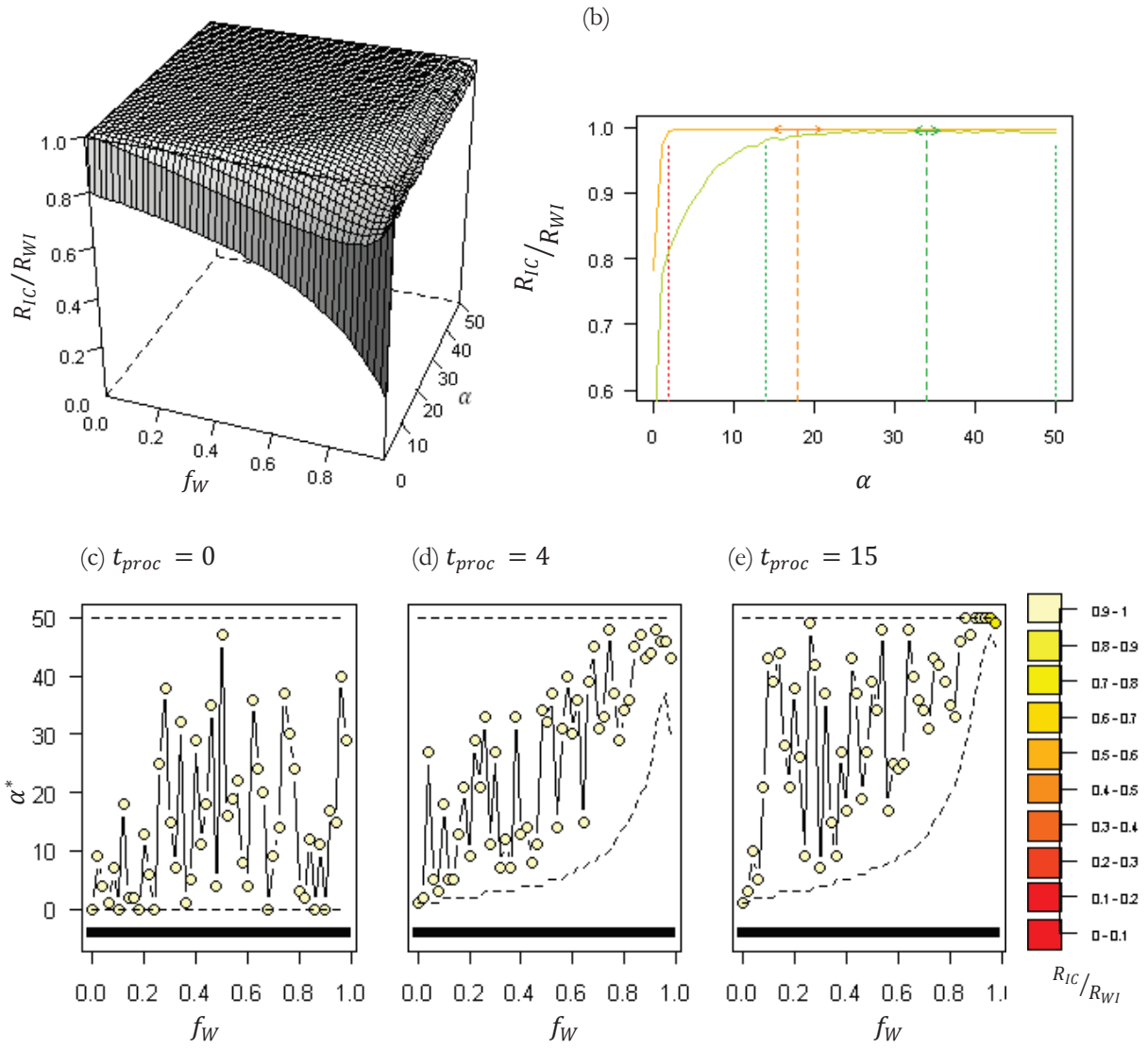


Figure 3. (a, b) Mean net energy gain rate of info-constrained bees, given relatively to well-informed bees ($\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$) and (c, d, e) optimal STM length α^* in a randomly structured meadow, with all-blacks best fixed strategy ($\frac{G_W}{G_B} = 0$). (a) $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$ shown according to the percentage of white flowers in the meadow (f_W) and the length of the STM-like module (α); $t_{proc} = 4$. (b) $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$ shown according to α , for $f_W = 0.1$ (reddish colours) and $f_W = 0.8$ (greenish colours); $t_{proc} = 4$. The maximum value is indicated in each case by a double arrow. Their abscissa give the associated optimal STM length, α^* , surrounded by the further lower and upper α yielding 98% of the R_{IC} maximum, α_{98-} and α_{98+} . (c, d, e) α^* shown according to f_W . The $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$ achieved at α^* is indicated by points colour. Dashed lines give α_{98-} and α_{98+} . The bar in the bottom of the graph indicates the best fixed strategy (black: all-blacks, grey: all-flowers). (c) $t_{proc} = 0$, (d) $t_{proc} = 4$, (e) $t_{proc} = 15$.

the meadow modelling. Those fluctuations are partly buffered when starting at the α_{98-} , which appears to be a good indicator of the shape of α^* according to f_W (Figure 3). Moreover, because R_{IC} reaches a plateau, α^* is surrounded by a large 98%-interval, whose width diminishes with increasing t_{proc} (Figure 3.b-e). R_{IC} increases faster for low values of f_W , leading to the selection of lower α^* than for f_W close to one (Figure 3). When $t_{proc} = 0$, R_{IC} does not depend on α . α^* is then a random value between 0 and 50 time steps.

This scheme is explained by the decision making process of the bee. First, the rule-of-thumb lets always the bee avoid white flowers and gather black ones when it has to process LTM information, what matches the best fixed strategy. Second, the processed information stored in STM lets also the bee follow the best fixed strategy. When the STM stores $gather_B = TRUE$, the bee not only blindly lands on black flowers but also ignores white ones. When the STM stores $gather_W = FALSE$, it avoids white flowers and, if it meets a black one, processes LTM information and decides to gather the flower. Once again, it applies the best fixed strategy. But, each LTM information processing operation entails a time cost equal to t_{proc} . These operations occur when the STM empties, what happens when STM has not been refreshed since α time steps. Such a lack of refreshing can here only be due to series of white flowers that are ignored after the gathering of a black one. Then, the more the bee owns a long α , the more it saves processing operations. The shorter the patches of white flowers are, the less it has to do such operations. As a result, α has just to be long enough to make the bee skip patches of white flowers: $\alpha^* = f(f_W)$ has then the shape of $\mu_W = \frac{1}{1-f_W}$. The increase of t_{proc} , the time cost associated to processing operations, makes the failures to keep STM supplied more expensive and then sharpen the area where R_{IC} equals 98% of its higher value. When $t_{proc} = 0$, there is no time saving problem. Moreover, owning a longer α does not entail an energetic cost. The bee's α then does not matter, no α^* is selected.

Random structure, all-flowers best strategy

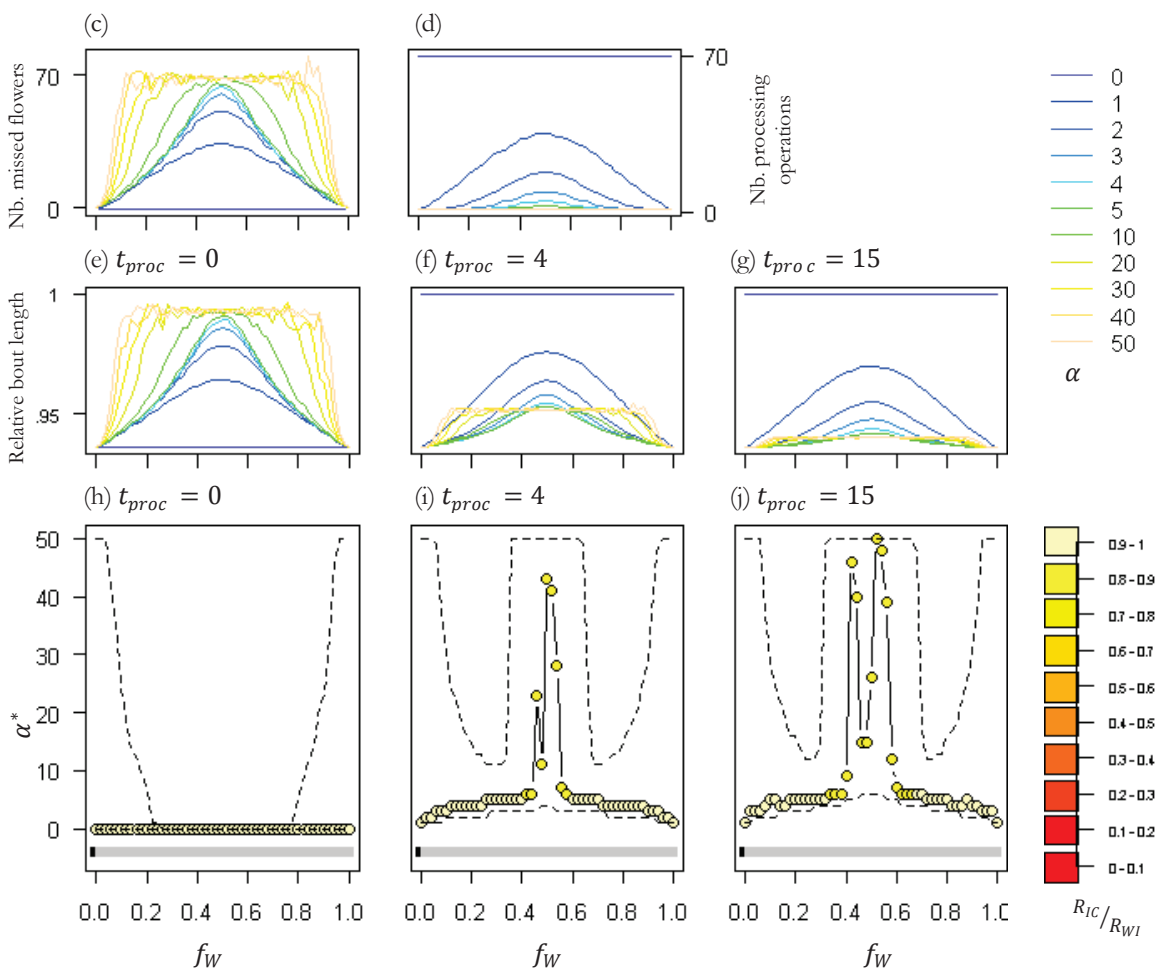
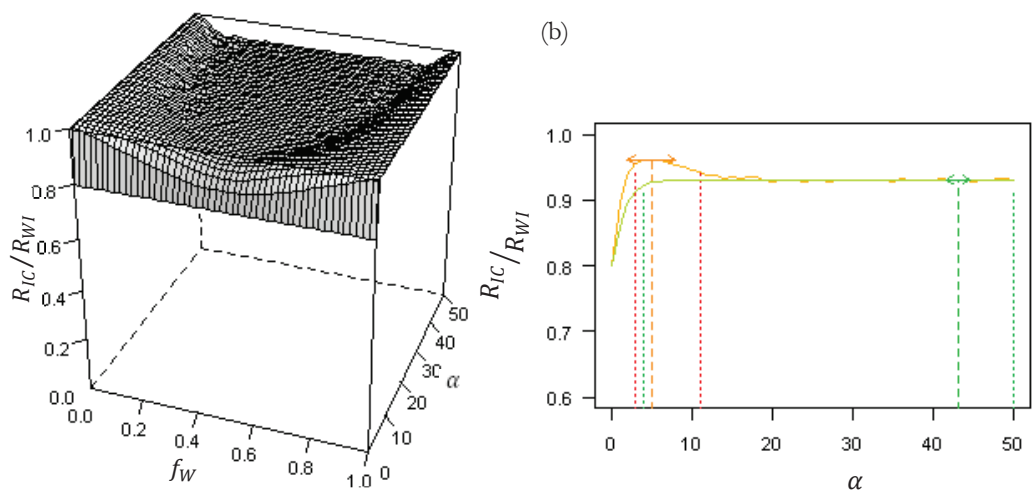
As previously indicated, this corresponds to the only case where $\frac{G_W}{G_B} = 1$. In this meadow, white flowers, as black ones, should always be gathered, whatever the value of f_W .

Here, when $t_{proc} > 0$, R_{IC} accepts two distinct behaviours according to α . For f_W around 0.5, R_{IC} monotoneously increases with α , till it reaches a ceiling at a lower value than R_{WI} (Figure 4a, b). As in the preceding subcase, the α^* obtained is relatively long, stochastically fluctuates and is associated with a large 98% interval. (Figure 4). For f_W getting

closer of 0 or 1, R_{IC} first increases with α , reaches a local maximum, slightly lower than R_{WI} , and decreases to a plateau (Figure 4.a, b). The α^* obtained is a clear-cut value, relatively short, associated with a narrowest 98% interval for f_W getting closer to 0.5 (Figure 4). α^* increases slightly with f_W increasing from 0 or decreasing from 1. When $t_{proc} = 0$, R_{IC} is a decreasing function of α , leading to the selection of $\alpha^* = 0$.

These results can be explained by the existence of two competing effects of an increase in α . First of all, it should be noticed that the rule-of-thumb, as in the preceding section, always allows the bee to make a correct decision when it has to process LTM information: it makes the bee land both on black and white flowers, what matches the best fixed strategy, at a t_{proc} expense. As in the preceding subcase (all-blacks best fixed strategy), an increase in α makes the bee saves processing operations (Figure 4d); this translates into a time saving if $t_{proc} > 0$. But, contrary to the preceding case, when the bee relies on its STM-stored information, it deviates from the best fixed strategy. Indeed, when the STM holds

Figure 4. See next page. (a, b) Mean net energy gain rate of info-constrained bees, given relatively to well-informed bees ($\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$) and (h, i, j) optimal STM length α^* in a randomly structured meadow, with all-flowers best fixed strategy ($\frac{G_W}{G_B} = 1$). (a) $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$ shown according to the percentage of white flowers in the meadow (f_W) and the length of the STM-like module (α); $t_{proc} = 4$. (b) $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$ shown according to α , for $f_W = 0.3$ (reddish colours) and $f_W = 0.5$ (greenish colours); $t_{proc} = 4$. (c) Mean number of flowers ignored according to f_W and α . Each flower ignored is a missed opportunity which entails a time and an energetic cost due to extra flight. (d) Mean number of LTM information processing operations according to f_W and α . Each processing operation entails a time cost equal to t_{proc} . (e, f, g) Mean duration of the foraging bouts, relative to the maximum mean duration observed, according to f_W and α . (h, i, j) α^* shown according to f_W . The $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$ achieved at α^* is indicated by points colour. Dashed lines give α_{98-} and α_{98+} . The bar in the bottom of the graph indicates the best fixed strategy (black: all-blacks, grey: all-flowers). (e, h) $t_{proc} = 0$, (f, i) $t_{proc} = 4$, (g, j) $t_{proc} = 15$.



$gather_B = TRUE$ (respectively $gather_W = TRUE$), then the bee ignores further white (respectively black) flowers as long as α time steps has not pass without information refreshing. In both cases, such flowers bypassing are missed opportunities; their consequence is an extra investment in flight, what represents a time and an energetic cost. Thus, on the one hand, greater α allow to save time through processing operation saving (Figure 4.d). On the other hand, greater α let the bee make more mistakes (Figure 4.c), which entail a time and energetic cost.

The outcome of the interaction of both effects depends on f_W . When f_W is close to 0.5, patches of white and black flowers follow one another quickly (the mean “any colour flower” patch size, $\frac{\mu_W + \mu_B}{2}$, is minimum at $f_W = 0.5$, Figure 1). The bee can then only rest on α to avoid time-costly processing operations. When f_W is close to 0 or 1, big patches of respectively black and white flowers occur. These long series of a given type of flower save the bee from making mistakes and also from making processing operations, even with a short α . For f_W close to 0.5, the mean number of flowers ignored increases faster with α than for f_W close to 0 or 1 (Figure 4.c). There is also more time to save through processing operations saving around $f_W = 0.5$ (Figure 4.d). As a result, around $f_W = 0.5$, an increase in α always makes the bee save time. For f_W close to 0 or 1, an increase in α makes the bee save time for low values of α ($\alpha < 10$), but beyond $\alpha = 10$, a longer α entails a time cost (Figure 4.f, g). The beneficial effect of longer α is then stronger than its deleterious effect around $f_W = 0.5$, leading to the selection of long α^* . For f_W close to 0 or 1, the beneficial effect of longer α is the strongest for low α but it is overridden by its deleterious effect when α keeps increasing, leading to the selection of short non-null α^* . The R_{IC} reached by bees with α^* is badder for f_W around 0.5, due to a higher number of flowers bypassed (Figure 4.i, j). In the short α^* case, α^* increases while f_W gets closer to 0.5, because of the decrease of the mean “any flower” patch size: a slightly longer α allows the bee to save some information processing operations. Moreover, the R_{IC} reaches a widest maximum for f_W close to 0 or 1. This is because the cost due to missed opportunities increases faster with increasing α for f_W close to 0.5 than for f_W close to 0 or 1. In the case where $t_{proc} = 0$, there is no time to save through processing operation saving (Figure 4.e): the beneficial effect of longer α does not hold here, only its deleterious effect. As a consequence $\alpha^* = 0$ is selected (Figure 4.h).

Random structure, best strategy depending on the percentage of white flowers.

As previously indicated, this corresponds to $0 < \frac{G_W}{G_B} < 1$. In this meadow, white flowers should never be gathered below a f_W threshold; they should, as black ones, always be gathered above this threshold.

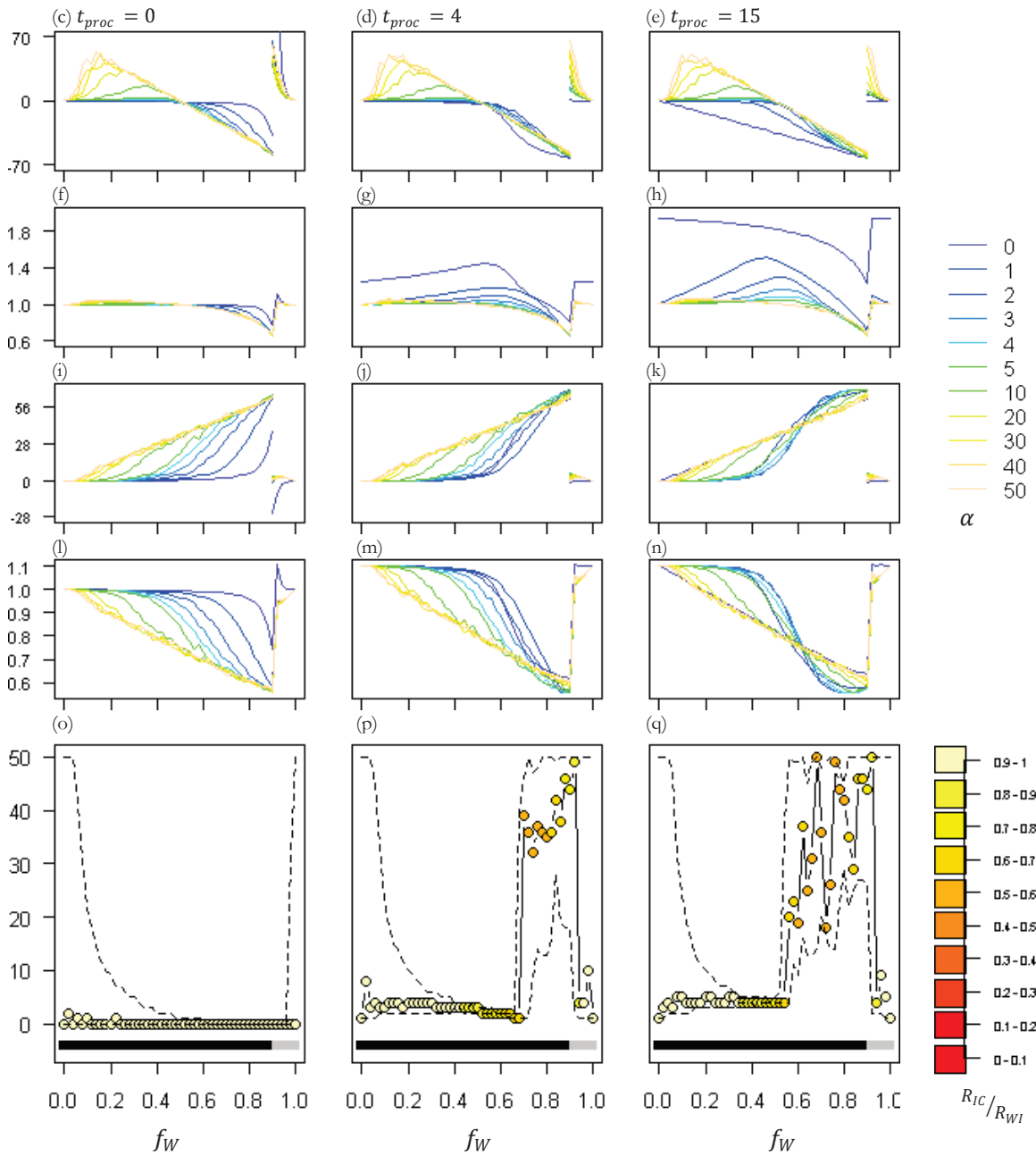
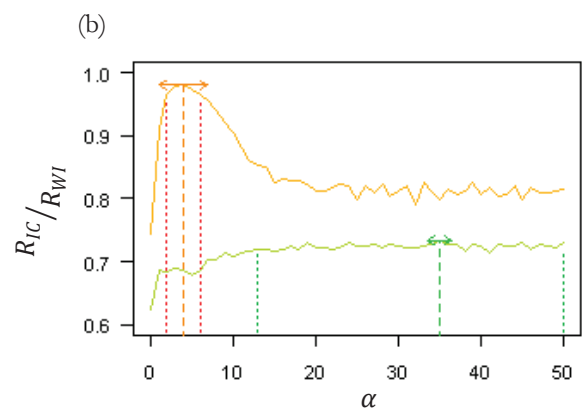
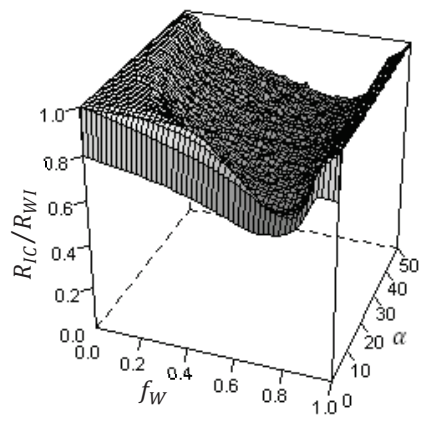
Here, when $t_{proc} > 0$, R_{IC} accepts two distinct behaviours according to α . For high values of f_W , R_{IC} monotonously increases with α , till it reaches a ceiling at a lower value than R_{WI} (Figure 5.a, b). The α^* obtained look like in the case where all-blacks is always the best fixed strategy: they are long and stochastically fluctuate. For lower f_W , R_{IC} first increases with α , reaches a local maximum, slightly lower than R_{WI} , and decreases to a plateau (Figure 5.a, b). The α^* obtained is a clear-cut value, relatively short, associated with a narrowest 98% interval for increasing f_W (Figure 5). When $t_{proc} = 0$, R_{IC} is a decreasing function of α , leading to the selection of $\alpha^* = 0$.

These results are explained by competing effects of an increase in α on the net energy gain and on the duration of the bout, due to the bee's decision making system, which is error prone in that meadow. Here, the rule-of-thumb makes always the bee land on black flowers: this is always a correct choice. But, when facing a white flower, the rule-of-thumb can lead the bee mistaking: the bee can decide to land on white flowers whereas the best fixed strategy is the all-blacks one, or decide not to land whereas the best strategy is the all-flowers one. This is due to the fact that the bee's decision rests on the energy gain previously gathered in the foraging bout, that is the contain of its crop. For example, when the bee begins a foraging bout with an empty crop, a white flower, even poorly rewarding, is regarded as valuable. The bee can be misled by a sampling bias, a phenomenon that was absent from the two preceding subcases. Second, the STM can also lead the bee mistaking. If the STM is supplied with $gather_W = TRUE$, the bee will ignore further black flowers, what is always a bad choice, as long as the STM holds. If the STM is supplied with $gather_B = TRUE$, the bee will ignore further white flowers: this is the optimal behaviour when the all-blacks strategy is the best one, but it is a wrong decision when the all-flowers strategy is the best. In a randomly structured meadow, the bee then knows three types of errors. (1) Because of STM functioning, it can ignore black flowers, what entails a time and an energetic cost due to extra flight. (2) Because of both the rule-of-thumb and the STM functioning, it can refuse or ignore white flowers. This is a wrong choice when the all-flowers strategy is the best one, involving extra flight. (3) Due to the rule-of-thumb and the STM, it also can gather white flowers when the all-blacks

strategy is the best one. In that case, the bee save flights but this error generates a loss of energetic income equal to the difference between G_B and G_W (Figure 5.c-e, i-k).

The longer α , the more often these errors occur, the higher the costs. Nonetheless, an increase in α , as previously explained, allows the bee to save processing operations and then time if $t_{proc} > 0$. When $t_{proc} = 0$, an increase in α does not give any advantage: $\alpha^* = 0$ is selected. When $t_{proc} > 0$, the outcome of the balance between deleterious and beneficial effects of an increase in α depends on f_W . When f_W is low, the all-blacks strategy being the best one, the bee with short α does not commit so much mistakes, due to the high encounter rate with black flowers. On the one hand, an increase in α makes the bee deviates from the optimal diet: if the bout began with a white flower, the STM stores $gather_W = TRUE$, and because of the length of α the bee cannot forget this information and correct the mistake. The

Figure 5. See next page. (a, b) Mean net energy gain rate of info-constrained bees, given relatively to well-informed bees ($\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$) and (o, p, q) optimal STM length α^* in a randomly structured meadow, with either all-blacks or all-flowers best fixed strategy ($\frac{G_W}{G_B} = 0.5$). (a) $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$ shown according to the percentage of white flowers in the meadow (f_W) and the length of the STM-like module (α); $t_{proc} = 4$. (b) $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$ shown according to α , for $f_W = 0.3$ (reddish colours) and $f_W = 0.8$ (greenish colours); $t_{proc} = 4$. The maximum value is indicated in each case by a double arrow. Their abscissa give the associated optimal STM length, α^* , surrounded by the further lower and upper α yielding 98% of the R_{IC} maximum, α_{98-} and α_{98+} . (c, d, e) Mean flight time, relative to the optimal flight time, according to f_W and α . (f, g, h) Mean duration of the foraging bouts, relative to the optimal duration, according to f_W and α . (i, j, k) Mean number of excess white flowers in the diet, relative to the optimal diet, according to f_W and α . (l, m, n) Mean net energy gain, relative to the optimal gain, according to f_W and α . (o, p, q) α^* shown according to f_W . The $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$ achieved at α^* is indicated by points colour. Dashed lines give α_{98-} and α_{98+} . The bar in the bottom of the graph indicates the best fixed strategy (black: all-blacks, grey: all-flowers). (c, f, i, l, o) $t_{proc} = 0$, (d, g, j, m, p) $t_{proc} = 4$, (e, h, k, n, q) $t_{proc} = 15$.



error cost becomes high (Figure 5.d, e, j, k, m, n). On the other hand, the time saving with increasing α is high for low values of α but is not for high values of α (Figure 5.g, h). This results in the selection of a short $\alpha^* > 0$ (Figure 5.p, q). When f_W is higher, the all-blacks strategy keeping to be the best one, the bee even with a short α deviates a lot from the optimal diet due to the higher encounter rate with white flowers making more often the rule-of-thumb mistaking. An increase in α cannot so much make the diet become worst (Figure 5.j, k, m, n). Besides, longer α allow to save time (Figure 5.g, h): this results in the selection of a long α^* , but that yields a bad R_{IC} (Figure 5.p, q). At last, when f_W is high enough to promote the all-flowers strategy as the best one, the bee with short α does not deviate so much from the optimal diet, because of the high encounter rate with white flowers. An increase in α makes the number of errors increases (Figure 5.d, e, j, k). Thus, once again, a short α^* is selected (Figure 5.p, q).

t_{proc} , when it is strictly positive, appears to have no direct effect on the selection of α^* . But it has an effect on the R achieved by bees with $\alpha = 0$. The higher t_{proc} , the lower $R_{\alpha=0}$, the greatest the difference between R_{max} and $R_{\alpha=0}$. t_{proc} also has an indirect effect through its position in the rule-of-thumb: the higher t_{proc} , the more easily the bee accepts white flowers. A higher t_{proc} promotes more errors of the rule-of-thumb when the all-blacks strategy is the optimal one: the area where long α^* are selected is widened.

The effect of varying $\frac{G_W}{G_B}$ is to modify the tendency of the bee to make errors together with the threshold value of f_W above which the all-flowers strategy is the best. When $\frac{G_W}{G_B}$ is lower, the area where long α^* are selected narrows (Figure 6).

Aggregated structure

While in an aggregated meadow, the bee meets larger patches of flowers than in a random meadow (Figure 1, 2). The effect of an increase in patch size on α^* is different according to the α^* selected under random conditions.

If a long α^* were selected under random conditions, an increase in patch size makes α^* switches from long values to shorter ones, and even $\alpha^* = 1$ (Figure 7). Long α^* are selected under random conditions because the time saving due to processing operations saving is the strongest effect of α lengthening. But, when flowers of each type occur in bigger patches, there is less shifts from one flower type to the other and then less processing

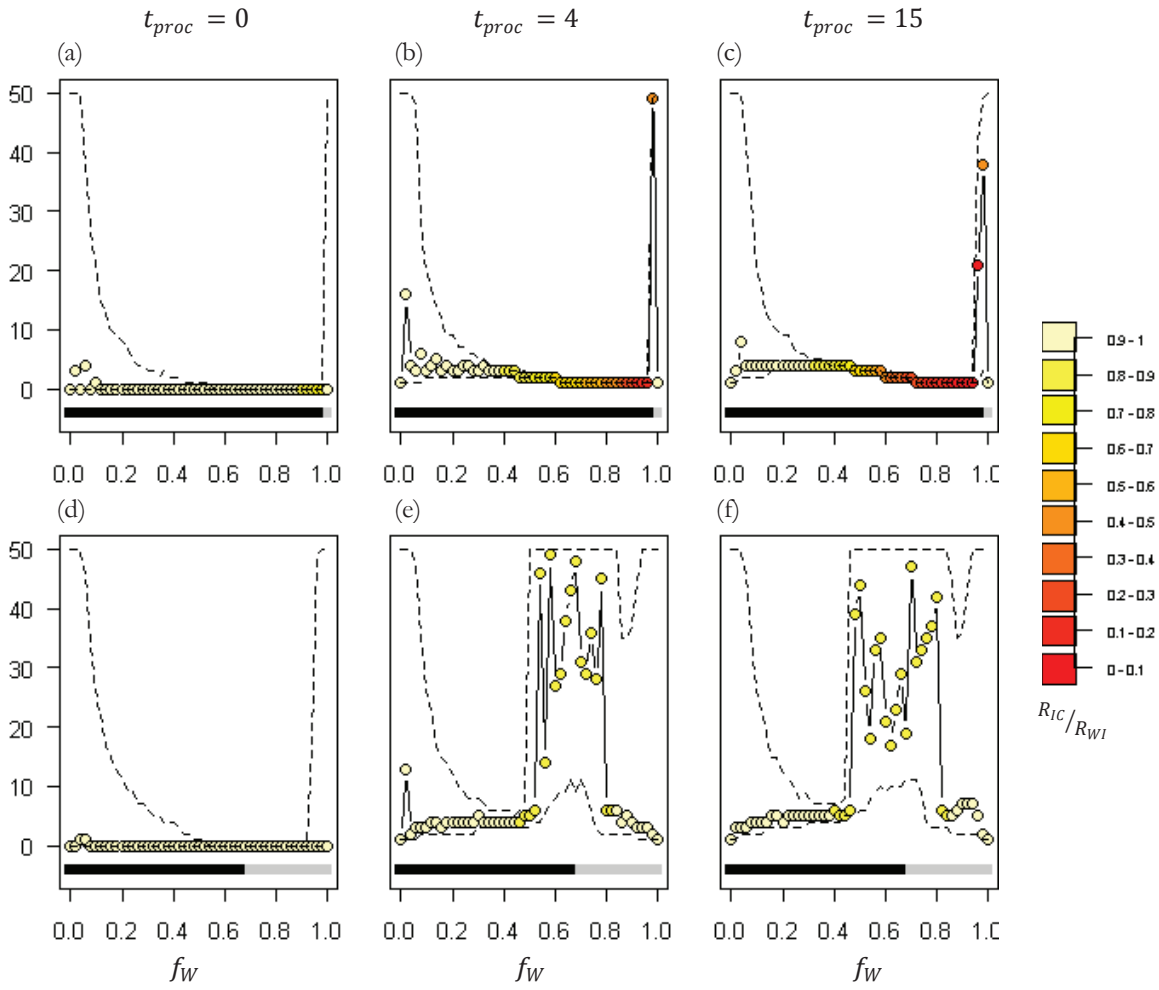


Figure 6. Optimal STM length α^* according to f_w of info-constrained bees in a randomly structured meadow, with either all-blacks or all-flowers best fixed strategy ($0 < \frac{G_W}{G_B} < 1$). The mean net energy gain rate relative to the one of well-informed bees, $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$, achieved at α^* , is indicated by points colour. Dashed lines give α_{98-} and α_{98+} . The bar in the bottom of the graph indicates the best fixed strategy (black: all-blacks, grey: all-flowers). (a, b, c) $\frac{G_W}{G_B} = 0.1$, (d, e, f) $\frac{G_W}{G_B} = 0.8$. (a, d) $t_{proc} = 0$, (b, e) $t_{proc} = 4$, (c, f) $t_{proc} = 15$.

operation to save: STM does not often empties, due to frequent refreshing. The beneficial effect of α lengthening is then weakened, leading to the selection of shorter α^* .

If a short α^* were selected under random conditions, an increase in patch size makes slightly longer α^* be selected (Figure 7). In that case, the deleterious effect of α is due to the

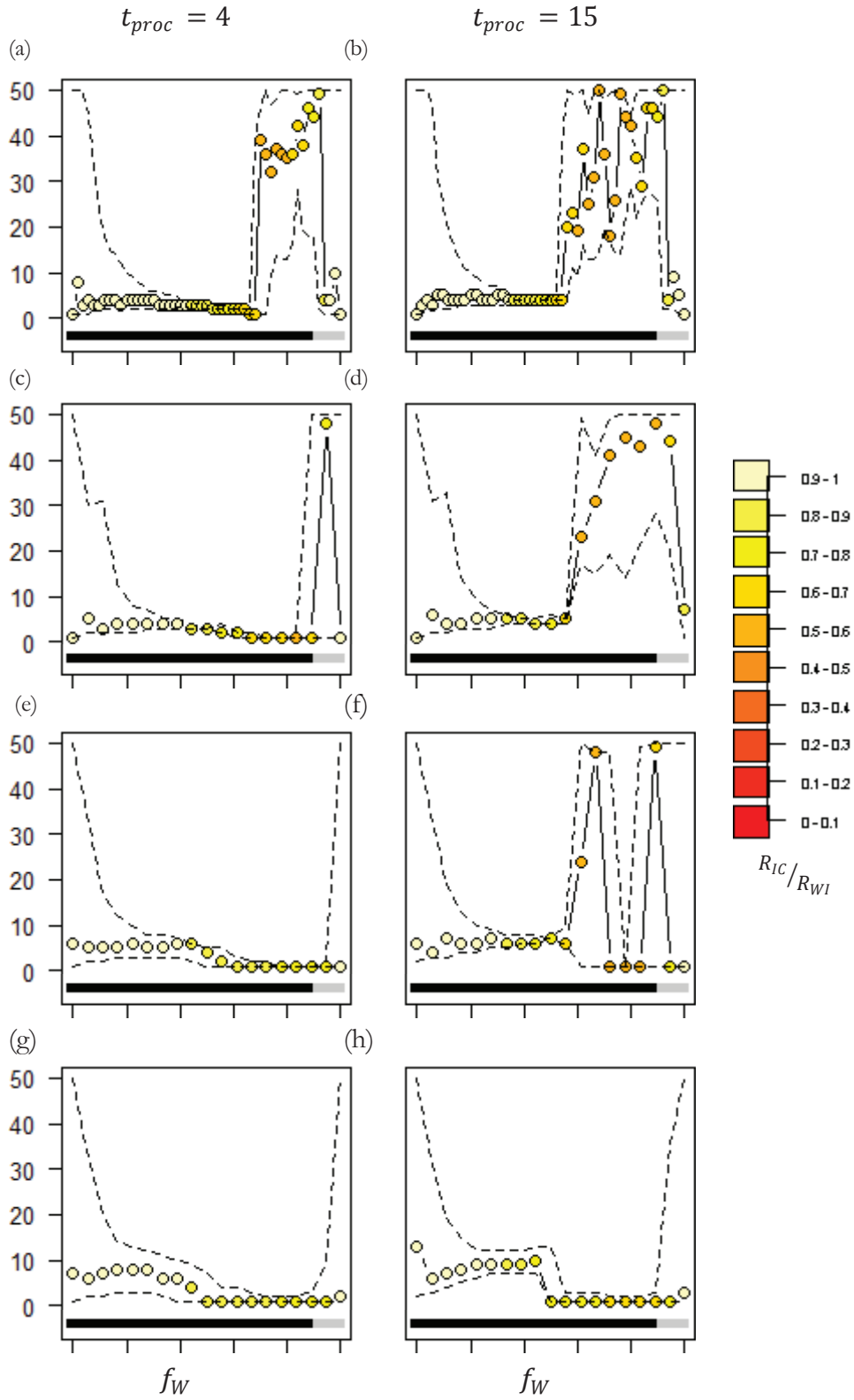


Figure 7. Comparison of the optimal STM length α^* obtained according to f_W in (a, b) a randomly structured meadow and (c-h) a meadow with an aggregated structure ($k_W = k_B = 1$); $\frac{G_W}{G_B} = 0.5$. (c, d) $\mu_B = 1$; (e, f) $\mu_B = 5$; (g, h) $\mu_B = 10$. (a, c, e, g) $t_{proc} = 4$; (b, d, f, h) $t_{proc} = 15$. The mean net energy gain rate relative to the one of well-informed bees, $\frac{R_{IC}}{R_{WI}}$, achieved at α^* , is indicated by points colour. Dashed lines give α_{98-} and α_{98+} . The bar in the bottom of the graph indicates the best fixed strategy (black: all-blacks, grey: all-flowers).

STM holding $gather_W = TRUE$, which makes the bee land on white flowers and ignore black ones. In an aggregated meadow, the occurrence of big patches of black flowers allows the bee to forget this information piece, even with a long α , and then to further avoid this mistake. The deleterious effect of longer α is lightened.

The modification of patch size variance through the modification of k_B and k_W induces noise in the results but does not change them qualitatively.

DISCUSSION

The model presented here is a first attempt at tackling in a formal framework the question of the adaptive significance of the different memory phases' length. The main facts it highlights are that (1) in a multi-module memory system, each module being characterized by different properties, the duration of information retention in at least the STM-like module has an impact on individuals' performance. (2) The relationship between individuals' performance and the STM length is not straightforward. According to the ecological conditions, individuals' performance can be a monotonous function of the STM length, leading either to the selection of the highest STM length considered in the model or to a null STM length, or it can admit a maximum, leading to the selection of an intermediate memory length. (3) A null STM length can be selected if and only if the time needed to process LTM information is non-null. (4) The value of the optimal STM length is highly dependent on the environmental structure. The relationship observed between the optimal STM length and the relative frequency of food item types in a randomly structured environment is deeply modified when the structure of the environment becomes aggregated. This result is in accordance with Menzel's hypothesis (1999, see Introduction).

Role of the STM-like module

The way memory was modelled here does not claim to mimic the exact functioning of the memory phases that exists in animals. What is said below does not depict how real memories work, but rather highlights principles that may be put forward to understand the evolution of memory dynamics.

In the previous works about memory length modelling, the role of memory was to carry information pieces over time, since the moment they were sampled to the one of their use. In such systems, as long as information pieces are not out-of-date, they should be kept in memory. They are dropped when their informational value became too weak to allow the individual to use them in a manner that enhances its fitness (McNamara and Houston 1987,

Mangel 1990, Hirvonen et al. 1999, Kerr and Feldman 2003, Eliassen et al. 2009, Dunlap et al. 2009, Dunlap and Stephens 2012). In those models, the value of information diminishes since their gathering due to environmental variability: in a world where there is no change, information pieces should be kept a lifetime. Here, we modelled a perfectly stable environment and though, lifetime-long STM are not selected: STM endorses a role that is different from simply storing valuable information.

STM and LTM were modelled so as to be complementary: LTM has unlimited storage capacity, infinite length but the individual needs to expense time to use information pieces stored in it. To the contrary, STM can hold only one information piece at a time, it vanishes if it is not refreshed but it holds information that is immediately available to the individual's behaviour. STM is then a poor form of memory whose advantage over LTM is speed. Unsurprisingly, without this advantage, STM does not exist: when the time needed to process LTM information is null, the STM length selected is always zero. This only speed advantage then justifies the existence of STM. This first idea joins a principle that is already applied in computer's memory (Gallistel 2003): the coexistence of several memory phases can be explained by the fact that each phase has a distinct function. Information storage may not be the main justification of all memory phases; rather, some phases may exist because they make up for the functional weaknesses of others. This could be told in terms of trade-offs: STM is fast but poor at storing a lot of information pieces, LTM is slow but efficient in storing numerous information pieces. As it has already been suggested (Mery et al. 2007), trade-offs between memory phases appear as likely explanations for the evolution of a multi-phasic memory. This idea could be more deeply investigated with letting STM have other advantages over LTM. We might for example model a STM with unlimited storage capacity. This may lead to the functional disappearance of LTM.

Optimal STM length

Thus, here, the existence of STM, whatever its duration, depends entirely on a non-null time needed to process LTM information. Nonetheless, this processing time is not the main factor that influences the optimal STM length: once the processing time is greater than zero, that means once STM exists, the optimal STM length does not depend on the duration of its processing time. The optimal STM length rather depends on the structure of the environment. This is due to the fact that STM makes the individual avoid processing LTM information by keeping applying the same decision. Time is saved but flexibility is sacrificed. The first side of the coin is time saving: it is always beneficial and this advantage grows with

growing STM. But in some conditions, there is more time to save than in others, and time saving becomes more crucial. This happens when series food items of the same type are the shortest, that is, when there is as much food items of both types. When the environment structure is aggregated, the higher the mean patch size is, the less weight is left to this benefit of STM. The importance of time saving then depends on the environment and therefore the fitness gain associated with longer STM depends also on environmental structure. The second side of the coin, inflexibility, can have both detrimental and beneficial effects, according to the environment structure. In fact, the effect of inflexibility depends both on the quality of the STM stored information and the possibility for information to get out-of-date, both points that depends on environment structure. The quality of the STM stored information refers to whether it allows the individual to take the right decision or not. For example, if the STM tells the individual to gather poorly rewarding food items, this is a good quality information in an environment where both types of food items should be gathered. But it is a bad quality one in an environment where only the highly rewarding food items should be gathered. Moreover, this piece of information—gathering poorly rewarding food items, makes also the forager avoid further highly rewarding food items as long as the STM holds: if it was a good quality information piece, it can become a bad one, that is, it can get out-of-date. The more often information pieces can get out-of-date, the more often the STM should be emptied, the shorter its length. Because the frequency of out-of-date events hangs on the number of shifts from one food type to the other, which decrease with the lengthening of patch size, this effect on STM length can be lightened by the degree at which food items of the same type aggregate in the environment. Eventually, the relative strength of beneficial and deleterious effects of STM lengthening is not easy to grasp in all cases. In a world where STM can never be mistaken (Figure 3), STM lengthening has no deleterious effect. Only its usefulness varies: the STM selected is longer when the occasions to forget are more frequent. When STM can hold bad or perishable information pieces (Figures 4 and 5), counterintuitive results can rise. For example, when patch size is little and when both types of food item should be gathered, the individual's need of flexibility is the greatest and the optimal STM could be expected to be short. But in fact, the need of time saving is the strongest, and long STM are selected. Because the need of time saving diminishes with increasing patch size, the structuration of the environment plays on the optimal STM length: the aggregation of food items of each type in bigger patches selects for shorter STM. Thus, the environmental conditions in which the individual thrives are a major component of STM length selection: we here provide a theoretical argument in favour of Menzel's hypothesis (1999).

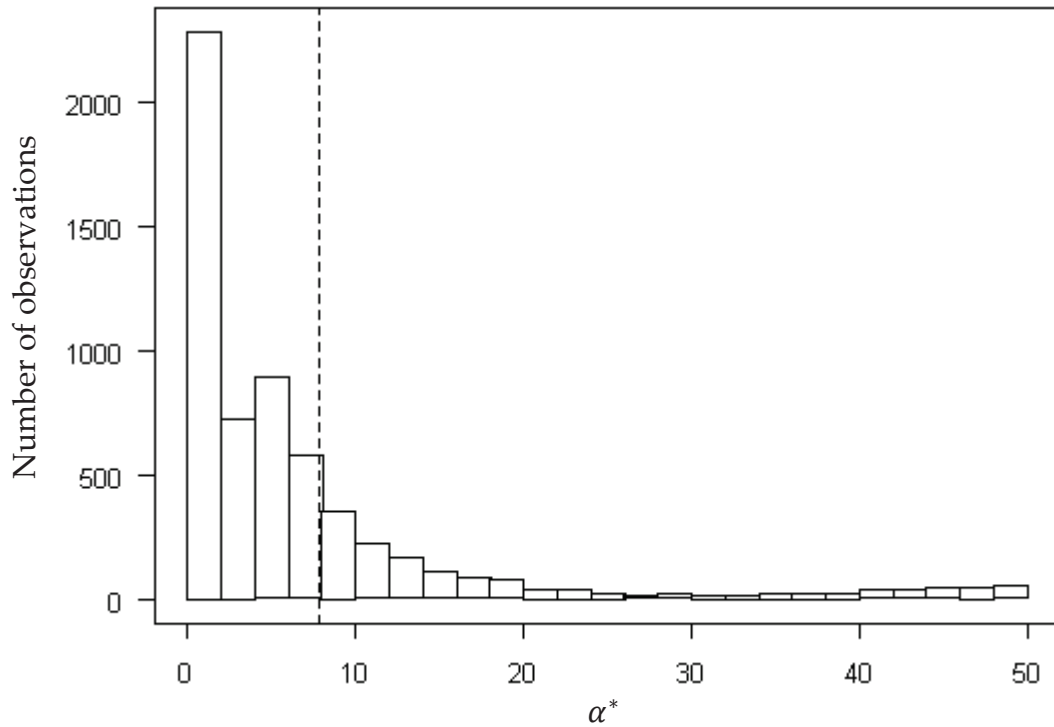


Figure 8. Distribution of the optimal STM lengths selected, α^* , over all the set of parameters tested with $\frac{G_W}{G_B} \neq 0$ and $t_{proc} \neq 0$, in a meadow with an aggregated structure. None of the optimal STM lengths selected presented here are equal to 0. The dashed line indicates the mean STM length selected.

The functional meaning of the optimal STM length

The value of the information carried by STM together with the time saving it represents are here sufficient to explain the selected length of STM. We did not assign an extra energetic cost to long STM and though, intermediate length of STM were selected. Similarly, we here did not need to invoke an increasing physiological difficulty of STM to reach long durations to get optimal STM of intermediate length. Even if this model does not show that costs of memory or physiological processes can be disregarded when investigating the evolutionary grounds of STM length, it highlights the fact that functional explanations taken alone are sufficient. Such functional explanations cannot be ignored and even could be a major component of STM length evolution. This idea is all the more appealing than the optimal STM length selected in the model are biologically relevant in most of the cases explored. Indeed, the mean optimal memory length selected in an aggregated environment where both food item types yield a reward ($\frac{G_W}{G_b} \neq 0$), over all of the sets of parameters tested, is 7.85 time steps, a time step being at the scale of one second (Figure 8). Chittka et al. (1997)

in a field study and Zhang et al. (2005) in controlled conditions measured that information can be held in working memory for about 5 sec in bumblebees.

Perspectives

We are aware that our model is a first step to grasp the intricate relationships between STM and the environment structure. Moreover, some of the choices we made when building the model may be debatable. In particular, the rule adopted for STM information refreshing was partly based on intuitive feelings. The extent to which the modification of that choice modifies the results presented here should be investigated.

Besides the reservations we just mentioned, this model raises several questions for the future. Even if it is out of question to try to reach the complexity level of life, a few points appear to be relevant in order to flesh out the debate. First of all, in regard to the environment structure, we should study the impact of travel time between patches of flowers. This indeed would mimic what real bees meet in field conditions: distant individual plants that each bears inflorescences made of several flowers. It should also have a great impact on information retention in STM since the occurrence of gaps between patches of flowers gives the bee the opportunity to forget what she had in STM. Such an opportunity is double-edged: it can be a chance to forget a wrong information piece but it can also make the bee lose valuable information and then constrain it to invest more often time in LTM information processing. The first point can appear when memory is short; the second can be avoided by a long memory. The relative strength of both should depend on environmental conditions. Second, because the world uncertainty was shown to have a great influence on the theoretical duration information should be retained (McNamara and Houston 1987, Mangel 1990, Hirvonen et al. 1999, Kerr and Feldman 2003, Eliassen et al. 2009, Dunlap and Stephens 2012), we should introduce spatial and temporal variations. This could be done through variations in flower reward, or variations in the association between colour and reward. Another development direction would be that of the bee's biology. It would be interesting to investigate the role of an energetic cost linked to STM functioning. Such a cost must exist, given that memory lies in the energetically demanding neuronal tissue (Laughlin 2001). Nevertheless, its extent is not yet well known (Gallistel 2003). Of great interest would also be to add for the bee the possibility to remember its performance from one foraging bout to another. This would imply to build an intermediate-term memory that would carry the information at this time scale. This modification could have an influence on the STM length because the bee may have the possibility to avoid sampling bias: if the bee remembers it previously gathered a lot of highly

rewarding flowers, it could avoid to gather poorly rewarding flowers, even if it meets a series of such flowers in the beginning of its foraging bout. Because STM would be provided with higher quality information, it may be beneficial for the bee to get longer STM length. At last, other biological contexts should be studied, by changing the kind of animal and the type of activity modelled.

Our results are encouraging and let us think that it may be valuable to invest a research effort in the formal tackling of the question of the adaptive significance of memory phases' length. The route will be long till the modelling of a tripartite memory, working at a lifetime's scale.

REFERENCES

- Amano, H. & Maruyama, I. N.** 2011. Aversive olfactory learning and associative long-term memory in *Caenorhabditis elegans*. *Learning & Memory*, 18, 654-665.
- Anderson, J. R.** 1983. Retrieval of information from long-term-memory. *Science*, 220, 25-30.
- Baddeley, A.** 2000. The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 417-423.
- Burns, J. G.** 2005. Impulsive bees forage better: the advantage of quick, sometimes inaccurate foraging decisions. *Animal Behaviour*, 70, e1-e5.
- Chittka, L., Dyer, A. G., Bock, F. & Dornhaus, A.** 2003. Psychophysics - Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature*, 424, 388-388.
- Chittka, L., Gumbert, A. & Kunze, J.** 1997. Foraging dynamics of bumble bees: Correlates of movements within and between plant species. *Behavioral Ecology*, 8, 239-249.
- Chittka, L., Thomson, J. D. & Waser, N. M.** 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86, 361-377.
- Collatz, J., Müller, C. & Steidle, J. L. M.** 2006. Protein synthesis-dependent long-term memory induced by one single associative training trial in the parasitic wasp *Lariophagus distinguendus*. *Learning & Memory*, 13, 263-266.
- Dunlap, A. S., McLinn, C. M., MacCormick, H. A., Scott, M. E. & Kerr, B.** 2009. Why some memories do not last a lifetime: dynamic long-term retrieval in changing environments. *Behavioral Ecology*, 20, 1096-1105.
- Dunlap, A. S. & Stephens, D. W.** 2012. Tracking a changing environment: Optimal sampling, adaptive memory and overnight effects. *Behavioural Processes*, 89, 86-94.
- Eisenhardt, D.** 2006. Learning and memory formation in the honeybee (*Apis mellifera*) and its dependency on the cAMP-protein kinase A pathway. *Animal Biology*, 56, 259-278.

- Eliassen, S., Jorgensen, C., Mangel, M. & Giske, J.** 2009. Quantifying the adaptive value of learning in foraging behavior. *American Naturalist*, 174, 478-489.
- Gallistel, C. R.** 2003. The principle of adaptive specialization as it applies to learning and memory. In: *Principles of Human Learning and Memory* (Ed. by R. H. Kluwe, G. Lüer & F. Rösler), pp. 250-280. Basel: Birkenaeuser.
- Gegeer, R. J. & Thomson, J. D.** 2004. Does the flower constancy of bumble bees reflect foraging economics? *Ethology*, 110, 793-805.
- Giurfa, M. & Sandoz, J. C.** 2012. Invertebrate learning and memory: Fifty years of olfactory conditioning of the proboscis extension response in honeybees. *Learning & Memory*, 19, 54-66.
- Heinrich, B.** 1975. Thermoregulation in bumblebees .2. Energetics of warm-up and free flight. *Journal of Comparative Physiology*, 96, 155-166.
- Hirvonen, H., Ranta, E., Rita, H. & Peuhkuri, N.** 1999. Significance of memory properties in prey choice decisions. *Ecological Modelling*, 115, 177-189.
- Jonides, J., Lewis, R. L., Nee, D. E., Lustig, C., Berman, M. G. & Moore, K. S.** 2008. The mind and brain of short-term memory. *Annual Review of Psychology*, 59, 193-224.
- Kerr, B. & Feldman, M. W.** 2003. Carving the cognitive niche: Optimal learning strategies in homogeneous and heterogeneous environments. *Journal of Theoretical Biology*, 220, 169-188.
- Laughlin, S. B.** 2001. Energy as a constraint on the coding and processing of sensory information. *Current Opinion in Neurobiology*, 11, 475-480.
- Mangel, M.** 1990. Dynamic information in uncertain and changing worlds. *Journal of Theoretical Biology*, 146, 317-332.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I.** 1987. Memory and the efficient use of information. *Journal of Theoretical Biology*, 125, 385-395.
- Menzel, R.** 1999. Memory dynamics in the honeybee. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 185, 323-340.
- Menzel, R.** 2001. Searching for the memory trace in a mini-brain, the honeybee. *Learning & Memory*, 8, 53-62.
- Mery, F. & Kawecki, T. J.** 2005. A cost of long-term memory in *Drosophila*. *Science*, 308, 1148-1148.
- Mery, F., Pont, J., Preat, T. & Kawecki, T. J.** 2007. Experimental evolution of olfactory memory in *Drosophila melanogaster*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80, 399-405.

- Müller, C., Collatz, J., Wieland, R. & Steidle, J. L. M.** 2006. Associative learning and memory duration in the parasitic wasp *Lariophagus distinguendus*. *Animal Biology*, 56, 221-232.
- Mery, F., Pont, J., Preat, T. & Kawecki, T. J.** 2007. Experimental evolution of olfactory memory in *Drosophila melanogaster*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80, 399-405.
- Orr, M. V., Hittel, K. & Lukowiak, K.** 2008. Comparing memory-forming capabilities between laboratory-reared and wild *Lymnaea*: learning in the wild, a heritable component of snail memory. *Journal of Experimental Biology*, 211, 2807-2816.
- Orr, M. V., Hittel, K. & Lukowiak, K.** 2009. 'Different strokes for different folks': geographically isolated strains of *Lymnaea stagnalis* only respond to sympatric predators and have different memory forming capabilities. *Journal of Experimental Biology*, 212, 2237-2247.
- Papini, M. R.** 2002. Pattern and process in the evolution of learning. *Psychological Review*, 109, 186-201.
- Pyke, G. H.** 1978. Optimal body size in bumblebees. *Oecologia*, 34, 255-266.
- Raine, N. E. & Chittka, L.** 2005. Comparison of flower constancy and foraging performance in three bumblebee species (Hymenoptera : Apidae : Bombus). *Entomologia Generalis*, 28, 81-89.
- Raine, N. E. & Chittka, L.** 2007. Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera : Apidae : Bombus). *Entomologia Generalis*, 29, 179-199.
- Reaume, C. J., Sokolowski, M. B. & Mery, F.** 2011. A natural genetic polymorphism affects retroactive interference in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278, 91-98.
- Rose, S. P. R.** 1991. How chicks make memories - the cellular cascade from c-fos to dendritic remodeling. *Trends in Neurosciences*, 14, 390-397.
- Rosenzweig, M. R., Bennett, E. L., Colombo, P. J., Lee, D. W. & Serrano, P. A.** 1993. Short-term, intermediate-term, and long-term memories. *Behavioural Brain Research*, 57, 193-198.
- Schurmann, D., Sommer, C., Schinko, A. P. B., Greschista, M., Smid, H. & Steidle, J. L. M.** 2012. Demonstration of long-term memory in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 143, 199-206.
- Smid, H. M., Wang, G. H., Bukovinszky, T., Steidle, J. L. M., Bleeker, M. A. K., van Loon, J. J. A. & Vet, L. E. M.** 2007. Species-specific acquisition and consolidation of long-term memory in parasitic wasps. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274, 1539-1546.

- Stephens, D. W. and Krebs, J. R.** 1986. *Foraging Theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Stough, S., Shobe, J. L. & Carew, T. J.** 2006. Intermediate-term processes in memory formation. *Current Opinion in Neurobiology*, 16, 672-678.
- van den Berg, M., Duivenvoorde, L., Wang, G. H., Tribuhl, S., Bukovinszky, T., Vet, L. E. M., Dicke, M. & Smid, H. M.** 2011. Natural variation in learning and memory dynamics studied by artificial selection on learning rate in parasitic wasps. *Animal Behaviour*, 81, 325-333.
- Zhang, S. W., Bock, F., Si, A., Tautz, J. & Srinivasan, M. V.** 2005. Visual working memory in decision making by honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 5250-5255.

Troisième partie

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

CHAPITRE 7

DISCUSSION GÉNÉRALE

Le travail présenté dans cette thèse alimente un des axes de recherche développé ces dernières années en écologie comportementale, et qui vise à mieux comprendre, dans une optique évolutive, les liens entre cognition et comportement (Dukas 1998, 2009, Shettleworth 1998, 2010, Stephens 2007). Au travers de l'étude du comportement d'une guêpe parasitoïde, *Venturia canescens*, et de la mise en place d'un modèle individu-centré, nous avons pu explorer deux facettes de cette problématique. Il s'est tout d'abord agi de rechercher comment *V. canescens* gère des sources multiples d'informations passées ; nous nous sommes à la fois intéressés à la question de la hiérarchisation des informations récoltées successivement au cours du temps et à celle de la hiérarchisation des informations redondantes récoltées simultanément (Chapitre 3). Ensuite, nous avons développé un volet s'attachant à évaluer le rôle joué par l'environnement dans le façonnement des caractéristiques de l'apprentissage et de la mémoire. Pour cela, un travail expérimental a été mené, ayant pour but la comparaison des traits de l'apprentissage et de la mémoire chez des *V. canescens* inféodées à des habitats

différents. Ces habitats présentant des contrastes marqués sur le plan de la distribution des hôtes et sur celui de la variabilité temporelle et spatiale, nous avons pu nous pencher sur l'influence de ces facteurs dans l'évolution des traits de l'apprentissage et de la mémoire (Chapitres 4 et 5). Parallèlement à ce travail expérimental, nous avons abordé, au travers d'un modèle, la question de la signification adaptative de la durée des différentes phases de mémoire (Chapitre 6) ; cette problématique, qui a pour la première fois été clairement posée par Menzel (1999), n'avait jusqu'ici pas connu de développement théorique. Notre objectif était donc de commencer à combler cette lacune.

Au cours de cette discussion, que je commencerai par le rappel des principaux résultats que nous avons obtenus, sans en discuter la valeur adaptative (voir les discussions au sein des chapitres), je m'attacherai à replacer l'ensemble de ces travaux dans un contexte plus général, en mettant en valeur leurs connexions avec des travaux récents et en évoquant les pistes sur lesquelles des recherches ultérieures pourraient être engagées.

I. Principaux résultats

L'utilisation de l'information passée soulève des questionnements qui relèvent à la fois de la problématique générale de l'utilisation de l'information et de celle de sa conservation au cours du temps. Les insectes parasitoïdes, qui font face à des décisions complexes lorsqu'ils recherchent les hôtes dans lesquels ils doivent pondre, constituent depuis des décennies un modèle de choix pour l'étude de la question de l'utilisation de l'information, présente ou passée (Thorpe et Jones 1937, van Alphen et al. 2003, Wajnberg 2006, van Alphen and Bernstein 2008). Parmi eux, *Venturia canescens* a fait l'objet de nombreux travaux qui ont mis en évidence sa capacité à moduler son comportement en réponse aux informations disponibles dans son environnement (Waage 1979, Driessen et al. 1995, Driessen et Bernstein 1999, Desouhant et al. 2005, Amat et al. 2006, Thiel et al. 2006, Lucchetta et al. 2007, Lucchetta et al. 2008). Cet hyménoptère nous est donc apparu comme un modèle biologique adéquat pour répondre expérimentalement aux questions à l'origine de nos travaux (voir introduction pour un rappel).

Nous nous sommes placés dans le paradigme de l'exploitation d'hôtes agrégés en parcelle pour traiter la question de l'utilisation d'informations passées multiples (Chapitre 3). La première expérience a été conduite pour déterminer si et comment *V. canescens* pondre, les unes par rapport aux autres, les informations issues de parcelles exploitées successivement. En effet, il est attendu que le degré de variabilité de l'environnement influence le poids relatif accordé aux évènements successifs (Stephens 1991). Nous avons montré que, lors de

l'exploitation consécutive de trois parcelles d'hôtes, il y avait une corrélation négative entre le nombre d'œufs pondus sur les deux premières parcelles, et le temps de résidence et le nombre d'œufs pondus sur la troisième parcelle. Nos résultats montrent que l'influence de chacune des deux premières parcelles est équivalente. Le comportement des femelles est donc cohérent avec l'utilisation d'une estimation de la richesse environnementale basée sur l'expérience passée, autant de poids étant accordé aux expériences les plus récentes qu'aux plus anciennes. Dans une seconde expérience, nous nous sommes penchés sur la question de la nature de la source d'information utilisée. En effet, le nombre d'œufs pondus, le temps passé sur la parcelle et la concentration en kairomones (l'odeur des hôtes), trois paramètres utilisés comme sources d'information présente lors de l'exploitation des parcelles, sont corrélés à la densité en hôtes dans la parcelle et forment donc un jeu d'indices en partie redondants de la richesse environnementale. La redondance peut permettre d'obtenir une estimation plus précise (Vásquez et Pfennig 2007), mais elle peut aussi conduire à l'omission des informations les moins fiables (Vet et al. 1991), dont la conservation peut représenter un coût superflu (Mery et Kawecki 2005). La perturbation expérimentale de cette corrélation a permis de montrer que le comportement de *V. canescens* n'est influencé que par le nombre d'œufs pondus précédemment. Ce paramètre pourrait donc constituer l'indice le plus fiable pour les femelles de la richesse environnementale.

Le second point qui nous a intéressé au cours de cette thèse était celui du rôle de l'environnement dans le façonnement des traits de l'apprentissage et de la mémoire (Chapitres 4, 5, 6). La partie expérimentale de cette thématique a été conduite en menant une étude comparative des caractéristiques de l'apprentissage et de la mémoire chez des *V. canescens* vivant dans des milieux préférentiels distincts. D'une part, les individus arrhénotoques (qui produisent des mâles par parthénogenèse et des femelles par reproduction sexuée) vivent exclusivement en conditions naturelles, de l'autre, les individus thélytoques (qui produisent uniquement des femelles par parthénogenèse) vivent essentiellement dans les bâtiments de stockage des denrées tels que les moulins ou les silos (Schneider et al. 2002). En milieu naturel, les hôtes sont rares et dispersés dans l'environnement (Driessen et Bernstein 1999), en milieu anthropique, ils sont distribués de manière agrégée et peuvent atteindre des densités élevées (Bowditch et Madden 1996, Athanassiou et Saitanis 2006). De plus, en milieu naturel, les conditions sont plus hétérogènes dans l'espace et plus variables dans le temps. Ces particularités nous ont permis de formuler les hypothèses suivantes : (i) les arrhénotoques, qui doivent voyager plus pour trouver leurs hôtes que les thélytoques, devraient mieux apprendre de nouveaux indices olfactifs, perceptibles à distance, de la présence de leurs hôtes. (ii) La durée de la rétention d'une telle information pourrait aussi différer entre les souches, comme

le résultat de l'équilibre entre bénéfices et coûts—coût physiologique de la rétention (Mery et Kawecki 2005), coût écologique des informations erronées ou périmées (Dukas 1998) (Chapitre 4). L'association entre la présence des hôtes et un indice olfactif devant par ailleurs être plus stable en milieu anthropique qu'en milieu naturel, il est aussi attendu que (iii) les thélytoques apprennent cette association plus vite que les arrhénotoques (Chapitre 5). Les résultats obtenus dans le cadre d'un conditionnement olfactif classique montrent que (i) les femelles arrhénotoques sont capables de modifier leur comportement face à un stimulus conditionné (conditioned stimulus, CS) odorant de manière plus marquée que les thélytoques. Ceci est compatible avec de meilleures capacités d'apprentissage et ajoute du poids à l'hypothèse d'un rôle de la distribution de la ressource dans l'évolution de l'apprentissage. (ii) Les deux souches sont capables de retenir l'information au moins 48h (Chapitre 4). (iii) Contrairement à nos attentes, les individus des deux souches ne sont capables de former une mémoire de 24h que suite à un conditionnement multiple espacé, un unique évènement de conditionnement n'induisant de trace mnésique détectable à 24h chez aucune des deux souches (Chapitre 5). Ce dernier point (iii), qui contredit notre prédiction, constitue donc un argument allant à l'encontre d'un rôle de la stabilité environnementale dans l'évolution de l'apprentissage. Par ailleurs (Chapitre 4), l'évaluation du rôle de la ponte (utilisée comme récompense lors du conditionnement) et celui de l'exposition au CS dans la mise en place de la trace mnésique montre que, si chez les arrhénotoques, l'apprentissage est clairement associatif, chez les thélytoques, il est possible que la simple exposition au CS suffise à expliquer la modification de leur comportement. Ce point soulève la question de la précision de l'information gardée en mémoire par les individus thélytoques.

Enfin, nous avons abordé, via la modélisation, le problème de la signification adaptative de la durée des différentes phases de mémoire (Chapitre 6). En effet, depuis que la question a été soulevée par Menzel (1999), aucun travail théorique n'a été proposé. Nous nous sommes restreints à la question de la durée d'une mémoire à court terme, à l'échelle de temps d'une session d'approvisionnement d'un animal portant les spécificités d'un insecte pollinisateur, type abeille ou bourdon. Nous avons doté cet animal de deux mémoires, l'une mimant une mémoire à long terme, l'autre une mémoire à court terme. La mémoire à long terme possède une grande capacité de stockage de l'information mais nécessite que l'animal investisse du temps pour accéder à cette information. La mémoire à court terme, au contraire, peut retenir peu d'informations mais elles sont immédiatement accessibles pour la prise de décision de l'animal. Nous avons tout d'abord pu montrer que la mémoire à court terme ne pouvait exister en l'absence du défaut de la mémoire à long terme—le temps qu'il faut pour en extraire de l'information. Ensuite, une durée optimale de la rétention de l'information dans

cette mémoire à court terme émerge (qui n'est ni 0, ni la mémoire la plus longue testée dans le modèle), en l'absence de coût énergétique à l'utilisation d'une mémoire plus durable ou d'une impossibilité physiologique à atteindre les longues durées. Cette sélection d'une mémoire de durée intermédiaire trouve son explication dans le rôle fonctionnel de la mémoire à court terme, dont l'allongement de la durée représente par certains côtés un bénéfice adaptatif et par d'autres un handicap. Le poids relatif de ces bénéfices et désavantages étant sous l'influence de la structure de l'environnement, celui-ci apparaît comme un élément majeur pouvant expliquer l'évolution de la durée de la mémoire à court terme.

II. Les parasitoïdes, un modèle pertinent pour l'étude de l'utilisation de l'information passée

Hoedjes et al. (2011), dans une revue, ont parlé, à propos des parasitoïdes, d'une « opportunité pour faire converger l'écologie et les neurosciences ». Au travers de l'exemple de différents parasitoïdes, ils montrent que, dans ce groupe qui rassemble des espèces aux écologies très différentes (Godfray 1994), des dynamiques de l'apprentissage et de la mémoire très variées ont été mises au jour. Lors de cette thèse, j'ai travaillé avec succès sur le thème de l'utilisation de l'information passée et de l'apprentissage chez le parasitoïde *Venturia canescens* : je rejoindrai la position d'Hoedjes et al. (2011), en disant qu'incontestablement, les parasitoïdes en général et *V. canescens* en particulier, offrent des possibilités en matière d'étude de l'apprentissage et de la mémoire extrêmement étendues. Outre les aspects pratiques de la maintenance et de la manipulation de ces espèces au laboratoire, l'écologie de ces animaux permet d'aborder des problématiques diversifiées.

En ce qui concerne l'utilisation de l'information passée, nous avons mis en évidence qu'à l'échelle de temps de notre expérience, les *V. canescens* utilisaient à importance égale l'ensemble de leur expérience passée (Chapitre 3). Elles se comportent donc comme si elles mettaient continuellement à jour leur estimation de la richesse environnementale. Notre étude ouvre à partir de là trois pistes. Tout d'abord, la question de l'échelle de temps pourrait être examinée de plus près. En effet, à l'échelle de la vie des individus, des fluctuations de densité en hôte peuvent se produire (Skovgard et al. 1999), ce qui devrait favoriser l'oubli des informations les plus anciennes. L'étude de la pondération de l'information en fonction de son ancienneté sur de plus grandes échelles de temps et/ou sur un plus grand nombre de parcelles chez d'autres organismes a en effet pu mettre en évidence que le schéma de la pondération pouvait être relativement complexe voire contre-intuitif (parasitoïdes : Tentelier et al. 2009, ou non : Dunlap et Stephens 2012). Ensuite, nos résultats peuvent être conciliés avec une

approche bayésienne de l'utilisation de l'information chez *V. canescens*. Or, comme le font remarquer Pierre et Green (2008), les parasitoïdes représentent un modèle biologique à part pour l'étude de l'utilisation bayésienne de l'information puisqu'ils ont la capacité d'évaluer la qualité des parcelles à leur entrée sur celles-ci par le biais de la concentration en kairomones. Il serait donc possible d'aborder cette problématique avec *V. canescens*. Enfin, nous n'avons pas, dans notre travail, identifié la nature du processus physiologique sous-jacent à cette utilisation d'information passée. Chez *Asobara tabida*, parasitoïde de drosophiles, il a été montré qu'une anesthésie au CO₂ annihilait l'effet sur l'exploitation actuelle d'une parcelle, de l'expérience acquise sur les parcelles exploitées plus tôt, ce qui constitue un argument fort en faveur de l'implication de la mémoire dans ce phénomène (Louâpre et Pierre 2012). Une expérience similaire mériterait d'être menée chez *V. canescens*, ce qui permettrait de mesurer l'étendue de la validité de ce résultat.

Nous avons aussi montré que les *V. canescens* étaient capables d'apprendre, dans le cadre d'un conditionnement classique, l'association entre une odeur et la présence des hôtes. La possibilité de l'apprentissage par le biais du conditionnement classique a déjà été montrée chez *V. canescens* (Lucchetta et al. 2008, Desouhant et al. 2010), mais le contexte choisi était celui de l'apprentissage de l'association couleur/source de nourriture. *V. canescens* est aussi capable de gérer en interaction des informations provenant de plusieurs sources. Par exemple, l'effet de chaque ponte sur la tendance à quitter la parcelle des femelles est modulé par l'état nutritionnel des individus combiné à la présence de nourriture à proximité (Lucchetta et al. 2007). Nous avons donc désormais tous les éléments en main pour tester si *V. canescens* est capable d'apprendre et de retenir les informations acquises dans deux contextes différents à la fois—la recherche d'hôtes et de nourriture. En effet, la possibilité pour un individu d'apprendre à la fois de nouveaux indices liés à la présence de nourriture et d'hôtes, comme cela a pu être montré par exemple chez des papillons (Weiss et Papaj 2003), pourrait représenter un avantage adaptatif majeur. Ainsi, l'individu possède des informations spécifiques à chaque contexte lui permettant de gérer le compromis entre reproduction immédiate (recherche d'hôtes) et reproduction future (recherche de nourriture). Si l'individu est limité par la quantité d'informations qu'il peut apprendre, la hiérarchisation des deux apprentissages entre eux, selon leur survenue dans le temps ou selon le contexte associé, nous permettrait de mieux appréhender les forces évolutives qui contraignent la gestion de l'information chez *V. canescens*. L'introduction de questionnements concernant la recherche de nourriture ouvre des perspectives de recherche sur l'apprentissage dépendant de l'état. En effet, la valeur assignée à une information peut dépendre de l'état de l'animal (« state-dependent valuation », Pompilio et Kacelnik 2005, Pompilio et al. 2006). Par conséquent,

comprendre la valeur adaptative de l'apprentissage devra passer dans l'avenir par l'intégration de l'influence de l'état de l'individu sur la prise de décision.

Dans le chapitre 4 de cette thèse, nous avons montré que les *V. canescens* arrhénotoques étaient capables de modifier plus intensément leur comportement de réponse au CS que les thélytoques suite à un conditionnement olfactif multiple espacé, suggérant de meilleures capacités d'apprentissage chez les premières. Ceci fait de *V. canescens* un modèle précieux au regard d'une problématique épineuse à laquelle s'attaquent les chercheurs en écologie évolutive depuis une trentaine d'années : l'évaluation quantitative des effets bénéfiques de l'apprentissage. En effet, s'il paraît évident, intuitivement, que l'apprentissage apporte un bénéfice transposable en une augmentation du succès reproducteur, le prouver expérimentalement, ou pire, le quantifier, apparaît comme une gageure. Les quelques travaux qui se sont attelés au problème sont tous critiquables par un aspect de leur protocole ou un autre. Un des points faibles de ce genre d'études est la construction du modèle nul, c'est-à-dire, la mise en place expérimentale d'un individu « qui n'apprend pas ». Ce témoin est généralement contraint dans ses choix par l'expérimentateur (e.g. Dukas et Duan 2000, Dukas et Bernays 2000). Or, évolutivement parlant, l'animal « qui n'apprend pas » peut théoriquement disposer d'une stratégie innée, lui permettant de se comporter au mieux dans son environnement : ce n'est donc pas forcément un individu qui choisit au hasard. Le témoin, dans ces études, pourrait donc être plus lourdement handicapé qu'il ne le devrait. Raine et Chittka (2008) se sont affranchis de ce biais en s'intéressant à un polymorphisme naturel dans la vitesse d'apprentissage d'abeilles. Mais la variable réponse qu'ils ont mesurée était la performance de ces abeilles en termes de récolte de nectar et de pollen, en conditions naturelles. Ils n'ont donc pas mesuré directement l'effet de l'apprentissage sur le succès reproducteur des colonies, et n'ont pu travailler en conditions contrôlées. Avec le modèle *V. canescens*, il pourrait être possible de rassembler l'ensemble des conditions favorables à la mise en place d'un protocole robuste face aux critiques énoncées précédemment. Les individus thélytoques constitueraient le groupe des « mauvais apprentis », les arrhénotoques, celui des bons. La variable réponse étudiée pourrait être le nombre d'œufs pondus se développant jusqu'à l'émergence. La différence de succès reproducteur des individus de chacune des souches pourrait alors être évaluée dans des environnements où l'apprentissage est possible, ou non. Une première approche consisterait certainement à mettre en place un protocole en conditions contrôlées, de façon à se placer dans des conditions où les effets bénéfiques de l'apprentissage pourraient être renforcés. Mais une étude en conditions naturelles apporterait des résultats plus représentatifs de l'importance des effets bénéfiques de

l'apprentissage sur la valeur adaptative. Des études de terrain probantes ont déjà été menées chez *V. canescens* (Desouhant et al. 2003), cette possibilité est donc envisageable.

Réussir à obtenir une mesure des effets bénéfiques de l'apprentissage permettrait aussi de combler une des lacunes que les travaux présentés dans cette thèse partagent avec la plupart des études sur l'apprentissage : l'ensemble de nos prédictions a été formulé en partant de l'hypothèse que le temps et l'énergie économisés en apprenant des nouveaux indices de la présence des hôtes se traduisaient par une augmentation du succès reproducteur.

Dans l'hypothèse où une différence significative en termes de succès reproducteur serait mise en évidence entre les deux souches de *V. canescens*, les différences en matière d'apprentissage entre arrhénotoques et thélytoques pourraient être avancées comme explication de la coexistence ponctuelle de ces deux souches en milieu naturel : en effet, alors que les thélytoques possèdent l'avantage de ne pas avoir à produire de mâles et de ne pas avoir à les rencontrer pour produire des femelles, elles ne parviennent pas à déplacer les arrhénotoques en milieu naturel (Amat 2004). Des capacités d'apprentissage moindres pourraient peut-être contribuer à réduire leur succès reproducteur face aux arrhénotoques.

Dans la même veine, les coûts générés par l'apprentissage pourraient aussi être évalués chez *V. canescens*. À l'heure actuelle, des coûts en termes de survie ont été mis en évidence chez des drosophiles sélectionnées pour leur bonne aptitude à l'apprentissage (Mery et Kawecki 2005). Des mesures similaires sont envisageables sur des *V. canescens* conditionnées. Cela permettrait de préciser l'équilibre qui peut exister entre bénéfices et coûts de l'apprentissage.

III. Utilisation de l'information passée et milieu de vie

Venturia canescens est donc un modèle biologique pertinent pour l'étude des problématiques liées à l'utilisation d'informations passées. L'existence de deux modes de reproduction inféodés à des habitats aux caractéristiques écologiques contrastées permet en plus d'envisager une étude poussée de la relation entre spécificités environnementales et traits de l'apprentissage et de la mémoire.

Nous avons mis en évidence une plus grande plasticité du comportement chez les arrhénotoques que chez les thélytoques (Chapitre 4), mais aucune différence au niveau de la durée de rétention de l'information (Chapitre 4), ni au niveau de la vitesse de l'apprentissage (Chapitre 5). Le premier résultat apporte un argument en faveur d'un rôle de la distribution de la ressource dans l'évolution de l'apprentissage, les deux suivants apportent des arguments contre l'idée que les conditions des milieux anthropiques, moins diversifiées et plus stables,

modèleraient les traits de l'apprentissage et de la mémoire. Ces résultats négatifs, d'une façon assez classique, génèrent un certain nombre de questionnements.

Tout d'abord, cette absence de différence observée est-elle synonyme d'absence réelle de différence entre les deux modes de reproduction en matière d'apprentissage et de mémoire ? En effet, notre étude des traits de l'apprentissage et de la mémoire est loin d'être exhaustive, et de nombreux points restent à étudier. Des différences pourraient ainsi être recherchées, pour commencer, dans l'utilisation de l'information passée lors de l'exploitation de parcelles d'hôtes successives, d'autant que des différences dans l'utilisation de l'information passée ont d'ores et déjà été mises en évidence entre individus arrhénotoques et thélytoques (Thiel et al. 2006). En effet, nous avons limité notre étude au cas des individus thélytoques, mais la problématique est tout aussi pertinente chez les individus arrhénotoques. Ensuite, des différences pourraient aussi être recherchées dans la durée maximale de rétention de l'information : nous avons testé les individus conditionnés jusqu'à 48h en avant, mais rien ne présage ce qui est retenu sur des durées supérieures. À l'inverse, suite à un conditionnement simple, nous ne connaissons pas l'allure de la trace mnésique pour des durées inférieures à 24h. De plus, nous n'avons pas identifié le type de mémoire mis en jeu dans chacune des souches : la mise en place d'une mémoire à long terme dépendante de la transcription et de la traduction de nouvelles protéines étant potentiellement plus coûteuse énergétiquement parlant que la mise en place d'une mémoire à moyen terme, dépendante uniquement de la traduction de protéines (Mery et Kawecki 2005), mais aussi écologiquement parlant, du fait du coût des erreurs (Dukas 1998), il est possible que la dynamique qui sous-tend la trace mnésique chez chacune des deux souches ne soit pas la même. La résolution de cette question passerait par l'administration aux femelles d'inhibiteurs de la synthèse protéique (comme l'actinomycine, inhibiteur de la transcription, et l'anisomycine, inhibiteur de la traduction), comme cela a pu être fait chez d'autres parasitoïdes (Collatz et al. 2006, Smid et al. 2007, Huigens et al. 2009, van den Berg et al. 2011, Schurmann et al. 2012). Une autre piste qui pourrait être examinée est celle de l'oubli : il a par exemple été montré que, chez les drosophiles, le polymorphisme naturel existant au locus *foraging*, a non seulement un impact au niveau de la mobilité des larves (avec des individus *rover* actifs et des individus *sitter* moins actifs), mais aussi au niveau de la dynamique de leur mémoire (Mery et al. 2007a) et en particulier au niveau de leur dynamique de l'oubli (Reaume et al. 2011), d'une manière cohérente avec leur écologie. À l'image de ce qui est observé chez les drosophiles, les *V. canescens* arrhénotoques, qui doivent expérimenter une plus grande variabilité de l'environnement que les thélytoques, et donc être capables de mettre à jour les informations qu'elles possèdent plus rapidement, devraient être plus sensibles à l'interférence rétroactive (influence néfaste d'un nouvel apprentissage sur un apprentissage

antérieur) que les thélytoques. Enfin, nos résultats (Chapitre 4) laissent la possibilité de l'existence d'une différence entre le processus d'apprentissage des arrhénotoques lors du conditionnement et celui des thélytoques : alors que l'apprentissage est clairement de type associatif chez les arrhénotoques, la question reste en suspens chez les thélytoques, avec la possibilité d'un apprentissage non-associatif induit uniquement par l'exposition au CS. Ce point pourrait être éclairci : la mise au jour d'une telle différence signifierait que les thélytoques mettent en mémoire une information moins précise que les arrhénotoques, ce qui, écologiquement parlant, impliquerait que la valeur informative des associations hôtes-odeurs n'est pas du tout la même dans la nature et les milieux anthropiques.

Une autre façon d'aborder les résultats négatifs obtenus aux chapitres 4 et 5 de cette thèse, est de remettre en question la stabilité temporelle et l'homogénéité spatiale des milieux anthropiques, par comparaison avec les milieux naturels. Ce point mériterait d'être documenté avec plus de précision, la tâche ne s'annonçant cependant pas aisée, tant au niveau matériel qu'au niveau de la définition d'un cadre conceptuel permettant la quantification de l'hétérogénéité et de la variabilité de ces environnements.

Enfin, ces résultats rejoignent ceux d'un certain nombre d'autres travaux, théoriques et expérimentaux, qui remettent en question la stabilité de l'environnement comme moteur de l'évolution des caractéristiques de l'apprentissage. Théoriquement, il est possible de montrer que dans certaines conditions, la stabilité de l'environnement est sélectivement neutre face à l'apprentissage (Dunlap et Stephens 2009). Ceci expliquerait par exemple l'échec de Mery et Kawecki (2004) à contre-sélectionner l'apprentissage dans un milieu où le meilleur comportement (celui menant à être sélectionné par l'expérimentateur) est le même d'une génération à l'autre. Des résultats allant dans ce sens ont aussi été obtenus chez des épinoches : contrairement à ce que la théorie prévoit, les auteurs ont trouvé que les épinoches des étangs, milieux stables, faisaient preuve d'une mémoire plus courte que leurs homologues des rivières, milieux instables (Brydges et al. 2008). De même, la vitesse d'apprentissage de limnées ne semble pas avoir été affectée par 50 ans d'élevage au laboratoire (Orr et al. 2008). *V. canescens* apporterait donc un nouveau contre-exemple du rôle de la stabilité environnementale dans l'évolution de l'apprentissage.

D'une façon plus générale, nos résultats viennent s'ajouter à ceux déjà existants sur l'apprentissage et la mémoire chez les parasitoïdes (Hoedjes et al. 2011). Si l'effort de recherche se poursuit dans ce domaine chez d'autres espèces de parasitoïdes, avec des écologies différentes des espèces déjà examinées, il pourrait devenir envisageable, à terme, d'identifier plus précisément les rôles de facteurs écologiques tels que la distribution des hôtes

ou celle des sources de nourriture, en réalisant une étude comparative sur un nombre important d'espèces.

IV. Vers la recherche d'un syndrome cognitif des milieux anthropiques ?

Dans cette thèse, l'accent a été mis sur l'utilisation de l'information passée et sur l'apprentissage : nos prédictions comme nos conclusions ont été formulées à travers le filtre de ce paradigme. De fait, nous n'avons pas mis en valeur certains aspects de nos résultats, que nous avons jugés secondaires par rapport à notre thématique centrale. Ces résultats, accompagnés de ceux obtenus sur la mémoire et l'apprentissage, pourraient cependant laisser émerger une nouvelle problématique : existe-t-il des traits cognitifs qui soient typiques des milieux anthropiques, par opposition au milieu naturel ? Question que je reformulerais par : existe-t-il un syndrome cognitif des milieux anthropiques ? Répondre à cette question permettrait de mieux comprendre l'influence des conditions qui prévalent en milieu anthropique sur l'évolution de l'utilisation de l'information chez les animaux, et de fait, de mieux comprendre la valeur de l'information dans ces milieux. Cette problématique sous-entend aussi de se détacher du modèle de *Venturia canescens* : dans l'idéal, il faudrait pouvoir incorporer des études portant sur d'autres organismes inféodés soit aux milieux anthropiques, soit aux milieux naturels, insectes parasitoïdes ou non. Cette démarche aurait l'avantage majeur de permettre d'évaluer dans quelle mesure les résultats mis en évidence chez *V. canescens* sont généralisables. En effet, une des faiblesses des travaux présentés dans cette thèse est qu'ils ont été menés sur des individus ne provenant que d'une seule localité, ce qui limite leur validité.

Au cours de cette thèse, nous avons mis en évidence que les arrhénotoques, individus du dehors, font preuve d'une plus grande flexibilité comportementale que les thélytoques, individus du dedans (Chapitre 4). Mais, au travers de l'étude de leur réponse comportementale, nous avons aussi mis en évidence l'existence d'un schéma circadien du comportement inné des arrhénotoques face à l'odeur utilisée comme CS dans le conditionnement, schéma qui est totalement inexistant chez les thélytoques (Chapitre 4) : les arrhénotoques naïves (qui n'ont jamais rencontré le CS), l'évitent de façon plus prononcée en fin de journée qu'en milieu de journée. Par ailleurs, les arrhénotoques atteignent, dans nos expériences, une des deux extrémités cibles de l'olfactomètre en Y plus vite que les thélytoques (Chapitre 4) : cela peut être dû à une activité motrice plus élevée chez les arrhénotoques, à une capacité à intégrer l'information olfactive et à y répondre plus rapide ou encore à un phototactisme plus prononcé chez les arrhénotoques que les thélytoques (ma préférence allant à cette dernière

hypothèse, au vu des résultats obtenus lors d'expériences préliminaires ayant été menées sans odeur présente dans l'olfactomètre, et de l'influence de la qualité de la source de lumière sur le comportement des individus dans l'olfactomètre). Quoiqu'il en soit, le comportement des arrhénotoques face aux informations présentes dans l'environnement est différent de celui des thélytoques. Des différences entre les deux souches pourraient, de façon plus générale, être recherchées dans d'autres traits cognitifs, en plus des différences en termes d'apprentissage, comme dans les capacités sensorielles de ces animaux, capacités qui conditionnent l'accès à l'information (Shettleworth 2010).

Si l'ensemble des traits cognitifs qui caractérisent les individus thélytoques, par rapport aux individus arrhénotoques, a évolué en réponse aux conditions rencontrées en milieu anthropique, alors cet ensemble de traits, ou syndrome, devrait être retrouvé, au moins en partie, chez d'autres espèces spécialistes du milieu anthropique et ne devrait pas l'être chez les espèces inféodées au milieu naturel. Il devrait d'ailleurs être possible de rester sur des parasitoïdes comme modèles biologiques. En effet, de nombreux travaux de recherche sont menés sur les insectes ravageurs des denrées stockées et donc sur leurs prédateurs, parmi lesquels les insectes parasitoïdes. À partir de là, il devrait être envisageable d'identifier quelques espèces spécialistes des milieux anthropiques, ou à l'inverse, des milieux naturels. Par exemple, les mouches blanches sont attaquées par les *Encarsia formosa* dans les serres, et par les *E. partenopea* dans la nature (van Alphen, communication personnelle). Ces parasitoïdes représenteraient un cas particulièrement favorable à l'approche envisagée, au vu de leur proximité phylogénétique, permettant une comparaison dedans/dehors appariée. Mais il n'est pas exclu de s'intéresser à des espèces « du dedans » n'ayant pas leur pendant au dehors (ou réciproquement), pas plus qu'il soit exclu de s'intéresser à d'autres organismes que des parasitoïdes. Cette approche plurispécifique représente un défi sur le long terme. Cependant, elle apporterait le grand avantage de permettre de s'affranchir de certains biais ou explications concurrentes à celles de l'influence de l'environnement : typiquement, chez *V. canescens*, le mode de reproduction représente un facteur confondant avec le milieu de vie. La démarche de rechercher un syndrome cognitif propre à un type de milieu, et commun à différentes espèces, afin de gagner en puissance explicative, n'est pas nouvelle. Elle a été adoptée, notamment, en comparant les capacités cognitives de poissons benthiques et limicoles (Odling-Smee et al. 2008).

Les travaux présentés dans cette thèse viennent s'ajouter à ceux relevant de l'écologie cognitive (Dukas et Ratcliffe 2009, Shettleworth 2010). Ils ouvrent, en fin de compte, peut-

être plus de perspectives qu'ils n'apportent de réponse. Ce faisant, ils ne déparent pas, au contraire, l'intérêt soulevé par cette approche. Les sujets à aborder foisonnent, les problèmes à résoudre sont légions : le travail ne fait que commencer !

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrahams, M. V.** 1986. Patch choice under perceptual constraints - a cause for departures from an ideal free distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19, 409-415.
- van Alphen, J. J. M., Bernstein, C. & Driessen, G.** 2003. Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 81-87.
- van Alphen, J. J. M. and Bernstein, C.** 2008. Information acquisition, information processing, and patch time allocation in insect parasitoids. In: *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids* (Ed. by E. Wajnberg, C. Bernstein & J. J. M. van Alphen), pp. 172-192. London: Blackwell.
- Amano, H. & Maruyama, I. N.** 2011. Aversive olfactory learning and associative long-term memory in *Caenorhabditis elegans*. *Learning & Memory*, 18, 654-665.
- Amat, I., Bernstein, C. & van Alphen, J. J. M.** 2003. Does a deletion in a virus-like particle protein have pleiotropic effects on the reproductive biology of a parasitoid wasp? *Journal of Insect Physiology*, 49, 1183-1188.
- Amat, I., Castelo, M., Desouhant, E. & Bernstein, C.** 2006. The influence of temperature and host availability on the host exploitation strategies of sexual and asexual parasitic wasps of the same species. *Oecologia*, 148, 153-161.
- Amat, I., Desouhant, E. & Bernstein, C.** 2009. Differential use of conspecific-derived information by sexual and asexual parasitic wasps exploiting partially depleted host patches. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 563-572.
- Anderson, J. R.** 1983. Retrieval of information from long-term-memory. *Science*, 220, 25-30.
- Anderson, M. C., Ochsner, K. N., Kuhl, B., Cooper, J., Robertson, E., Gabrieli, S. W., Glover, G. H. & Gabrieli, J. D. E.** 2004. Neural systems underlying the suppression of unwanted memories. *Science*, 303, 232-235.
- Arnold, S. J.** 1978. Evolution of a special-class of modifiable behaviors in relation to environmental pattern. *American Naturalist*, 112, 415-427.
- Arnold, S. J.** 1994. Constraints on phenotypic evolution. In: *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Biology* (Ed. by L. A. Real), pp. 258-278. Chicago: University of Chicago Press.
- Arthur, A. P.** 1971. Associative learning by *Nemeritis canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Canadian Entomologist*, 103, 1137-1141.
- Athanassiou, C. G. & Saitanis, C. J.** 2006. Spatiotemporal clustering and association of *Ephestia kuebniella* (Lepidoptera : Pyralidae) and two of its parasitoids in bulk-stored wheat. *Journal of Economic Entomology*, 99, 2191-2201.
- Atkinson, D. & Begon, M.** 1987. Reproductive variation and adult size in 2 cooccurring grasshopper species. *Ecological Entomology*, 12, 119-127.

- van Baaren, J., Boivin, G. & Outreman, Y. 2005. Patch exploitation strategy by an egg parasitoid in constant or variable environment. *Ecological Entomology*, 30, 502-509.
- Baddeley, A. 1995. Working memory. In: *The Cognitive Neurosciences* (Ed. by M. Gazzaniga), pp. 755-764. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Baddeley, A. 2000. The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 417-423.
- Barco, A., Bailey, C. H. & Kandel, E. R. 2006. Common molecular mechanisms in explicit and implicit memory. *Journal of Neurochemistry*, 97, 1520-1533.
- Barnard, C. J., Collins, S. A., Daisley, J. N. & Behnke, J. M. 2006. Odour learning and immunity costs in mice. *Behavioural Processes*, 72, 74-83.
- Bee, M. A. & Gerhardt, H. C. 2002. Individual voice recognition in a territorial frog (*Rana catesbeiana*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 269, 1443-1448.
- van den Berg, M., Duivenvoorde, L., Wang, G. H., Tribuhl, S., Bukovinszky, T., Vet, L. E. M., Dicke, M. & Smid, H. M. 2011. Natural variation in learning and memory dynamics studied by artificial selection on learning rate in parasitic wasps. *Animal Behaviour*, 81, 325-333.
- Bernstein, C. & Driessen, G. 1996. Patch-marking and optimal search patterns in the parasitoid *Venturia canescens*. *Journal of Animal Ecology*, 65, 211-219.
- Biernaskie, J. M., Walker, S. C. & Gegear, R. J. 2009. Bumblebees learn to forage like bayesians. *American Naturalist*, 174, 413-423.
- Birkhead, T. R., Fletcher, F. & Pellatt, E. J. 1998. Sexual selection in the zebra finch *Taeniopygia guttata*: condition, sex traits and immune capacity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 44, 179-191.
- Blancaflor, E. B. & Masson, P. H. 2003. Plant gravitropism. Unraveling the ups and downs of a complex process. *Plant Physiology*, 133, 1677-1690.
- Bleeker, M. A. K., Smid, H. M., Steidle, J. L. M., Kruidhof, H. M., Van Loon, J. J. A. & Vet, L. E. M. 2006. Differences in memory dynamics between two closely related parasitoid wasp species. *Animal Behaviour*, 71, 1343-1350.
- Blumstein, D. T. & Bouskila, A. 1996. Assessment and decision making in animals: A mechanistic model underlying behavioural flexibility can prevent ambiguity. *Oikos*, 77, 569-576.
- Blumstein, D. T. & Daniel, J. C. 2007. *Quantifying Behavior the JWatcher Way*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Bobisud, L. E. & Potratz, C. J. 1976. One-trial versus multi-trial learning for a predator encountering a model-mimic system. *American Naturalist*, 110, 121-128.

- Boisvert, M. J. & Sherry, D. F.** 2006. Interval timing by an invertebrate, the bumble bee *Bombus impatiens*. *Current Biology*, 16, 1636-1640.
- de Bono, M. & Maricq, A. V.** 2005. Neuronal substrates of complex behaviors in *C. elegans*. *Annual Review of Neuroscience*, 28, 451-501.
- Botzer, D., Markovich, S. & Susswein, A. J.** 1998. Multiple memory processes following training that a food is inedible in *Aplysia*. *Learning & Memory*, 5, 204-219.
- Bouton, M. E. & Moody, E. W.** 2004. Memory processes in classical conditioning. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 28, 663-674.
- Bowditch, T. G. & Madden, J. L.** 1996. Spatial and temporal distribution of *Ephesttia cautella* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae) in a confectionery factory: Causal factors and management implications. *Journal of Stored Products Research*, 32, 123-130.
- Bolhuis, J. J. & Macphail, E. M.** 2001. A critique of the neuroecology of learning and memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 5, 426-433.
- Brandes, C., Frisch, B. & Menzel, R.** 1988. Time-course of memory formation differs in honey bee lines selected for good and poor learning. *Animal Behaviour*, 36, 981-985.
- Brown, G. E., Ferrari, M. C. O., Malka, P. H., Oligny, M. A., Romano, M. & Chivers, D. P.** 2011. Growth rate and retention of learned predator cues by juvenile rainbow trout: faster-growing fish forget sooner. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 1267-1276.
- Brydges, N. M., Heathcote, R. J. P. & Braithwaite, V. A.** 2008. Habitat stability and predation pressure influence learning and memory in populations of three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour*, 75, 935-942.
- Burger, J. M. S., Kolss, M., Pont, J. & Kawecki, T. J.** 2008. Learning ability and longevity: a symmetrical evolutionary trade-off in *Drosophila*. *Evolution*, 62.
- Burns, J. G., Foucaud, J. & Mery, F.** 2011. Costs of memory: lessons from 'mini' brains. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278, 923-929.
- Bush, R. R., Mosteller, F.** 1955. *Stochastic Models Of Learning*. New York: Wiley.
- van Buskirk, J.** 2002. Phenotypic lability and the evolution of predator-induced plasticity in tadpoles. *Evolution*, 56, 361-370.
- Candolin, U.** 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews*, 78, 575-595.
- Carew, T. J., Pinsker, H. M. & Kandel, E. R.** 1972. Long-term habituation of a defensive withdrawal reflex in *Aplysia*. *Science*, 175, 451-&.
- Carew, T. J. & Sahley, C. L.** 1986. Invertebrate learning and memory - from behavior to molecules. *Annual Review of Neuroscience*, 9, 435-487.

- Casas, J., Nisbet, R. M., Swarbrick, S. & Murdoch, W. W.** 2000. Eggload dynamics and oviposition rate in a wild population of a parasitic wasp. *Journal of Animal Ecology*, 69, 185-193.
- Casas, J., Vannier, F., Mandon, N., Delbecq, J. P., Giron, D. & Monge, J. P.** 2009. Mitigation of egg limitation in parasitoids: immediate hormonal response and enhanced oogenesis after host use. *Ecology*, 90, 537-545.
- Castelo, M. K., Corley, J. C. & Desouhant, E.** 2003. Conspecific avoidance during foraging in *Venturia canescens* (Hymenoptera : Ichneumonidae): the roles of host presence and conspecific densities. *Journal of Insect Behavior*, 16, 307-318.
- Charnov, E. L.** 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136.
- Cheng, K., Narendra, A. & Wehner, R.** 2006. Behavioral ecology of odometric memories in desert ants: acquisition, retention, and integration. *Behavioral Ecology*, 17, 227-235.
- Chittka, L., Dyer, A. G., Bock, F. & Dornhaus, A.** 2003. Psychophysics - Bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature*, 424, 388-388.
- Chittka, L., Gumbert, A. & Kunze, J.** 1997. Foraging dynamics of bumble bees: correlates of movements within and between plant species. *Behavioral Ecology*, 8, 239-249.
- Chittka, L., Ings, T. C. & Raine, N. E.** 2004. Chance and adaptation in the evolution of island bumblebee behaviour. *Population Ecology*, 46, 243-251.
- Chittka, L. & Leadbeater, E.** 2005. Social learning: public information in insects. *Current Biology*, 15, R869-R871.
- Chittka, L., Skorupski, P. & Raine, N. E.** 2009. Speed-accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 400-407.
- Chittka, L. & Thomson, J. D.** 1997. Sensori-motor learning and its relevance for task specialization in bumble bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 385-398.
- Chittka, L., Thomson, J. D. & Waser, N. M.** 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86, 361-377.
- Collatz, J., Müller, C. & Steidle, J. L. M.** 2006. Protein synthesis-dependent long-term memory induced by one single associative training trial in the parasitic wasp *Lariophagus distinguendus*. *Learning & Memory*, 13, 263-266.
- Corbet, S. A.** 1971. Mandibular gland secretion of larvae of flour moth, *Anagasta kuehniella*, contains an epideictic pheromone and elicits oviposition movements in a hymenopteran parasite. *Nature*, 232, 481-484.
- Cowie, R. J., Krebs, J. R.** 1979. Optimal foraging in patchy environments. In: Population Dynamics (Ed. by R. M. Anderson, B. D. Turner & L. R. Taylor), pp. 183-206. Oxford.

- Crawley, M. J., Krebs, J. R.,** 1992. Foraging theory. In: *Natural Enemies: The Population Biology of Predators, Parasites and Diseases* (Ed. by M. J. Crawley), pp. 90-114. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Cronin, J. T. & Strong, D. R.** 1999. Dispersal-dependent oviposition and the aggregation of parasitism. *American Naturalist*, 154, 23-36.
- Cuthill, I. C., Haccou, P. & Kacelnik, A.** 1994. Starlings (*Sturnus vulgaris*) exploiting patches - response to long-term changes in travel-time. *Behavioral Ecology*, 5, 81-90.
- Cuthill, I. C., Kacelnik, A., Krebs, J. R., Haccou, P. & Iwasa, Y.** 1990. Starlings exploiting patches - the effect of recent experience on foraging decisions. *Animal Behaviour*, 40, 625-640.
- Dall, S. R. X., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M. & Stephens, D. W.** 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 187-193.
- Dall, S. R. X. & Johnstone, R. A.** 2002. Managing uncertainty: information and insurance under the risk of starvation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1519-1526.
- Danchin, E., Giraldeau, L. A., Valone, T. J. & Wagner, R. H.** 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305, 487-491.
- Daunt, F., Afanasyev, V., Adam, A., Croxall, J. P. & Wanless, S.** 2007. From cradle to early grave: juvenile mortality in European shags *Phalacrocorax aristotelis* results from inadequate development of foraging proficiency. *Biology Letters*, 3, 371-374.
- Davis, M.** 1970. Effects of interstimulus interval length and variability on startle-response habituation in rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 72, 177-&.
- Davis, J. M. & Stamps, J. A.** 2004. The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 411-416.
- Desouhant, E., Driessen, G., Amat, I. & Bernstein, C.** 2005. Host and food searching in a parasitic wasp *Venturia canescens*: a trade-off between current and future reproduction? *Animal Behaviour*, 70, 145-152.
- Desouhant, E., Driessen, G., Lapchin, L., Wielaard, S. & Bernstein, C.** 2003. Dispersal between host populations in field conditions: navigation rules in the parasitoid *Venturia canescens*. *Ecological Entomology*, 28, 257-267.
- Desouhant, E., Navel, S., Foubert, E., Fischbein, D., They, M. & Bernstein, C.** 2010. What matters in the associative learning of visual cues in foraging parasitoid wasps: colour or brightness? *Animal Cognition*, 13, 535-543.

- Devenport, J. A. & Devenport, L. D.** 1993. Time-dependent decisions in dogs (*Canis familiaris*). *Journal of Comparative Psychology*, 107, 169-173.
- Devenport, J. A., Patterson, M. R. & Devenport, L. D.** 2005. Dynamic averaging and foraging decisions in horses (*Equus caballus*). *Journal of Comparative Psychology*, 119, 352-358.
- Devenport, L. D.** 1998. Spontaneous recovery without interference: why remembering is adaptive. *Animal Learning & Behavior*, 26, 172-181.
- Devenport, L. D. & Devenport, J. A.** 1994. Time-dependent averaging of foraging information in least chipmunks and golden-mantled ground-squirrels. *Animal Behaviour*, 47, 787-802.
- Devenport, L., Hill, T., Wilson, M. & Ogden, E.** 1997. Tracking and averaging in variable environments: a transition rule. *Journal of Experimental Psychology-Animal Behavior Processes*, 23, 450-460.
- DeWitt, T. J., Sih, A. & Wilson, D. S.** 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13.
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E. & Boulinier, T.** 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour*, 66, 973-988.
- Doligez, B., Danchin, E. & Clobert, J.** 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science*, 297, 1168-1170.
- Driessen, G. & Bernstein, C.** 1999. Patch departure mechanisms and optimal host exploitation in an insect parasitoid. *Journal of Animal Ecology*, 68, 445-459.
- Driessen, G., Bernstein, C., Vanalphen, J. J. M. & Kacelnik, A.** 1995. A count-down mechanism for host search in the parasitoid *Venturia canescens*. *Journal of Animal Ecology*, 64, 117-125.
- Dubnau, J. & Tully, T.** 1998. Gene discovery in *Drosophila*: new insights for learning and memory. *Annual Review of Neuroscience*, 21, 407-444.
- Dukas, R.** 1998. *Cognitive Ecology: the Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*. Chicago: University of Chicago Press.
- Dukas, R.** 1999a. Costs of memory: Ideas and predictions. *Journal of Theoretical Biology*, 197, 41-50.
- Dukas, R.** 1999b. Ecological relevance of associative learning in fruit fly larvae. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45, 195-200.
- Dukas, R.** 2002. Behavioural and ecological consequences of limited attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1539-1547.

- Dukas, R.** 2004. Evolutionary biology of animal cognition. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 35, 347-374.
- Dukas, R.** 2005. Learning affects mate choice in female fruit flies. *Behavioral Ecology*, 16, 800-804.
- Dukas, R.** 2006. Learning in the context of sexual behaviour in insects. *Animal Biology*, 56, 125-141.
- Dukas, R.** 2008a. Evolutionary biology of insect learning. *Annual Review of Entomology*, 53, 145-160.
- Dukas, R.** 2008b. Life history of learning: performance curves of honeybees in the wild. *Ethology*, 114, 1195-1200.
- Dukas, R.** 2009. Learning: Mechanisms, ecology and evolution. In: *Cognitive Ecology II* (Ed. by R. Dukas and J. M. Ratcliffe), pp. 7-26. Chicago: University of Chicago Press.
- Dukas, R. & Bernays, E. A.** 2000. Learning improves growth rate in grasshoppers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 2637-2640.
- Dukas, R. & Duan, J. J.** 2000. Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. *Behavioral Ecology*, 11, 536-543.
- Dukas, R. & Ratcliffe, J. M.** 2009. *Cognitive Ecology II*. Chicago: University of Chicago Press.
- Dunlap, A. S., McLinn, C. M., MacCormick, H. A., Scott, M. E. & Kerr, B.** 2009. Why some memories do not last a lifetime: dynamic long-term retrieval in changing environments. *Behavioral Ecology*, 20, 1096-1105.
- Dunlap, A. S. & Stephens, D. W.** 2009. Components of change in the evolution of learning and unlearned preference. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276, 3201-3208.
- Dunlap, A. S. & Stephens, D. W.** 2012. Tracking a changing environment: optimal sampling, adaptive memory and overnight effects. *Behavioural Processes*, 89, 86-94.
- Dwyer, D. M.** 2003. Learning about cues in their absence: Evidence from flavour preferences and aversions. *Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B-Comparative and Physiological Psychology*, 56, 56-67.
- Ebbinghaus, M.** 1885. *Über das Gedächtnis*. Buehler, Leipzig.
- Eisenbach, M., & Lengeler, J. W.** 2004. *Chemotaxis*. London: Imperial College Press
- Eisenhardt, D.** 2006. Learning and memory formation in the honeybee (*Apis mellifera*) and its dependency on the cAMP-protein kinase A pathway. *Animal Biology*, 56, 259-278.
- Eliassen, S., Jorgensen, C., Mangel, M. & Giske, J.** 2007. Exploration or exploitation: life expectancy changes the value of learning in foraging strategies. *Oikos*, 116, 513-523.

- Eliassen, S., Jorgensen, C., Mangel, M. & Giske, J.** 2009. Quantifying the adaptive value of learning in foraging behavior. *American Naturalist*, 174, 478-489.
- Erixon, N. J., Demartini, L. J. & Wright, W. G.** 1999. Dissociation between sensitization and learning-related neuromodulation in an aplysiid species. *Journal of Comparative Neurology*, 408, 506-514.
- Falls, J. B., & Brooks, R. J.** 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. Effects of location. *Canadian Journal of Zoology* 53, 1412-1420.
- Farmer, E. E. & Ryan, C. A.** 1990. Interplant communication - airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase-inhibitors in plant-leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87, 7713-7716.
- Ferrari, M. C. O., Brown, G. E., Bortolotti, G. R. & Chivers, D. P.** 2010. Linking predator risk and uncertainty to adaptive forgetting: a theoretical framework and empirical test using tadpoles. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 277, 2205-2210.
- Foray, V., Gibert, P. & Desouhant, E.** 2011. Differential thermal performance curves in response to different habitats in the parasitoid *Venturia canescens*. *Naturwissenschaften*, 98, 683-691.
- Franks, N. R. & Richardson, T.** 2006. Teaching in tandem-running ants. *Nature*, 439, 153-153.
- Froy, O., Gotter, A. L., Casselman, A. L. & Reppert, S. M.** 2003. Illuminating the circadian clock in monarch butterfly migration. *Science*, 300, 1303-1305.
- Gailey, D. A., Hall, J. C. & Siegel, R. W.** 1985. Reduced reproductive success for a conditioning mutant in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 111, 795-804.
- Gailey, D. A., Jackson, F. R. & Siegel, R. W.** 1982. Male courtship in *Drosophila* - the conditioned-response to immature males and its genetic-control. *Genetics*, 102, 771-782.
- Gallistel, C. R.** 2003. The principle of adaptive specialization as it applies to learning and memory. In: *Principles of Human Learning and Memory* (Ed. by R. H. Kluwe, G. Lüer & F. Rösler), pp. 250-280. Basel: Birkenaeuser.
- Gamzu, E. & Williams, D. R.** 1971. Classical conditioning of a complex skeletal response. *Science*, 171, 923-&.
- Garcia, J., F. R. Ervin, and R. A. Koelling.** 1966. Learning with prolonged delay of reinforcement. *Psychonomic Science* 5, 121-122.
- Geervliet, J. B. F., Vreugdenhil, A. I., Dicke, M. & Vet, L. E. M.** 1998. Learning to discriminate between infochemicals from different plant-host complexes by the

- parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 86, 241-252.
- Gegear, R. J. & Thomson, J. D.** 2004. Does the flower constancy of bumble bees reflect foraging economics? *Ethology*, 110, 793-805.
- Gerber, B., Wustenberg, D., Schutz, A. & Menzel, R.** 1998. Temporal determinants of olfactory long-term retention in honeybee classical conditioning: nonmonotonous effects of the training trial interval. *Neurobiology of Learning and Memory*, 69, 71-78.
- Giraldeau, L. A., Valone, T. J. & Templeton, J. J.** 2002. Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1559-1566.
- Giurfa, M. & Sandoz, J. C.** 2012. Invertebrate learning and memory: fifty years of olfactory conditioning of the proboscis extension response in honeybees. *Learning & Memory*, 19, 54-66.
- Godfray, H. C. J.** 1994. *Parasitoids: behavioural and evolutionary ecology*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Golding, J. M. & Long, D. L.** 1998. There's more to intentional forgetting than directed forgetting: an integrative review. In: *Intentional Forgetting: Interdisciplinary Approaches* (Ed. by J. M. Golding & C. M. MacLeod), pp. 59-102. Mahwah, New Jersey: Erlbaum.
- Gould, J. L.** 1993. Ethological and comparative perspectives on honey bee learning. In: *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives* (Ed. by D. R. Papaj & A. C. Lewis), pp. 18-50. London: Chapman & Hall.
- Gould, J. L.** 2004. Animal navigation. *Current Biology*, 14, R221-R224.
- Gould, J. P.** 1974. Risk, stochastic preference, and value of information. *Journal of Economic Theory*, 8, 64-84.
- Green, R. F.** 1980. Bayesian birds - a simple example of Oaten stochastic-model of optimal foraging. *Theoretical Population Biology*, 18, 244-256.
- Grieco, F., van Noordwijk, A. J. & Visser, M. E.** 2002. Evidence for the effect of learning on timing of reproduction in blue tits. *Science*, 296, 136-138.
- Griffith, L. C. & Ejima, A.** 2009. Courtship learning in *Drosophila melanogaster*. Diverse plasticity of a reproductive behavior. *Learning & Memory*, 16, 743-750.
- Grocott, D. F. H.** 2003. Maps in mind - How animals get home? *Journal of Navigation*, 56, 1-14.
- Grunbaum, L. & Müller, U.** 1998. Induction of a specific olfactory memory leads to a long-lasting activation of protein kinase C in the antennal lobe of the honeybee. *Journal of Neuroscience*, 18, 4384-4392.

- Harvey, J. A., Harvey, I. F. & Thompson, D. J.** 1995. The effect of host nutrition on growth and development of the parasitoid wasp *Venturia canescens*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 75, 213-220.
- Harvey, J. A., Harvey, I. F. & Thompson, D. J.** 2001. Lifetime reproductive success in the solitary endoparasitoid, *Venturia canescens*. *Journal of Insect Behavior*, 14, 573-593.
- Heiling, A. M. & Herberstein, M. E.** 2004. Predator-prey coevolution: australian native bees avoid their spider predators. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 271, S196-S198.
- Heinrich, B.** 1975. Thermoregulation in bumblebees .2. Energetics of warm-up and free flight. *Journal of Comparative Physiology*, 96, 155-166.
- Heron, W. T.** 1935. The inheritance of maze learning ability in rats. *Journal of Comparative Psychology*, 19, 77-89.
- Hirvonen, H., Ranta, E., Rita, H. & Peuhkuri, N.** 1999. Significance of memory properties in prey choice decisions. *Ecological Modelling*, 115, 177-189.
- Hoedjes, K. M., Kruidhof, H. M., Huigens, M. E., Dicke, M., Vet, L. E. M. & Smid, H. M.** 2011. Natural variation in learning rate and memory dynamics in parasitoid wasps: opportunities for converging ecology and neuroscience. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278, 889-897.
- Hogan, J. A.** 1994. Structure and development of behavior systems. *Psychonomic Bulletin & Review*, 1, 439-450.
- Holland, P. C. & Rescorla, R. A.** 1975. Second-order conditioning with food unconditioned stimulus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88, 459-467.
- Holland, P. C.** 1990. Event representation in Pavlovian conditioning - image and action. *Cognition*, 37, 105-131.
- Holland, P. C.** 2005. Amount of training effects in representation-mediated food aversion learning: No evidence of a role for associability changes. *Learning & Behavior*, 33, 464-478.
- Holliday, M. & Hirsch, J.** 1986. A comment on the evidence for learning in Diptera. *Behavior Genetics*, 16, 439-447.
- Hollis, K. L., Pharr, V. L., Dumas, M. J., Britton, G. B. & Field, J.** 1997. Classical conditioning provides paternity advantage for territorial male blue gouramis (*Trichogaster trichopterus*). *Journal of Comparative Psychology*, 111, 219-225.
- Horton, D. R. & Krysan, J. L.** 1991. Host acceptance behavior of pear psylla (Homoptera, Psyllidae) affected by plant-species, host deprivation, habituation, and eggload. *Annals of the Entomological Society of America*, 84, 612-627.

- Huigens, M. E., Pashalidou, F. G., Qian, M. H., Bukovinszky, T., Smid, H. M., van Loon, J. J. A., Dicke, M. & Fatouros, N. E.** 2009. Hitch-hiking parasitic wasp learns to exploit butterfly antiaphrodisiac. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 820-825.
- Hutchinson, J. M. C. & Gigerenzer, G.** 2005. Simple heuristics and rules of thumb: where psychologists and behavioural biologists might meet. *Behavioural Processes*, 69, 97-124.
- Ings, T. C., Raine, N. E. & Chittka, L.** 2009. A population comparison of the strength and persistence of innate colour preference and learning speed in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 1207-1218.
- Isabel, G., Pascual, A. & Preat, T.** 2004. Exclusive consolidated memory phases in *Drosophila*. *Science*, 304, 1024-1027.
- Iwasa, Y., Higashi, M. & Yamamura, N.** 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *American Naturalist*, 117, 710-723.
- Jablonka, E.** 2002. Information: its interpretation, its inheritance, and its sharing. *Philosophy of Science*, 69, 578-605.
- Jallon, J. M. & Hotta, Y.** 1979. Genetic and behavioral-studies of female sex appeal in *Drosophila*. *Behavior Genetics*, 9, 257-275.
- Jenkins, H. M., Barrera, F. J., Ireland, C. & Woodside, B.** 1978. Signal-centered action patterns of dogs in appetitive classical-conditioning. *Learning and Motivation*, 9, 272-296.
- Johnston, T. D.** 1982. Selective costs and benefits in the evolution of learning. *Advances in the Study of Behavior*, 12, 65-106.
- Johnstone, R. A.** 1998. Game theory and communication. In: *Game Theory and Animal Behaviour* (Ed. by L. A. Dugatkin & H. K. Reeve), pp. 94-117. New York: Oxford University Press.
- Johnstone, R. A. & Dall, S. R. X.** 2002. Information and adaptive behaviour - Introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1515-1518.
- Jonides, J., Lewis, R. L., Nee, D. E., Lustig, C., Berman, M. G. & Moore, K. S.** 2008. The mind and brain of short-term memory. *Annual Review of Psychology*, 59, 193-224.
- Kaiser, L., Perez-Maluf, R., Sandoz, J. C. & Pham-Delegue, M. H.** 2003. Dynamics of odour learning in *Leptopilina boulardi*, a hymenopterous parasitoid. *Animal Behaviour*, 66, 1077-1084.
- Kaiser, L., Couty, A. & Perez-Maluf, R.** 2009. Dynamic use of fruit odours to locate host larvae: individual learning, physiological state and genetic variability as adaptive

- mechanisms. In: *Advances in Parasitology, Vol 70: Parasitoids of Drosophila* (Ed. by G. Prevost).
- Kandel, E. R.** 2009. The biology of memory: a forty-year perspective. *Journal of Neuroscience*, 29, 12748-12756.
- Kerr, B. & Feldman, M. W.** 2003. Carving the cognitive niche: optimal learning strategies in homogeneous and heterogeneous environments. *Journal of Theoretical Biology*, 220, 169-188.
- Killeen, P. R.** 1981. In: *Quantification of steady-state operant behaviour* (Ed. by C. M. Bradshaw, E. Szabadi & C. F. Lowe), pp. 21-34. Amsterdam: Elsevier/North Holland.
- Killeen, P. R.** 1982. Response structure and organization. In: *Nebraska Symposium on Motivation, vol 29* (Ed. by D. J. Bernstein), pp. 169-216. Lincoln: University of Nebraska Press.
- Kolss, M. & Kawecki, T. J.** 2008. Reduced learning ability as a consequence of evolutionary adaptation to nutritional stress in *Drosophila melanogaster*. *Ecological Entomology*, 33, 583-588.
- Kolss, M., Kraaijeveld, A. R., Mery, F. & Kawecki, T. J.** 2006. No trade-off between learning ability and parasitoid resistance in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 1359-1363.
- Koshland, D. E.** 1980. Bacterial chemotaxis in relation to neurobiology. *Annual Review of Neuroscience*, 3, 43-75.
- Kraemer, P. J. & Golding, J. M.** 1997. Adaptive forgetting in animals. *Psychonomic Bulletin & Review*, 4, 480-491.
- Krebs, J. R. & Inman, A. J.** 1992. Learning and foraging - individuals, groups, and populations. *American Naturalist*, 140, S63-S84.
- Krebs, J. R., Kacelnik, A. & Taylor, P.** 1978. Test of optimal sampling by foraging great tits. *Nature*, 275, 27-31.
- Krebs, J. R., Ryan, J. C. & Charnov, E. L.** 1974. Hunting by expectation or optimal foraging - study of patch use by chickadees. *Animal Behaviour*, 22, 953-&.
- Lamprecht, R. & LeDoux, J.** 2004. Structural plasticity and memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 5, 45-54.
- Laughlin, S. B.** 2001. Energy as a constraint on the coding and processing of sensory information. *Current Opinion in Neurobiology*, 11, 475-480.
- Laughlin, S. B., van Steveninck, R. R. D. & Anderson, J. C.** 1998. The metabolic cost of neural information. *Nature Neuroscience*, 1, 36-41.

- Lima, S. L.** 1984. Downy woodpecker foraging behavior - efficient sampling in simple stochastic environments. *Ecology*, 65, 166-174.
- Liu, Y. Q., Bernstein, C. & Thiel, A.** 2009. Travel duration, energetic expenditure, and patch exploitation in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 1459-1469.
- Liu, X. & Davis, R. L.** 2006. Insect olfactory memory in time and space. *Current Opinion in Neurobiology*, 16, 679-685
- Lorenz, K.** 1965/1970. *Über tierisches und menschliches Verhalten*. München: Piper. Translated by R. D. Martin as *Studies in Animal and Human Behavior*. London: Methuen.
- Louâpre, P. & Pierre, J. S.** 2012. Carbon dioxide narcosis modifies the patch leaving decision of foraging parasitoids. *Animal Cognition*, 15, 429-435.
- Lucchetta, P., Bernstein, C., They, M., Lazzari, C. & Desouhant, E.** 2008. Foraging and associative learning of visual signals in a parasitic wasp. *Animal Cognition*, 11, 525-533.
- Lucchetta, P., Desouhant, E., Wajnberg, E. & Bernstein, C.** 2007. Small but smart: the interaction between environmental cues and internal state modulates host-patch exploitation in a parasitic wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1409-1418.
- Lukas, J., Bernstein, C., Gu, H. N. & Dorn, S.** 2010. Could different environmental conditions select for different flight characteristics in sexual and asexual parasitoid *Venturia canescens*? *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 136, 80-88.
- Lukowiak, K., Adatia, N., Krygier, D. & Syed, N.** 2000. Operant conditioning in *Lymnaea*: evidence for intermediate- and long-term memory. *Learning & Memory*, 7, 140-150.
- Lustig, C., Matell, M. S. & Meck, W. H.** 2005. Not "just" a coincidence: frontal-striatal interactions in working memory and interval timing. *Memory*, 13, 441-448.
- Luttbeg, B.** 1996. A comparative Bayes tactic for mate assessment and choice. *Behavioral Ecology*, 7, 451-460.
- Mangel, M.** 1990. Dynamic information in uncertain and changing worlds. *Journal of Theoretical Biology*, 146, 317-332.
- Mangel, M.** 1993. Motivation, learning, and motivated learning. In: *Insect Learning. Ecological and Evolutionary Perspectives* (Ed. by D. R. Papaj & A. C. Lewis), pp. 158-173. London: Chapman & Hall.
- Margulies, C., Tully, T. & Dubnau, J.** 2005. Deconstructing memory in *Drosophila*. *Current Biology*, 15, R700-R713.

- Marinesco, S., Duran, K. L. & Wright, W. G.** 2003. Evolution of learning in three aplysiid species: differences in heterosynaptic plasticity contrast with conservation in serotonergic pathways. *Journal of Physiology-London*, 550.
- Marler, P. & Peters, S.** 1981. Sparrows learn adult song and more from memory. *Science*, 213, 780-782.
- Mathevon, N., Aubin, T., Vielliard, J., da Silva, M. L., Sebe, F. & Boscolo, D.** 2008. Singing in the rain forest: how a tropical bird song transfers information. *Plos One*, 3.
- Mazur, J. E.** 1996. Past experience, recency, and spontaneous recovery in choice behavior. *Animal Learning & Behavior*, 24, 1-10.
- McGuire, T. R. & Hirsch, J.** 1977. Behavior-genetic analysis of *Phormia regina* - conditioning, reliable individual-differences, and selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 74, 5193-5197.
- McNamara, J. M., Green, R. F. & Olsson, O.** 2006. Bayes' theorem and its applications in animal behaviour. *Oikos*, 112, 243-251.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I.** 1985. Optimal foraging and learning. *Journal of Theoretical Biology*, 117, 231-249.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I.** 1987. Memory and the efficient use of information. *Journal of Theoretical Biology*, 125, 385-395.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I.** 2002. Credible threats and promises. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1607-1616.
- McNamara, J. & Houston, A.** 1980. The application of statistical decision-theory to animal behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 85, 673-690.
- Menzel, R.** 1979. Behavioral access to short-term-memory in bees. *Nature*, 281, 368-369.
- Menzel, R.** 1993. Associative learning in honey-bees. *Apidologie*, 24, 157-168.
- Menzel, R.** 1999. Memory dynamics in the honeybee. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 185, 323-340.
- Menzel, R.** 2001. Searching for the memory trace in a mini-brain, the honeybee. *Learning & Memory*, 8, 53-62.
- Menzel, R. & Giurfa, M.** 2001. Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee. *Trends in Cognitive Sciences*, 5, 62-71.
- Menzel, R. & Müller, U.** 1996. Learning and memory in honeybees: from behavior to neural substrates. *Annual Review of Neuroscience*, 19, 379-404.
- Mery, F., Belay, A. T., So, A. K. C., Sokolowski, M. B. & Kawecki, T. J.** 2007a. Natural polymorphism affecting learning and memory in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 13051-13055.

- Mery, F. & Burns, J. G.** 2010. Behavioural plasticity: an interaction between evolution and experience. *Evolutionary Ecology*, 24, 571-583.
- Mery, F. & Kawecki, T. J.** 2002. Experimental evolution of learning ability in fruit flies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 14274-14279.
- Mery, F. & Kawecki, T. J.** 2003. A fitness cost of learning ability in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270, 2465-2469.
- Mery, F. & Kawecki, T. J.** 2004. The effect of learning on experimental evolution of resource preference in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 58, 757-767.
- Mery, F. & Kawecki, T. J.** 2005. A cost of long-term memory in *Drosophila*. *Science*, 308, 1148-1148.
- Mery, F., Pont, J., Preat, T. & Kawecki, T. J.** 2007b. Experimental evolution of olfactory memory in *Drosophila melanogaster*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80, 399-405.
- Metzger, M., Fischbein, D., Auguste, A., Fauvergue, X., Bernstein, C. & Desouhant, E.** 2010. Synergy in information use for mate finding: demonstration in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*, 79, 1307-1315.
- Moran, N. A.** 1992. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist*, 139, 971-989.
- Mudd, A. & Corbet, S. A.** 1973. Mandibular gland secretion of larvae of stored products pests *Anagasta kuehniella*, *Ephestia cautella*, *Plodia interpunctella* and *Ephestia elutella*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 16, 291-292.
- Müller, C., Collatz, J., Wieland, R. & Steidle, J. L. M.** 2006. Associative learning and memory duration in the parasitic wasp *Lariophagus distinguendus*. *Animal Biology*, 56, 221-232.
- Müller, U.** 2000. Prolonged activation of cAMP-dependent protein kinase during conditioning induces long-term memory in honeybees. *Neuron*, 27, 159-168.
- Müller, U. & Carew, T. J.** 1998. Serotonin induces temporally and mechanistically distinct phases of persistent PKA activity in *Aphysia* sensory neurons. *Neuron*, 21, 1423-1434.
- Munoz, N. E. & Blumstein, D. T.** 2012. Multisensory perception in uncertain environments. *Behavioral Ecology*, 23, 457-462.
- Muratori, F., Boivin, G. & Hance, T.** 2008. The impact of patch encounter rate on patch residence time of female parasitoids increases with patch quality. *Ecological Entomology*, 33, 422-427.
- Narendra, A., Cheng, K. & Wehner, R.** 2007. Acquiring, retaining and integrating memories of the outbound distance in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Journal of Experimental Biology*, 210, 570-577.

- van Nouhuys, S. & Kaartinen, R. 2008. A parasitoid wasp uses landmarks while monitoring potential resources. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275, 377-385.
- Oaten, A. 1977. Optimal foraging in patches - case for stochasticity. *Theoretical Population Biology*, 12, 263-285.
- Odling-Smee, L. C., Boughman, J. W. & Braithwaite, V. A. 2008. Sympatric species of threespine stickleback differ in their performance in a spatial learning task. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1935-1945.
- Ofstad, T. A., Zuker, C. S. & Reiser, M. B. 2011. Visual place learning in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, 474, 204-U240.
- Orr, M. V., Hittel, K. & Lukowiak, K. 2009. 'Different strokes for different folks': geographically isolated strains of *Lymnaea stagnalis* only respond to sympatric predators and have different memory forming capabilities. *Journal of Experimental Biology*, 212, 2237-2247.
- Orr, M. V., Hittel, K. & Lukowiak, K. 2008. Comparing memory-forming capabilities between laboratory-reared and wild *Lymnaea*: learning in the wild, a heritable component of snail memory. *Journal of Experimental Biology*, 211, 2807-2816.
- Outreman, Y., Le Ralec, A., Wajnberg, E. & Pierre, J. S. 2005. Effects of within- and among-patch experiences on the patch-leaving decision rules in an insect parasitoid. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58, 208-217.
- Papaj, D. R. 1986. Interpopulation differences in host preference and the evolution of learning in the butterfly, *Battus philenor*. *Evolution*, 40, 518-530.
- Papaj, D. R. & Lewis, A. C. 1993. *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives*. London: Chapman & Hall.
- Papaj, D. R. & Prokopy, R. J. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 34, 315-350.
- Papaj, D. R. & Vet, L. E. M. 1990. Odor learning and foraging success in the parasitoid, *Leptopilina heterotoma*. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 3137-3150.
- Papini, M. R. 2002. Pattern and process in the evolution of learning. *Psychological Review*, 109, 186-201.
- Pavlov, I. P. 1927. *Conditioned Reflexes*. Oxford: Oxford University Press.
- Pelosse, P., Amat, I., Bernstein, C. & Desouhant, E. 2010. The dynamics of energy allocation in adult arrhenotokous and thelytokous *Venturia canescens*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 135, 68-76.

- Pelosse, P., Bernstein, C. & Desouhant, E.** 2007. Differential energy allocation as an adaptation to different habitats in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Evolutionary Ecology*, 21, 669-685.
- Pelosse, P., Jervis, M. A., Bernstein, C. & Desouhant, E.** 2011. Does synovigeny confer reproductive plasticity upon a parasitoid wasp that is faced with variability in habitat richness? *Biological Journal of the Linnean Society*, 104, 621-632.
- Petrinovich, L. & Patterson, T. L.** 1979. Field studies of habituation .1. effect of reproductive condition, number of trials, and different delay intervals on responses of the white-crowned sparrow. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 93, 337-350.
- Pfennig, K. S. & Tinsley, R. C.** 2002. Different mate preferences by parasitized and unparasitized females potentially reduces sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 399-406.
- Pierre, J. S. & Green, R. F.** 2008. A Bayesian approach to optimal foraging in parasitoids. In: *Behavioral Ecology of Insect Parasitoids* (Ed. by E. Wajnberg, C. Bernstein & J. J. M. van Alphen), pp. 357-383. London: Blackwell.
- Pompilio, L. & Kacelnik, A.** 2005. State-dependent learning and suboptimal choice: when starlings prefer long over short delays to food. *Animal Behaviour*, 70, 571-578.
- Pompilio, L., Kacelnik, A. & Behmer, S. T.** 2006. State-dependent learned valuation drives choice in an invertebrate. *Science*, 311, 1613-1615.
- Potting, R. P. J., Otten, H. & Vet, L. E. M.** 1997a. Absence of odour learning in the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes*. *Animal Behaviour*, 53, 1211-1223.
- Potting, R. P. J., Snellen, H. M. & Vet, L. E. M.** 1997b. Fitness consequences of superparasitism and mechanism of host discrimination in the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 82, 341-348.
- Pratt, S. C., Mallon, E. B., Sumpter, D. J. T. & Franks, N. R.** 2002. Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52, 117-127.
- Pravosudov, V. V. & Clayton, N. S.** 2001. Effects of demanding foraging conditions on cache retrieval accuracy in food-caching mountain chickadees (*Poecile gambeli*). *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 268, 363-368.
- Pravosudov, V. V. & Clayton, N. S.** 2002. A test of the adaptive specialization hypothesis: population differences in caching, memory, and the hippocampus in black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). *Behavioral Neuroscience*, 116, 515-522.
- Pyke, G. H.** 1978. Optimal body size in bumblebees. *Oecologia*, 34, 255-266.

- Raine, N. E. & Chittka, L.** 2005. Comparison of flower constancy and foraging performance in three bumblebee species (Hymenoptera : Apidae : Bombus). *Entomologia Generalis*, 28, 81-89.
- Raine, N. E. & Chittka, L.** 2007a. Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera : Apidae : Bombus). *Entomologia Generalis*, 29, 179-199.
- Raine, N. E. & Chittka, L.** 2007b. Pollen foraging: learning a complex motor skill by bumblebees (*Bombus terrestris*). *Naturwissenschaften*, 94, 459-464.
- Raine, N. E. & Chittka, L.** 2008. The correlation of learning speed and natural foraging success in bumble-bees. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275, 803-808.
- Raine, N. E., Ings, T. C., Dornhaus, A., Saleh, N. & Chittka, L.** 2006. Adaptation, genetic drift, pleiotropy, and history in the evolution of bee foraging behavior. In: *Advances in the Study of Behavior, Vol 36* (Ed. by H. J. Brockmann, P. J. B. Slater, C. T. Snowdon, T. J. Roper, M. Naguib & K. E. WynneEdwards), pp. 305-354.
- Ratcliffe, J. M., Fenton, M. B. & Galef, B. G.** 2003. An exception to the rule: common vampire bats do not learn taste aversions. *Animal Behaviour*, 65, 385-389.
- Reaume, C. J., Sokolowski, M. B. & Mery, F.** 2011. A natural genetic polymorphism affects retroactive interference in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278, 91-98.
- Reif, M., Linsenmair, K. E. & Heisenberg, M.** 2002. Evolutionary significance of courtship conditioning in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 63, 143-155.
- Rescorla, R. A.** 1988. Behavioral-studies of Pavlovian conditioning. *Annual Review of Neuroscience*, 11, 329-352.
- Rescorla, R. A.** 2004. Spontaneous recovery. *Learning & Memory*, 11, 501-509.
- Roberts, H. L. S. & Schmidt, O.** 2004. Lifetime egg maturation by host-deprived *Venturia canescens*. *Journal of Insect Physiology*, 50,195-202.
- Rogers, D.** 1972. Ichneumon wasp *Venturia canescens* - oviposition and avoidance of superparasitism. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 15, 190-&.
- Roitberg, B. D., Reid, M. L. & Chao, L.** 1993. Choosing hosts and mates: the value of learning. In: *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives* (Ed. by D. R. Papaj & A. C. Lewis), pp. 174-194. New York, Chapman & Hall.
- Rose, S. P. R.** 1991. How chicks make memories - the cellular cascade from c-fos to dendritic remodeling. *Trends in Neurosciences*, 14, 390-397.
- Rosenzweig, M. R., Bennett, E. L., Colombo, P. J., Lee, D. W. & Serrano, P. A.** 1993. Short-term, intermediate-term, and long-term memories. *Behavioural Brain Research*, 57, 193-198.

- Rowland, H. M., Ihalainen, E., Lindstrom, L., Mappes, J. & Speed, M. P.** 2007. Co-mimics have a mutualistic relationship despite unequal defences. *Nature*, 448, 64-67.
- Rozin, P. & Kalat, J. W.** 1971. Specific hungers and poison avoidance as adaptive specializations of learning. *Psychological Review*, 78, 459-&.
- Salt, G.** 1976. Hosts of *Nemeritis canescens*, a problem in host specificity of insect parasitoids. *Ecological Entomology*, 1, 63-67.
- Sangha, S., Scheibenstock, A. & Lukowiak, K.** 2003a. Reconsolidation of a long-term memory in *Lymnaea* requires new protein and RNA synthesis and the soma of right pedal dorsal 1. *Journal of Neuroscience*, 23.
- Sangha, S., Scheibenstock, A., Martens, K., Varshney, N., Cooke, R. & Lukowiak, K.** 2005. Impairing forgetting by preventing new learning and memory. *Behavioral Neuroscience*, 119, 787-796.
- Sangha, S., Scheibenstock, A., Morrow, R. & Lukowiak, K.** 2003b. Extinction requires new RNA and protein synthesis and the soma of the cell right pedal dorsal 1 in *Lymnaea stagnalis*. *Journal of Neuroscience*, 23.
- Scheibenstock, A., Krygier, D., Haque, Z., Syed, N. & Lukowiak, K.** 2002. The soma of RPeD1 must be present for long-term memory formation of associative learning in *Lymnaea*. *Journal of Neurophysiology*, 88, 1584-1591.
- Schmidt, K. A., Dall, S. R. X. & van Gils, J. A.** 2010. The ecology of information: an overview on the ecological significance of making informed decisions. *Oikos*, 119, 304-316.
- Schmidt, J. M. & Smiths, J. J. B.** 1987. Short interval time measurement by a parasitoid wasp. *Science*, 237, 903-905.
- Schneider, M. V., Beukeboom, L. W., Driessen, G., Lapchin, L., Bernstein, C. & Van Alphen, J. J. M.** 2002. Geographical distribution and genetic relatedness of sympatrical thelytokous and arrhenotokous populations of the parasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera). *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 191-200.
- Schuler, W. & Hesse, E.** 1985. On the function of warning coloration - a black and yellow pattern inhibits prey-attack by naive domestic chicks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16, 249-255.
- Schurmann, D., Collatz, J., Hagenbucher, S., Ruther, J. & Steidle, J.** 2009. Olfactory host finding, intermediate memory and its potential ecological adaptation in *Nasonia vitripennis*. *Naturwissenschaften*, 96, 383-391.

- Schurmann, D., Sommer, C., Schinko, A. P. B., Greschista, M., Smid, H. & Steidle, J. L. M.** 2012. Demonstration of long-term memory in the parasitic wasp *Nasonia vitripennis*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 143, 199-206.
- Schwarzal, M. & Müller, U.** 2006. Dynamic memory networks: dissecting molecular mechanisms underlying associative memory in the temporal domain. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 63, 989-998.
- Searle, L. V.** 1949. The organization of hereditary maze-brightness and maze-dullness. *Genetic Psychology Monographs*, 39, 279-325.
- Seligman, M. E.** 1970. On generality of laws of learning. *Psychological Review*, 77, 406-&.
- Shannon, C. E. & Weaver, W.** 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press.
- Sherry, D. F. & Schacter, D. L.** 1987. The evolution of multiple memory-systems. *Psychological Review*, 94, 439-454.
- Shettleworth, S. J.** 2003. Memory and hippocampal specialization in food-storing birds: challenges for research on comparative cognition. *Brain Behavior and Evolution*, 62, 108-116.
- Shettleworth, S. J.** 1998. *Cognition, Evolution, and Behavior*. New York: Oxford University Press.
- Shettleworth, S. J.** 2010. *Cognition, Evolution, and Behavior*. New York: Oxford University Press.
- Sirot, E., Ploye, H. & Bernstein, C.** 1997. State dependent superparasitism in a solitary parasitoid: egg load and survival. *Behavioral Ecology*, 8, 226-232.
- Skorupski, P. & Chittka, L.** 2006. Animal cognition: an insect's sense of time? *Current Biology*, 16, R851-R853.
- Skovgard, H., Holst, N. & Nielsen, P. S.** 1999. Simulation model of the Mediterranean flour moth (Lepidoptera : Pyralidae) in Danish flour mills. *Environmental Entomology*, 28, 1060-1066.
- Slansky, F. & Scriber, J. M.** 1985. In: *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (Ed. by G. A. Kerkut & L. I. Gilbert), Vol. 4, pp. 87-164. London: Academic.
- Smid, H. M., Wang, G. H., Bukovinszky, T., Steidle, J. L. M., Bleeker, M. A. K., van Loon, J. J. A. & Vet, L. E. M.** 2007. Species-specific acquisition and consolidation of long-term memory in parasitic wasps. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274, 1539-1546.
- Smith, W. J.** 1977. *The Behavior of Communicating: an Ethological Approach*. Harvard University Press.

- Snell-Rood, E. C., Davidowitz, G. & Papaj, D. R.** 2011. Reproductive tradeoffs of learning in a butterfly. *Behavioral Ecology*, 22, 291-302.
- Snell-Rood, E. C. & Papaj, D. R.** 2009. Patterns of phenotypic plasticity in common and rare environments: a study of host use and color learning in the cabbage white butterfly *Pieris rapae*. *American Naturalist*, 173, 615-631.
- Snell-Rood, E. C., Papaj, D. R. & Gronenberg, W.** 2009. Brain Size: A Global or Induced Cost of Learning? *Brain Behavior and Evolution*, 73, 111-128.
- Spear, N. E.** 1978. *The Processing of Memories: Forgetting and Retention*. Hillsdale, New Jersey: Erlbaum.
- Squire, L. R.** 2004. Memory systems of the brain: A brief history and current perspective. *Neurobiology of Learning and Memory*, 82, 171-177.
- Stearns, S.** 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.
- van Steenis, M. J.** 1994. Intrinsic rate of increase of *Lysiphlebus testaceipes* Cresson (Hym, Braconidae), a parasitoid of *Aphis gossypii* Glover (Hem, Aphididae) at different temperatures. *Journal of Applied Entomology-Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie*, 118, 399-406.
- Steidle, J. L. M.** 1998. Learning pays off: influence of experience on host finding and parasitism in *Lariophagus distinguendus*. *Ecological Entomology*, 23
- Steidle, J. L. M. & van Loon, J. J. A.** 2003. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 108, 133-148.
- Stephens, D. W.** 1987. On economically tracking a variable environment. *Theoretical Population Biology*, 32, 15-25.
- Stephens, D. W.** 1989. Variance and the value of information. *American Naturalist*, 134, 128-140.
- Stephens, D. W.** 1991. Change, regularity, and value in the evolution of animal learning. *Behavioral Ecology*, 2, 77-89.
- Stephens, D. W.** 1993. Learning and behavioral ecology: incomplete information and environmental predictability. In: *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives* (Ed. by D. R. Papaj & A. C. Lewis), pp. 195-218. London: Chapman & Hall.
- Stephens, D.W.** 2007. Models of information use. In: *Foraging: Behavior and Ecology* (Ed. by D.W. Stephens, J.S. Brown, R.C. Ydenberg), pp. 31-60. Chicago: University of Chicago Press.
- Stephens, D. W. and Krebs, J. R.** 1986. *Foraging Theory*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

- Stough, S., Shobe, J. L. & Carew, T. J.** 2006. Intermediate-term processes in memory formation. *Current Opinion in Neurobiology*, 16, 672-678.
- Sullivan, K. A.** 1988a. Age-specific profitability and prey choice. *Animal Behaviour*, 36, 613-615.
- Sullivan, K. A.** 1988b. Ontogeny of time budgets in yellow-eyed juncos - adaptation to ecological constraints. *Ecology*, 69, 118-124.
- Sullivan, K. A.** 1989. Predation and starvation - age-specific mortality in juvenile juncos (*Junco phaeotus*). *Journal of Animal Ecology*, 58, 275-286.
- Sutherland, W. J., Jones, D. W. F. & Hadfield, R. W.** 1986. Age-differences in the feeding ability of moorhens *Gallinula chloropus*. *Ibis*, 128, 414-418.
- Takahashi, K. H.** 2007. The effect of travel time on oviposition behavior and spatial egg aggregation: experiments with *Drosophila*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 124, 241-248.
- Tamò, C., Ricard, I., Held, M., Davison, A. C. & Turlings, T. C. J.** 2006. A comparison of naive and conditioned responses of three generalist endoparasitoids of lepidopteran larvae to host-induced plant odours. *Animal Biology*, 56, 205-220.
- Tentelier, C., Desouhant, E. & Fauvergue, X.** 2006. Habitat assessment by parasitoids: mechanisms for patch use behavior. *Behavioral Ecology*, 17, 515-521.
- Tentelier, C. & Fauvergue, X.** 2007. Herbivore-induced plant volatiles as cues for habitat assessment by a foraging parasitoid. *Journal of Animal Ecology*, 76, 1-8.
- Tentelier, C., Lacroix, M. N. & Fauvergue, X.** 2009. Inflexible wasps: the aphid parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* does not track multiple changes in habitat profitability. *Animal Behaviour*, 77, 95-100.
- Thiel, A.** 2011. How to measure patch encounter rate: decision-making mechanisms in the parasitic wasp *Asobara tabida*. *Animal Cognition*, 14, 73-82.
- Thiel, A., Driessen, G. & Hoffmeister, T. S.** 2006. Different habitats, different habits? Response to foraging information in the parasitic wasp *Venturia canescens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 614-623.
- Thiel, A. & Hoffmeister, T. S.** 2004. Knowing your habitat: linking patch-encounter rate and patch exploitation in parasitoids. *Behavioral Ecology*, 15, 419-425.
- Thiel, A. & Hoffmeister, T. S.** 2006. Selective information use in parasitoid wasps. *Animal Biology*, 56, 233-245.
- Thorpe, W. H. & Jones, F. G. W.** 1937. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 124, 56-81.

- Tinklepaugh, O. L.** 1928. An experimental study of representative factors in monkeys. *Journal of Comparative Psychology*, 8, 197-236.
- Tolman, E. C.** 1924. The of maze-learning ability in rats. *Journal of Comparative Psychology*, 4, 1-18.
- Tryon, R. C.** 1934. Individual differences. In: *Comparative psychology* (Ed. by F. A. Moss), pp. 409-445. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall.
- Tryon, R. C.** 1940. Genetic differences in maze-learning ability in rats. *National Society for the Study of Education*, 39, 111-119.
- Tully, T., Preat, T., Boynton, S. C. & Delvecchio, M.** 1994. Genetic dissection of consolidated memory in *Drosophila*. *Cell*, 79, 35-47.
- Valone, T. J.** 1992. Information for patch assessment - a field investigation with black-chinned hummingbirds. *Behavioral Ecology*, 3, 211-222.
- Valone, T. J.** 2006. Are animals capable of Bayesian updating? An empirical review. *Oikos*, 112, 252-259.
- Valone, T. J. & Templeton, J. J.** 2002. Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357, 1549-1557.
- Vasquez, T. & Pfennig, K. S.** 2007. Looking on the bright side: females prefer coloration indicative of male size and condition in the sexually dichromatic spadefoot toad, *Scaphiopus couchii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 127-135.
- Vet, L. E. M. & Dicke, M.** 1992. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 37, 141-172.
- Vet, L. E. M., Wackers, F. L. & Dicke, M.** 1991. How to hunt for hiding hosts - the reliability-detectability problem in foraging parasitoids. *Netherlands Journal of Zoology*, 41, 202-213.
- Vos, M., Hemerik, L. & Vet, L. E. M.** 1998. Patch exploitation by the parasitoids *Cotesia rubecula* and *Cotesia glomerata* in multi-patch environments with different host distributions. *Journal of Animal Ecology*, 67, 774-783.
- Waage, J. K.** 1979. Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology*, 48, 353-371.
- Wackers, F. L. & Lewis, W. J.** 1999. A comparison of color-, shape- and pattern-learning by the hymenopteran parasitoid *Microplitis croceipes*. *Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 184, 387-393.

- Wagner, A. R.** 1978. Expectancies and the priming of STM. In: *Cognitive Processes in Animal Behavior* (Ed. by S. H. Hulse, H. Fowler & W. K. Honig), pp. 177-209. Hillsdale, New Jersey: Erlbaum.
- Wagner, A. R.** 1981. SOP: A model of automatic memory processing in animal behavior. In: *Information Processing in Animals: Memory Mechanisms* (Ed. by N. E. Spear & R. R. Miller), pp. 5-47. Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Wajnberg, E.** 2006. Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 589-611.
- Watanabe, M.** 1996. Reward expectancy in primate prefrontal neurons. *Nature*, 382, 629-632.
- Weiss, M. R. & Papaj, D. R.** 2003. Colour learning in two behavioural contexts: how much can a butterfly keep in mind? *Animal Behaviour*, 65, 425-434.
- Welton, N. J., McNamara, J. M. & Houston, A. I.** 2003. Assessing predation risk: optimal behaviour and rules of thumb. *Theoretical Population Biology*, 64, 417-430.
- Wen, J. Y. M., Kumar, N., Morrison, G., Rambaldini, G., Runciman, S., Rousseau, J. & vanderKooy, D.** 1997. Mutations that prevent associative learning in *C. elegans*. *Behavioral Neuroscience*, 111, 354-368.
- Whitham, J. & Mathis, A.** 2000. Effects of hunger and predation risk on foraging behavior of graybelly salamanders, *Eurycea multiplicata*. *Journal of Chemical Ecology*, 26, 1659-1665.
- Wittstock, S., Kaatz, H. H. & Menzel, R.** 1993. Inhibition of brain protein-synthesis by cycloheximide does not affect formation of long-term-memory in honeybees after olfactory conditioning. *Journal of Neuroscience*, 13, 1379-1386.
- Wittstock, S. & Menzel, R.** 1994. Color learning and memory in honey-bees are not affected by protein-synthesis inhibition. *Behavioral and Neural Biology*, 62, 224-229.
- Wixted, J. T.** 2004. The psychology and neuroscience of forgetting. *Annual Review of Psychology*, 55, 235-269.
- Wright, W. G.** 1998. Evolution of nonassociative learning: behavioral analysis of a phylogenetic lesion. *Neurobiology of Learning and Memory*, 69, 326-337.
- Wright, W. G., Kirschman, D., Rozen, D. & Maynard, B.** 1996. Phylogenetic analysis of learning-related neuromodulation in molluscan mechanosensory neurons. *Evolution*, 50, 2248-2263.
- Wüstenberg, D., Gerber, B. T. & Menzel, R.** 1998. Long- but not medium-term retention of olfactory memories in honeybees is impaired by actinomycin D and anisomycin. *European Journal of Neuroscience*, 10, 2742-2745.
- Wylie, G. R., Foxe, J. J. & Taylor, T. L.** 2008. Forgetting as an active process: An fMRI investigation of item-method-directed forgetting. *Cerebral Cortex*, 18, 670-682.

- Zhang, S. W., Bock, F., Si, A., Tautz, J. & Srinivasan, M. V.** 2005. Visual working memory in decision making by honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 5250-5255.
- Zhang, Y., Lu, H. & Bargmann, C. I.** 2005. Pathogenic bacteria induce aversive olfactory learning in *Caenorhabditis elegans*. *Nature*, 438, 179-184.
- Ziegler, P. E. & Wehner, R.** 1997. Time-courses of memory decay in vector-based and landmark-based systems of navigation in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Comparative Physiology a-Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 181, 13-20.