



HAL
open science

Etude de la variation génétique et de la plasticité des comportements sociaux chez la drosophile

Anne-Sophie Philippe

► **To cite this version:**

Anne-Sophie Philippe. Etude de la variation génétique et de la plasticité des comportements sociaux chez la drosophile. Interactions entre organismes. Université Paris Sud - Paris XI, 2015. Français. NNT : 2015PA112089 . tel-01333631

HAL Id: tel-01333631

<https://theses.hal.science/tel-01333631>

Submitted on 18 Jun 2016

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 Doctorat

Université Paris-Sud 11

Ecole Doctorale 426 : Gènes, Génomés, Cellules

Laboratoire Evolution, Génomés, Comportement, Ecologie

Discipline : Sciences de la vie et de la santé

- Etude de la variation génétique et de la plasticité des comportements sociaux chez la drosophile •

Soutenue le 17 juin 2015

Par Anne-Sophie PHILIPPE

Directeur de thèse : Dr. Frédéric MERY

Composition du Jury :

Dr. Alexis CHAINE	Rapporteur	ECOEx, CNRS
Pr. Patrizia D'ETTORRE	Rapporteur	LEEC, Université Paris XIII
Pr. Emmanuel DESOUHANT	Examineur	LBBE, CNRS
Dr. Raphaël JEANSON	Examineur	CRCA, CNRS
Dr. Jean-René MARTIN	Examineur	INAF, CNRS
Pr. Odile PETIT	Examineur	IPHC, CNRS
Dr. Frédéric MERY	Directeur de thèse	EGCE, CNRS

Remerciements

La rédaction d'une thèse est, c'est bien connu, un travail long et fastidieux qui occupe votre esprit des jours et des nuits durant... Quelques jours avant de rendre ce pavé à nos chers rapporteurs qui vont à leur tour passer des jours et peut être des nuits à relire ces quelques pages, reste à écrire un paragraphe qui sera lu par le plus grand nombre et qui permet de mettre un point final non sans nostalgie à ces 3 années d'aventure... les remerciements de tous les aventuriers. On se retrouve alors dans le même état qu'au commencement de la rédaction, complètement démunis... Comment procéder ? Par qui commencer ? Faire une liste ? Par ordre alphabétique, chronologique ? Bref, il faut se lancer !

Alors pour m'avoir permis de mener ce projet jusqu'au bout, de vivre pleinement cette aventure de thésarde avec ses bons et ses mauvais moments, je tiens à remercier :

Notre ancien chef du laboratoire Pierre CAPY pour m'avoir accueillie au LEGS, pour le soutien dont il fait part envers ses troupes, sa gentillesse et pour l'ambiance de travail qui régnait dans son laboratoire. Merci aussi pour ta disponibilité et tes conseils en tant que directeur de l'école doctorale GGC. Et merci à la nouvelle équipe de direction qui prend les rênes alors que je termine ma thèse et qui continue le fastidieux travail de faire tourner ce laboratoire.

Le remerciement suivant revient évidemment à mon directeur de thèse Frédéric Mery ! Tel un maestro, il a su conduire ces travaux de recherche avec méthode et habileté. Ses connaissances foisonnantes, son enthousiasme à tout épreuve, sa positive attitude face à des drosophiles pas toujours coopérantes, sont de redoutables adversaires face au doute et au désespoir qui nous envahissent parfois après des mois d'expérience infructueux. Mais grâce à ce maître dans l'art de faire parler les résultats, statisticien hors pair ou magicien...? on apprend à persévérer et à trouver solution à tout problème. Merci pour ce soutien, ces idées magiques, cette motivation et cette passion que tu transmets avec brio. Merci aussi pour l'ambiance que tu génères dans cette équipe, pour ton humour, tes barbuc régaland, ta maison qui nous servait de gîte bien confortable les mois d'été... Bref un peu pour tout ce qui fait de cette aventure, une réussite ! Et félicitation pour ce travail qui est aussi le tien...

Pour avoir accepté de faire partie du jury de ma thèse, merci à Emmanuel Desouhant, Odile Petit, Jean-René Martin, Patrizia D'Ettorre, Alexis Chainé et Raphaël Jeanson. Merci à tous pour le temps précieux que vous me consacrez malgré votre emploi du temps chargé ! Un merci tout particulier à Patrizia D'Ettorre et Alexis Chainé d'avoir accepté d'examiner plus en profondeur ce travail, bon courage à vous ! Un grand merci aussi à Raphaël Jeanson, qui a parfaitement joué son rôle de tuteur de thèse et qui s'est rendu disponible pour chaque comité et dont les conseils avisés ont permis d'orienter ces trois années de recherche dans les bonnes directions...

Pour leur participation et la richesse de leurs idées au cours de mes différents comités de thèse, je remercie aussi Jean-René Martin, Sylvie Granon, Jean-Christophe Sandoz et Serafino Teseo.

REMERCIEMENTS

Pour ses années de post-doc passées à l'élaboration des dispositifs expérimentaux de Heat Maze sans lesquels cette thèse n'aurait pas été ce qu'elle est, et pour tous ces petits indices laissés par-ci par-là pour apprendre leur fonctionnement, merci à Julien Foucaud. Un grand merci aussi pour ta collaboration au commencement de cette aventure.

Pour leur précieuse collaboration dans l'élaboration de ce projet, merci à François Rebaudo, Cristian Pasquaretta, Cedric Sueur, Raphaël Jeanson et Jean-Luc Da Lage. Ce fût un plaisir de travailler de près ou de loin avec vous tous !

Pour mes premiers encadrements de stagiaires, merci à Georges, Nabila et plus particulièrement à Clélia pour ses précieux résultats.

Pour nous faciliter la vie et le travail avec gentillesse et enthousiasme au quotidien, merci à Sylvie Nortier, Magalie Bonneau, Sylvie Apruzzèse-Serazin et Hélène Thibault.

Pour m'avoir permis d'exercer ma passion pour l'enseignement, pour leur gentillesse, les réunions galettes... merci à toute l'équipe d'enseignants de biologie avec une mention spéciale pour Line, Solange et Florence pour le temps passé à organiser tout ça en facilitant le travail de chacun ! Merci aussi à mes petits L1 qui m'ont supporté pendant tous ces TP et qui ont accepté de jouer le jeu pour toutes mes idées loufoques de démonstration... Ce fût un plaisir !

Pour l'ambiance et le partage de leurs connaissances, merci à l'ensemble du personnel du laboratoire (LEGS – EGCE) et plus particulièrement à l'équipe miam, savant mélange de personnalités, tous thèmes de recherches confondus à l'origine du concept de la grande tablée, départ initialement prévu à 11h45 et dont la vitesse d'ingurgitation dépasse l'entendement. Merci pour cette toute petite pause accompagnée de discussions tantôt passionnantes tantôt loufoques... En gros on mange vite et on se marre bien !

Pour les soirées « il fait beau » même quand il ne fait pas beau, pour ces belles rencontres et le partage de cette aventure à chaque étape, merci à tous les thésards et post doc qui ont fait de ce laboratoire autant un lieu de travail que de « rigolades » ! Le laboratoire ne serait pas ce qu'il est sans le duo Bastien – Quentin grands combattants de la monotonie et puissants émetteurs de bruits et de mouvements divers et variés qui éveillent leur entourage à des techniques de motivation pour certain ou de fuite pour d'autres...Merci aux abeilles aussi (Florian, Antoine, Pierre et Anna) pour les pots, les petits potins, leurs visites pour quelques minutes de pauses au détour d'un passage dans le couloir. Merci à tous ceux que je n'ai pas nommé mais qui ont fait partie de cette aventure de près ou de loin, et à tous ceux déjà partis (Julie, Béné, Gwen...) c'étaient de bien belles rencontres !

Pour les sorties courses à pieds ou piscine, pour les soupes à la tomate, pour la serviette rose ;) et surtout pour le temps passé lors de ces activités à écouter mes histoires, un grand merci à Florian ! Mieux qu'un psy, ces séances me manquent déjà ;)

Merci à l'équipe EPCC, Fred le grand schtroumf, Céline la schtroumfette (pilier de l'équipe), Virginie notre schtroumf gaffeur, Sérafino le schtroumf à l'italienne, Marine schtroumpf farceur corse (mélange détonnant) et tous ceux qui sont passés par là... Bien plus que des coéquipières, j'ai trouvé de véritables amies avec qui j'ai partagé les meilleurs moments de cette aventure pour certains inoubliables... Merci les filles pour cette ambiance de folie, ces

REMERCIEMENTS

rires et parfois ces pleurs, pour votre soutien, votre écoute, votre présence tout simplement dans tous les instants importants ! Les mots me manquent pour exprimer ma gratitude tant vous m'avez apporté et appris ces trois années. Que l'aventure continue pour chacune de vous et si nos chemins pouvaient continuer à se croiser, se serait pour mon plus grand bonheur...

Pour les soirées cocktails, les divertissements, les bouffées d'air frais après ces journées entourées de mouches, merci à mes amies Justine, Elise, Marion et Floriane ! Avec vous l'aventure continue aussi, pourvu que ça dure...

Pour leur soutien bien sûr, leur présence, merci à ma famille et mes amis. Merci pour ces weekends en Charente et en Normandie, le plein d'énergie avant d'attaquer la semaine à Paris. Vive la campagne ! Merci à cousin Fred pour tous ces restos du quartier... Merci à cousine Sophie d'avoir été là pour me divertir pendant ces longs mois de rédaction.

Enfin, je remercie mon futur mari pour son soutien quotidien indéfectible et son enthousiasme. Notre vie à deux s'est établie et a grandi en même temps que ce projet scientifique, le premier servant de base solide au bon déroulement du second ! Merci à toi, pour tout...

*17 Juin, je tourne une page – 27 juin, on en ouvre une autre... L'aventure continue,
vivement la suite !*

Avant-propos

Ce travail de thèse financé par une bourse ministérielle a été réalisé en 3 ans sous la direction de Frederic Mery au Laboratoire Evolution, Génomes, Comportement et Ecologie (EGCE anciennement LEGS) sur le campus du CNRS de Gif-sur-Yvette.

Cette thèse fait suite à un travail de recherche réalisé par Julien Foucaud sur l'apprentissage spatial chez la drosophile qui a réalisé le dispositif expérimental indispensable à l'émergence et au bon déroulement de cette étude.

Une collaboration avec Cédric Sueur, Cristian Pasquaretta, François Rebaudo et Raphaël Jeanson a permis de mener à terme ce projet pour la modélisation du phénomène d'agrégation chez les Drosophiles. La collaboration avec Cristian Pasquaretta a aussi été indispensable pour l'étude des réseaux d'interactions chez différentes lignées de *Drosophila melanogaster*.

Plusieurs étudiants ont participé aux expériences menées au cours de cette thèse : Georges Hattab (M2) pour l'étude des stratégies de recherche spatiale chez la drosophile, Nabila Iabbaden (M1) et Clélia Rizzi-paillet (L2) pour l'étude du phénomène d'agrégation chez *Drosophila melanogaster*.

De ces travaux de thèse résultent une publication parue, deux articles en préparation et 3 représentations orales au cours de diverses conférences internationales qui ont permis de valoriser ces travaux de recherche.

Publications :

Foucaud J*. **Philippe A-S***. Moreno C. Mery F. (2013). A genetic polymorphism affecting reliance on personal *versus* public information in a spatial learning task in *drosophila melanogaster*. Proceedings Biology of the Royal Society. (Proc R Soc B 20130588)

Philippe A-S*. Jeanson R*. Rebaudo F. Pasquaretta C. Sueur C. Mery F. Genetic variations of collective behavior within *Drosophila melanogaster*. En cours de preparation.

Pasquaretta C*. **Philippe A-S***. Mery F. Inter-population variations of the social organization in *Drosophila melanogaster*. En cours de préparation.

* co-premiers auteurs (contributions égales)

AVANT-PROPOS

Conférences en congrès internationaux :

Philippe A-S. Foucaud J. Moreno C. Mery F. *A genetic polymorphism affecting reliance on personal versus public information in a spatial learning task in drosophila melanogaster*. **9th Ecology & Behaviour meeting**, 22-26 Avril 2013, Strasbourg, France.

Philippe A-S. Foucaud J. Moreno C. Mery F. *Genetic polymorphism and group size affect the reliance on personal versus public information in a spatial learning task in drosophila melanogaster*. **14th congress of the European Society for Evolutionary Biology (ESEB)**, 19-24 Août 2013, Lisbon, Portugal.

Philippe A-S. Foucaud J. Moreno C. Mery F. *The effect of group size and genetic polymorphism on the use of personal and public information in a spatial learning task in Drosophila melanogaster*. **10th Ecology & Behaviour meeting**, 12-16 Mai 2014, Montpellier, France.

Co-encadrement d'étudiants stagiaires :

Georges Hattab (M2) : janvier-juillet 2014. Etude de l'effet du polymorphisme du gène *foraging* sur les stratégies de recherche spatiale chez *Drosophila melanogaster*.

Nabila Iabbadene (M1) : avril-juin 2014. Etude de l'interaction entre un polymorphisme génétique et l'environnement social sur les paramètres d'agrégation chez *Drosophila melanogaster*.

Clélia Rizzi-Paillet (L2) : avril-mai 2014. Etude de l'interaction entre un polymorphisme génétique et l'environnement social sur l'agrégation chez *Drosophila melanogaster* dans une expérience à choix binaire.

Table des matières

Introduction générale	14
1. Les effets de l’environnement social sur les processus cognitifs et les réponses comportementales.....	16
2. Quand la génétique interagit avec l’environnement : étude des variations des comportements.....	19
2.1 La génétique et le comportement.....	19
2.2 L’incroyable potentiel génétique de la drosophile pour l’étude des variations comportementales.....	21
2.2.1 L’intérêt du modèle biologique <i>Drosophila melanogaster</i>	21
2.2.2 Les variations comportementales et le polymorphisme du gène <i>foraging</i>	22
3. L’utilisation des informations personnelles et sociales.....	26
3.1 Terminologie de l’information.....	26
3.2 La transmission des informations.....	27
3.3 L’équilibre entre utilisation de l’information personnelle <i>versus</i> sociale.....	28
4. Objectifs de la thèse.....	30
5. Protocole expérimental.....	32
5.1 Dispositif expérimental : le Heat Maze.....	32
5.2 Les lignées utilisées et la gestion de l’élevage.....	35
CHAPITRE 1 : Utilisation des informations personnelles et sociales dans un contexte de recherche spatiale : plasticité et variations génétiques	42
1. Introduction.....	44
2. Matériel et méthodes.....	45
2.1 Le protocole expérimental.....	45
2.2 Analyses statistiques des données.....	46
3. La phase d’apprentissage.....	47
3.1 Le protocole expérimental.....	47
3.2 Apprendre seul ou en groupe, comparaison de deux lignées : Rover et Sitter	48

3.3	Effet de la taille du groupe sur l'apprentissage spatial.....	50
3.3.1	Précisions sur le protocole expérimental.....	50
3.3.2	Résultats.....	51
3.4	Etude des stratégies de recherche spatiale au cours de la phase d'apprentissage.....	54
3.4.1	Classification des stratégies de recherche.....	55
3.4.2	Les différentes stratégies de recherche utilisées au cours de l'apprentissage chez les drosophiles Rover et Sitter.....	56
3.4.3	Les effets du contexte social sur l'utilisation des stratégies de recherches	58
3.4.4	Etude qualitative des changements de stratégies en fonction du contexte	58
4.	La phase de test.....	60
4.1	Rotation des repères spatiaux : perturbation de l'information personnelle	60
4.1.1	Protocole expérimental.....	60
4.1.2	Résultats.....	61
4.2	Changement d'arène : conflit entre l'information personnelle de l'individu et l'information du groupe.....	64
4.2.1	Protocole expérimental.....	64
4.2.2	Résultats.....	65
4.3	Effet de la taille du groupe sur l'utilisation des informations lors de la phase de test.....	67
4.3.1	Précisions sur le protocole expérimental.....	67
4.3.2	Résultats.....	67
5.	Discussion.....	70

CHAPITRE 2 : Variations génétiques et plasticité des comportements

d'agrégation	79	
1.	Introduction.....	82
2.	Matériel et méthodes.....	85
2.1	Le protocole expérimental.....	85
2.2	Description du modèle mathématique.....	86
2.3	Analyses statistiques.....	87
3.	Résultats.....	87
3.1	Comportement d'agrégation d'un groupe homogène dans une expérience à choix unique.....	87

3.2	Comportement d'agrégation d'un groupe homogène dans une expérience à Choix binaire.....	89
3.2.1	Probabilité de rejoindre une zone refuge pour un individu seul.....	89
3.2.2	Probabilité de rejoindre une zone refuge en groupe.....	90
3.2.3	Probabilité de choisir entre deux zones refuges.....	90
3.3	Le comportement d'agrégation dans un groupe de composition génétique mixte.....	93
4.	Discussion.....	97
 CHAPITRE 3 : Etude des interactions entre les individus : variations entre 12 populations de <i>Drosophila melanogaster</i>		102
1.	Introduction.....	104
2.	Matériel et méthodes.....	106
2.1	Les différentes lignées de <i>Drosophila melanogaster</i> étudiées.....	106
2.2	Protocole expérimental.....	107
2.3	Analyse des interactions sociales.....	107
2.4	Analyses statistiques.....	108
3.	Résultats.....	108
3.1	Les interactions sociales entre les individus.....	108
3.2	L'organisation sociale au sein des groupes.....	110
3.3	L'agrégation au sein des différents groupes.....	112
4.	Discussion.....	113
 Discussion générale		118
1.	Influences génétiques et environnementales sur la variation d'utilisation des informations.....	119
2.	La variation du comportement d'agrégation : influence des variations interindividuelles sur un comportement collectif.....	122
3.	Variations inter-populations de l'organisation sociale.....	123
4.	L'implication du polymorphisme du gène <i>foraging</i>	125
5.	Conclusions.....	126
 Annexes		129

Table des Figures

<u>Figure 1</u> - Schématisation des interactions entre environnement social et comportements	16
<u>Figure 2</u> - Schématisation des interactions entre génétique et environnement et de leurs effets sur le comportement des individus	20
<u>Figure 3</u> - Comportement de recherche de nourriture des larves de drosophiles Rover et Sitter	23
<u>Figure 4</u> - Représentation schématique de 3 séquences d'informations liées	28
<u>Figure 5</u> - Schéma du dispositif d'apprentissage spatial, le Heat Maze	33
<u>Figure 6</u> - Schéma du protocole expérimental de la phase d'apprentissage	48
<u>Figure 7</u> - Performances d'apprentissage pendant la phase d'apprentissage	49
<u>Figure 8</u> - Effet de la taille du groupe sur la phase d'apprentissage	52
<u>Figure 9</u> - Classification des stratégies de recherche spatiale	55
<u>Figure 10</u> - Ordre d'exclusion des stratégies de recherche spatiale	56
<u>Figure 11</u> - Courbes de tendance de l'évolution de la distance moyenne au centre de l'arène au cours de l'apprentissage spatial	59
<u>Figure 12</u> - Courbes de tendance des longueurs moyennes des trajectoires au cours de la phase d'apprentissage	59
<u>Figure 13</u> - Protocole expérimental de la phase de test. Rotation des repères spatiaux	60
<u>Figure 14</u> - Performances des individus Rover et Sitter entraînés seuls ou en groupe au cours des phases d'apprentissage et de test	61
<u>Figure 15</u> - Protocole expérimental de la phase de test avec changement d'arène	64
<u>Figure 16</u> - Résultats : conflit entre information personnelle et information sociale	65
<u>Figure 17</u> - Effet de la taille du groupe sur l'utilisation des informations personnelles et sociales	68
<u>Figure 18</u> - Design expérimental : températures de la surface de l'arène	85
<u>Figure 19</u> - Variation de la tendance à quitter une zone refuge en fonction de la taille du groupe dans une expérience avec une seule zone refuge	89
<u>Figure 20</u> - Courbe de survie de la fraction expérimentale d'individus dans l'arène en fonction du temps	90
<u>Figure 21</u> - Proportion d'individus en dehors des zones refuges en fonction du temps	91
<u>Figure 22</u> - Proportions d'individus sur la zone la plus occupée pour les individus Rover et Sitter en fonction de la taille du groupe	91
<u>Figure 23</u> - Nombre d'individus sur les deux zones refuges à la fin de l'expérience et des simulations mathématiques	92

<u>Figure 24</u> -	<i>Proportion d'individus rejoignant la zone la plus occupée en fonction de la différence du nombre d'individus déjà présents sur les deux zones refuges</i>	93
<u>Figure 25a</u> -	<i>Proportion de drosophiles sur la zone la plus occupée en fonction du temps et de la composition du groupe</i>	94
<u>Figure 25b</u> -	<i>Nombre d'individus sur la zone la plus occupée en fonction de la composition du groupe</i>	94
<u>Figure 26</u> -	<i>Nombre d'individus agrégés sur les deux zones à la fin des expériences et des simulations dans les groupes mixtes d'individus Rover et Sitter</i>	95
<u>Figure 27</u> -	<i>Proportion de drosophiles (a) Rover et (b) Sitter toujours présents dans l'arène en fonction du temps et de la composition du groupe</i>	96
<u>Figure 28</u> -	<i>Niveau d'agrégation des individus Rover et Sitter en fonction de leur proportion dans le groupe selon (a) les résultats expérimentaux, (b) les simulations</i>	96
<u>Figure 29</u> -	<i>Schéma du dispositif expérimental d'étude des interactions</i>	107
<u>Figure 30</u> -	<i>Variation du nombre d'interactions entre les 12 lignées</i>	109
<u>Figure 31</u> -	<i>Durée des interactions en fonction du nombre d'interactions chez les différentes lignées</i>	109
<u>Figure 32</u> -	<i>Schéma explicatif des coefficients de dissymétrie (skewness)</i>	110
<u>Figure 33</u> -	<i>Représentation graphique du coefficient de dissymétrie chez les différentes lignées</i>	111
<u>Figure 34</u> -	<i>Nombre moyen de Clusters formés pour les différentes lignées</i>	112
<u>Figure 35</u> -	<i>Corrélation entre le nombre maximal d'individus par cluster et le nombre moyen de clusters pour chaque population</i>	113
<u>Figure 36</u> -	<i>Temps (moyenne) mis par un individu Rover ou Sitter pour rejoindre un groupe d'individus Rover ou Sitter</i>	131
<u>Figure 37</u> -	<i>Choix des individus Rover et Sitter pour rejoindre un groupe composé d'individus Rover ou Sitter</i>	132
<u>Figure 38</u> -	<i>Temps moyen mis par les individus Rover et Sitter pour rejoindre le groupe en fonction de leur choix</i>	133

Table des tableaux

<u>Tableau 1</u> -	<i>Définition des différents types d'informations</i>	27
<u>Tableau 2</u> -	<i>Pourcentage de stratégies de recherches utilisées par les individus Rover et Sitter seuls ou en groupe de 6 individus</i>	57

INTRODUCTION GENERALE

Le comportement, défini comme l'action des individus en réponse à leurs environnements interne et externe est un phénotype très complexe. Il peut être très différent d'une espèce à l'autre ou même d'un individu à l'autre et varier en fonction de multiples paramètres. Cette variation phénotypique permet aux individus d'adapter leurs réponses comportementales face à un environnement variable et incertain. Les individus peuvent interagir directement avec leur environnement physique mais aussi avec leurs congénères ou des individus d'autres espèces, et ces interactions sont susceptibles d'influencer l'adaptation des comportements. Pour étudier les variations et l'évolution des comportements des individus, il est nécessaire de comprendre quels sont les paramètres pris en compte par l'animal lors de sa prise de décision. L'analyse de l'utilisation des informations par les individus est donc un thème central de recherche en écologie comportementale et évolutive. Si certains comportements peuvent être bénéfiques (améliorant la fitness des individus) dans certaines conditions, ils peuvent devenir délétères ou coûteux sous d'autres conditions. Influençant la fitness des individus, les comportements, lorsqu'ils sont gouvernés par les gènes peuvent être soumis à la sélection naturelle qui permettra le maintien ou l'évolution du comportement le plus adapté en fonction du contexte. Depuis quelques décennies plusieurs chercheurs se sont penchés sur la question des relations entre les gènes et le comportement (Jasny, Kelner, et Pennisi 2008). D'autres se sont intéressés aux variations du comportement en fonction de l'environnement social, mais la question de l'influence des interactions entre génétique et environnement social des individus sur leurs comportements reste encore très peu documentée.

La présente étude s'inscrit dans ce grand thème de recherche en plein essor, indispensable pour comprendre le maintien et l'évolution des comportements dans le monde animal. Par l'étude des interactions entre les individus de différentes lignées génétiques et la variation de leur environnement social, cette thèse s'intéresse à la

variabilité des réponses comportementales telles que l'utilisation des informations personnelles et sociales et les phénomènes d'agrégation.

1 Les effets de l'environnement social sur les processus cognitifs et les réponses comportementales

Le comportement animal peut être fortement influencé par l'environnement physique de l'individu, favorisant les stimulations sensorielles et cognitives dont les bénéfiques ont été largement étudiés dans un contexte d'élevage en captivité (Pattison, *et al.* 2013; Girbovan et Plamondon 2013; Lima *et al.* 2014). Mais le comportement des animaux est aussi sous la forte influence de l'environnement social représenté par la présence ou l'absence d'individus con-spécifiques ou hétérospécifiques.

Au cours du développement, l'environnement social joue un rôle très important en favorisant les interactions sociales, il peut stimuler le développement des capacités cognitives (Figure 1). Certaines études ont montré que l'enrichissement social pouvait affecter le nombre de synapses et le développement de régions spécifiques du cerveau au cours du développement embryonnaire (Van Praag *et al.* 2000; Heisenberg *et al.* 1995), mais aussi tout au long de la vie de l'individu (Croney et Newberry 2007).

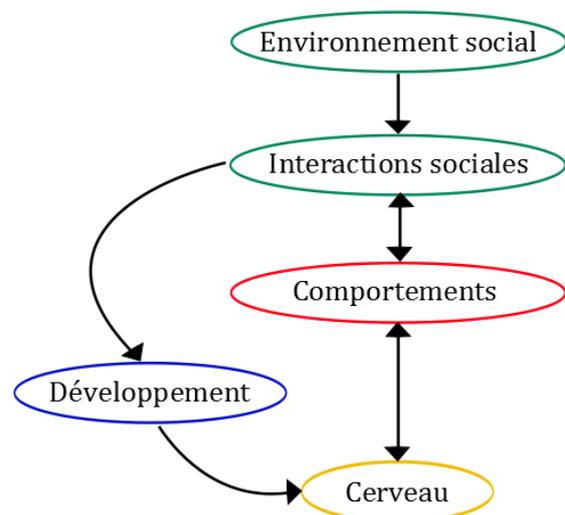


Figure 1 - Schématisation des interactions entre l'environnement social et les comportements

L'environnement social peut aussi influencer directement les décisions et les comportements des individus. Plusieurs exemples chez différentes espèces montrent que la présence d'individus con-spécifiques peut réduire la variation d'un comportement par effet de conformité (Webster et Hart 2006) ou entraîner l'amélioration ou la baisse de l'efficacité de ce comportement respectivement par effet de facilitation sociale ou par interférence (Zajonc et Sales 1966).

La facilitation sociale définie par Zajonc (1965) et précisé par Clayton (1978) est un phénomène social par lequel la présence de congénères a un effet bénéfique sur les

INTRODUCTION GENERALE

performances individuelles augmentant la fréquence ou l'intensité d'un comportement. La facilitation sociale a été observée chez de nombreuses espèces telles que les merles noirs (Mason et Reidinger 1981), les éléphants (Rees 2004), les drosophiles (Prokopy et Duan 1998), les corneilles (Miller *et al.* 2014) et pour un large éventail de comportements. Une étude s'est notamment intéressée aux effets des interactions sociales sur la recherche de nourriture chez les jeunes colins d'Alaska et montre qu'ils explorent davantage de sources de nourriture lorsqu'ils sont en groupe que lorsqu'ils sont seuls (Baird *et al.* 1991). Cette étude témoigne d'une amélioration de la recherche de nourriture en présence de congénère par une stimulation de l'activité de recherche en groupe. La facilitation sociale peut être associée à des comportements d'imitation (Rees 2004), d'apprentissage par observation (Boesch 1991) ou encore de stimulation sociale. Mais d'après l'hypothèse de Zajonc (1965), les performances d'un individu peuvent être aussi influencées par la présence d'autres individus même si les facteurs et processus associés à leur présence sont éliminés (indices, signaux, entraide ou compétition...). Selon sa théorie, la simple présence d'un autre individu suffirait à affecter le comportement d'un individu, constituant une source non-spécifique et non directive de stimulation et conduisant à l'amélioration ou à la détérioration des performances comportementales de cet individu (Markus 1978). Quelle que soit la stimulation associée à la présence de congénères, l'environnement social peut donc avoir une incidence sur les variations des performances comportementales.

La présence de congénères n'est pas toujours favorable à l'individu et on associe souvent les gains de fitness liés à la vie en groupe à une balance (Grand et Dill 1999) entre les effets négatifs notamment liés à la compétition dans un groupe (Magurran et Bendelow 1990; Grand et Dill 1999) ou la propagation des pathogènes et les effets positifs liés à la réduction du risque de prédation (Hamilton 1971) et aux échanges d'informations sociales. Cette balance entre avantages et inconvénients liés au groupe est susceptible de varier en fonction de la taille du groupe. Plus le groupe est grand, plus la compétition peut être importante et les individus bénéficient alors de la vigilance collective et de la baisse du risque de prédation liée aux effets de dilution et de confusion pour le prédateur (Jens *et al.* 2002). Cette réduction du risque, largement documentée permet une diminution de l'investissement dans les comportements de crainte ou de fuite et favorise la mise en place d'activités plus profitables telles que la recherche et la prise de nourriture, la reproduction ou l'exploitation d'un meilleur habitat (Lima et Dill 1990).

INTRODUCTION GENERALE

Si la majorité des études s'intéresse uniquement aux variations de comportements en groupe *versus* seul, de faibles variations de taille ou de composition des groupes peuvent entraîner des modifications des interactions entre les individus et avoir d'importantes conséquences sur l'adaptation des comportements. Dans un contexte de recherche de nourriture par exemple, le premier individu d'un large banc de guppies trouve plus rapidement la ressource de nourriture que dans un petit groupe suggérant l'augmentation des performances individuelles au cours du processus de recherche dépendant de la taille du groupe (Day *et al.* 2001). Cette étude montre que plus que la présence ou l'absence de congénères, le nombre d'individus présents peut avoir une influence sur les comportements et les performances des individus.

Outre les effets de la variation de la taille du groupe, quelques études se sont intéressées aux effets des variations de personnalités au sein d'un groupe sur les décisions collectives. Chez les fourmis notamment, la proportion d'individus agressifs influence les comportements de défense de la colonie et l'efficacité de la reconstruction d'un nid (Modlmeier *et al.* 2014). Une étude sur les Bernaches témoigne aussi de l'importance de la composition des couples et suggère que les individus les plus audacieux ont une influence importante sur les décisions du groupe (Kurvers *et al.* 2010). Plus notable encore, une étude montre que les variations de personnalité interindividuelles au sein d'un groupe impactent plus les comportements collectifs que la taille du groupe (Keiser et Pruitt 2014). Dans cette étude, les auteurs montrent qu'un groupe d'araignées coloniales composé d'individus « téméraires » attrape plus de proies plus rapidement et que l'effet de la composition du groupe pèse deux fois plus que la taille du groupe sur l'efficacité de la prédation. Certaines études mettent en évidence l'influence des gènes sur la personnalité des individus (Bouchard et Loehlin 2001) et témoignent de l'importance du facteur génétique dans les interactions entre les individus. Les variations de composition génétique d'un groupe peuvent donc être source de variations des réponses comportementales et constituent un paramètre important de l'environnement social à prendre en considération.

La taille du groupe, la composition génétique du groupe, les variations interindividuelles sont autant de facteurs variables de l'environnement social qui peuvent altérer les interactions entre les individus et conduire à des variations comportementales à l'échelle individuelle et à l'échelle du groupe.

2 Quand la génétique interagit avec l'environnement : étude des variations des comportements

2.1 La génétique et le comportement

L'implication des gènes dans les variations des paramètres physiques, morphologiques ou biochimiques est clairement établie et l'étude du rôle des gènes dans les variations comportementales entre les individus est une idée qui s'est fortement développée ces dernières décennies, notamment en lien avec les conflits de société entre déterminisme génétique et influence environnementale de l'homosexualité ou des comportements agressifs ou meurtrier...

L'homme utilise l'implication des gènes dans les variations comportementales depuis bien longtemps en procédant à la sélection artificielle des traits de caractère des animaux domestiques ou d'élevages comme le soulignait Darwin (1872). Si certains traits comportementaux peuvent être soumis à sélection on peut en déduire qu'ils sont régulés par des gènes. De nombreuses études sur des jumeaux ont mis en évidence que 50% des variations de traits de personnalité sont dues à des facteurs génétiques (Bouchard 1994). De plus en plus d'études pointent le rôle des gènes dans les maladies liées à des désordres « psychologiques » comme la bipolarité, la schizophrénie ou l'autisme (Zhang *et al.* 2008; Bienvenu *et al.* 2011). L'étude des effets génétiques sur les variations comportementales est donc primordiale pour comprendre ces troubles du comportement, ainsi que leur évolution et leur maintien.

Cependant, les gènes ne déterminent pas directement les réponses comportementales, l'influence génétique est assez complexe et peut impliquer un grand nombre de gènes différents agissant en cascades ou en réseaux. Par l'intermédiaire des protéines qu'ils codent, les gènes peuvent agir à différentes échelles, depuis la mise en place du cerveau et des multiples réseaux neuronaux au cours du développement embryonnaire jusqu'à leur régulation tout au long de la vie de l'organisme. Ces réseaux neuronaux eux, sont les véritables acteurs des réponses comportementales puisque ce sont eux qui vont répondre aux différents stimuli internes et externes à l'organisme (Landis et Insel 2008).

Les gènes ne sont pas les seuls facteurs qui affectent les phénotypes comportementaux. Le développement du cerveau, l'activité des réseaux neuronaux et les comportements sont tous sous l'influence des gènes mais aussi des variations environnementales

INTRODUCTION GENERALE

(Robinson *et al.* 2008). Les variations d'expression d'un gène peuvent conduire à des réactions comportementales différentes et certaines variations environnementales comme la perception d'un chant d'oiseau d'un individu de la même espèce peuvent altérer l'expression de certains gènes entraînant une modification des réponses physiologiques et comportementales ((Robinson *et al.* 2008) ; [Figure 2](#)).

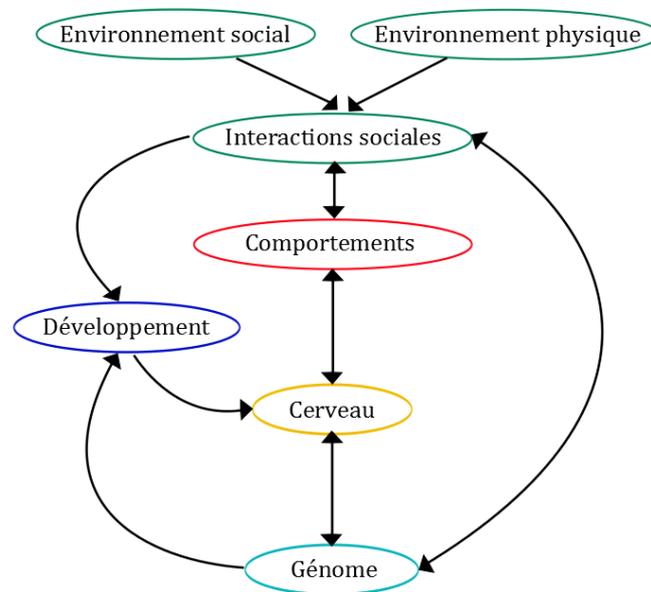


Figure 2 - Schématisation des interactions entre génétique et environnement et de leurs effets sur le comportement des individus.

Des interactions entre génétique et environnement influençant les comportements sociaux et l'expression des gènes ont été mises en évidence notamment chez la fourmi *Solenopsis invicta* (Wang *et al.* 2008). Dans les colonies de cette espèce, la présence d'une ou plusieurs reines résulte d'une variation génétique qui influence les relations entre reine et ouvrières. La tolérance d'une ou plusieurs reines au sein de la colonie dépend alors des variations de compositions génétiques de la colonie. C'est donc l'interaction entre la variation génétique et l'environnement social (proportion d'individus de différents génotypes) qui détermine le nombre de reines au sein de la colonie.

Indéniablement, il existe des interactions complexes entre les gènes et l'environnement et ces interactions ont souvent des conséquences significatives sur les réponses comportementales. Pour expliquer les variations comportementales, il est donc nécessaire de prendre en compte l'interdépendance entre gènes et environnement et non pas de faire une distinction entre des comportements innés comme résultant de l'influence génétique et des comportements acquis influencés par l'environnement physique et social et l'apprentissage. Il faut bien noter que les comportements innés

INTRODUCTION GENERALE

peuvent être influencés par l'environnement ce qui explique que des comportements peuvent varier en fonction du contexte. Et les comportements acquis peuvent être soumis à l'influence des gènes ce qui explique que différents individus peuvent avoir des réponses comportementales différentes dans des circonstances identiques. Les phénotypes comportementaux sont le résultat d'une interaction complexe entre l'inné (ADN) et l'acquis par interaction avec l'environnement physique et social et surtout par expérience (Landis et Insel 2008). Le cerveau est le théâtre de ces interactions mais on sait encore peu de chose sur la façon dont les gènes et l'expérience interagissent pour conduire à ces phénotypes comportementaux complexes.

Par l'étude des interactions entre les variations génétiques et l'environnement social, cette thèse apporte de nouveaux éléments pour expliquer la variation des comportements des individus.

2.2 L'incroyable potentiel génétique de la drosophile pour l'étude des variations comportementales

2.2.1 L'intérêt du modèle biologique *Drosophila melanogaster*

A l'origine, les études des comportements sociaux étaient principalement focalisées sur les vertébrés et les insectes sociaux qui montrent des comportements sociaux très développés associés à la coopération et à la communication au sein des colonies. Mais aujourd'hui, la drosophile, insecte considéré comme non social, apparaît comme un modèle florissant pour l'étude du comportement. Elle présente un large panel de comportements parfois bien complexes tel que le comportement de parade sexuelle des drosophiles mâles visant à séduire une femelle. Ce rituel est très précis et complet, faisant appel à tous les sens de la femelle qui pourra choisir de s'accoupler ou non avec le mâle (Greenspan et Ferveur 2000; Yamamoto *et al.* 1997). D'autres études se sont intéressées au comportement de choix de sites de ponte, dont les préférences peuvent être transmises entre les individus (Ruizdubreuil *et al.* 1994; Battesti *et al.* 2012). Les drosophiles sont capables d'apprendre (Waddell et Quinn 2001) et leurs différentes mémoires présentent des caractéristiques similaires à la mémoire des mammifères (Dubnau et Tully 1998; Mery *et al.* 2007; Mery 2007).

Grâce au développement de méthodes d'analyse, de manipulations génétiques et neuronales chez la drosophile, elle est devenue un modèle privilégié pour les études en

INTRODUCTION GENERALE

génétique, neurobiologie et en biologie de l'évolution (Brand et Perrimon 1993). Grâce à ces connaissances et au développement de puissants outils, de nombreuses études sur les bases génétiques et neuronales des comportements ont été menées ces dernières décennies, plaçant ainsi la drosophile au premier plan des recherches sur la génétique des comportements.

Les généticiens ont ainsi mis en évidence de nombreux gènes ou protéines jouant un rôle dans la variation des comportements chez la drosophile. Le gène *fruitless (fru)* par exemple a été identifié pour son rôle dans la parade sexuelle des mâles drosophiles (Ryner *et al.* 1996). Différentes mutations de ce gène existent et les variants alléliques viables altèrent différentes étapes du comportement de parade du mâle. Le gène *dunce (dnc)* lui, est impliqué dans l'apprentissage et la mémoire chez la drosophile (Waddell et Quinn 2001). Grâce à sa découverte, les chercheurs ont pu mettre en évidence le rôle primordial de la protéine cAMP codée par la séquence du gène *dnc*, dans la mémoire olfactive des drosophiles (Zhong et Wu 1991). Comme le gène *dnc* de la drosophile dont on retrouve les homologues chez la souris par exemple (Cherry et Davis 1999), de nombreux gènes de la drosophile trouvent leurs homologues chez les vertébrés et notamment chez l'Homme. Bien que les mécanismes sous-jacents aux comportements des vertébrés puissent se révéler plus complexes que chez la drosophile, les éléments de bases de ces mécanismes sont souvent conservés. Cela signifie que les découvertes faites chez la drosophile peuvent contribuer à la compréhension générale de certains processus physiologiques et comportementaux observables chez différentes espèces (Adams *et al.* 2000).

2.2.2 Les variations comportementales et le polymorphisme du gène *foraging*

L'un des exemples les plus connus de l'étude d'une variation génétique entraînant des variations comportementales est celui du gène *foraging (for)* qui code pour une protéine kinase dépendante de la cGMP et qui affecte les comportements de recherche de nourriture chez différentes espèces (Sokolowski 1998; Schafer 2002). Ce gène et ses homologues ont notamment été répertoriés chez la drosophile (Osborne *et al.* 1997), l'abeille (Ben-Shahar *et al.* 2003) et le nématode (Fujiwara *et al.* 2002).

On doit la découverte de ce polymorphisme génétique à Marla B. Sokolowski qui a montré l'existence de deux stratégies de recherche de nourriture chez les larves de drosophiles en milieu naturel. Elle décrit deux phénotypes : le premier, plus actif concerne les larves

INTRODUCTION GENERALE

de type Rover qui adoptent une stratégie d'exploration, parcourant de plus longues distances pour se nourrir et changeant souvent de patchs de nourriture ; les larves de type Sitter en revanche ont une stratégie de recherche plus locale, elles parcourent de petites distances et sont plus sédentaires et grégaires sur le premier patch qu'elles rencontrent ([Figure 3](#)). Cette différence de comportement est bien associée à la recherche de nourriture et ne reflète aucunement une différence de locomotion entre les individus Rover et Sitter puisqu'elle n'est observée qu'en présence de nourriture (Sokolowski et Riedl 1999). En l'absence de nourriture, les longueurs des trajectoires parcourues et les vitesses de déplacement sont similaires entre les deux phénotypes ce qui signifie que les phénotypes Rover et Sitter ne résultent pas d'une différence d'aptitude de déplacement. On retrouve ce dimorphisme comportemental chez les drosophiles adultes, les individus Rover se déplacent davantage après s'être nourris que les individus Sitter (Pereira et Sokolowski 1993).

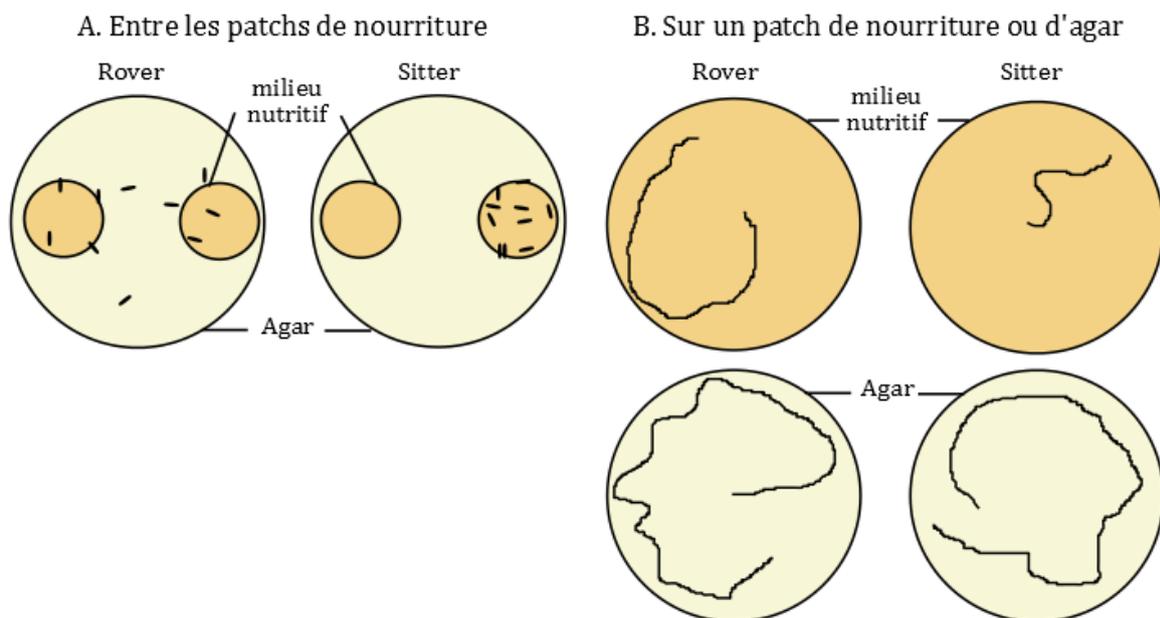


Figure 3 - Comportement de recherche de nourriture des larves de drosophiles Rover et Sitter entre deux patchs de nourriture (A) et sur un patch de nourriture ou d'agar (trajectoires observées sur 5 minutes) (B). (Adapté d'après Sokolowski 2001).

Ces variations comportementales sont associées au polymorphisme du gène *foraging*. Ce gène, porté par le chromosome 2 (de Belle *et al.* 1989) existe sous deux formes alléliques for^R (allèle dominant) et for^S (de Belle et Sokolowski 1987). Les individus de phénotype Rover peuvent être homozygotes ou hétérozygotes et portent l'allèle dominant for^R tandis que les individus de phénotype Sitter sont homozygotes récessifs pour l'allèle for^S .

INTRODUCTION GENERALE

Ce polymorphisme naturel est maintenu dans les populations sauvages avec 70% d'individus Rover (homozygotes for^R et hétérozygotes) et 30% d'individus Sitter (homozygotes for^S) (Sokolowski 1980; Sokolowski *et al.* 1997). Une précédente étude a par ailleurs montré que ce gène était soumis à la sélection dépendante de la densité, favorisant le phénotype Rover dans un contexte de forte densité et le phénotype Sitter dans un environnement moins dense (Sokolowski *et al.* 1997). Cette sélection résulte d'une augmentation de la fréquence du gène for^S dans un environnement de faible densité de population.

Le gène *foraging* correspond à une longue séquence d'ADN de 40kb qui est épissée alternativement en 3 transcrits majeurs T1, T2 et T3 et plusieurs transcrits mineurs. L'abondance de ces transcrits est régulée et varie au cours du développement et au cours de la vie de l'organisme. Ce gène code pour une protéine kinase dépendante de la cGMP (PKG) dont les quantités de transcrits et l'activité enzymatique augmentent de 12% dans certaines cellules du cerveau des individus Rover par rapport aux individus Sitter (Osborne *et al.* 1997). Ce sont ces variations de quantité de transcrits et d'activité de l'enzyme PKG au niveau neuronal (Belay *et al.* 2007) qui entraînent les variations du comportement de recherche de nourriture entre les deux variants alléliques. Et ces différences subtiles d'activité enzymatique semblent affecter un large panel de réponses physiologiques et comportementales chez la drosophile (Fitzpatrick et Sokolowski 2004) comme chez d'autres espèces (Reaume et Sokolowski 2009).

Depuis sa découverte, nombreuses recherches ont été effectuées pour comprendre les effets de ce polymorphisme génétique et de la protéine PKG associée. Chez la drosophile par exemple, une étude a montré que le polymorphisme du gène *foraging* affecte les réponses physiologiques et comportementales suite à la privation de nourriture entraînant une variation dans la reprise de nourriture et dans le taux de glucose sanguin (Kaun *et al.* 2008). L'importante documentation établie aujourd'hui sur les effets de ce polymorphisme génétique suggère que la protéine PKG joue un rôle intégral dans les réponses d'ordre comportemental et physiologique sous-jacent à la recherche de nourriture. On trouve parmi ces comportements, l'acquisition d'énergie, l'absorption des nutriments, l'allocation des ressources énergétiques, le stockage et la consommation d'énergie et les stratégies de recherche (Kaun et Sokolowski 2009)... Mais les études de plus en plus abondantes suggèrent que la variation de PKG affecte d'autres types de comportements. Elle semble par exemple jouer un rôle dans la mémoire de l'orientation visuelle (Kuntz et al. 2012) ou dans les phénomènes d'habituation qui montrent une

INTRODUCTION GENERALE

baisse de la réponse comportementale plus rapide chez les individus Sitter que chez les individus Rover après la répétition d'un stimulus (Engel *et al.* 2000). La découverte d'un effet du gène *foraging* sur l'apprentissage suggère aussi une variation de stratégies des individus Rover et Sitter dans la nature et l'évolution d'un compromis entre les performances de la mémoire à court et long terme (Mery *et al.* 2007). Dans la nature, les individus Rover et Sitter semblent aussi exploiter différents habitats, les drosophiles Sitter pondant davantage sur les fruits que les drosophiles Rover qui pondent plutôt sur le sol (M. Sokolowski *et al.* 1986). Ces observations laissent supposer de l'importance du rôle de la protéine PKG dans les processus d'apprentissage, de mémoire et de sélection d'habitat.

Mais les découvertes se sont aussi multipliées chez d'autres espèces grâce à l'étude des homologues de ce gène *foraging*. Chez les abeilles notamment, des études ont montré que la variation d'activité de la PKG jouait un rôle dans la transition des castes, de l'ouvrière nourricière à l'intérieur de la ruche à l'ouvrière butineuse (Ben-Shahar *et al.* 2003; Ben-Shahar *et al.* 2002). Les abeilles ouvrières qui s'occupent du couvain à l'intérieur de la ruche ont une activité de PKG plus faible (comme les drosophiles Sitter qui reste sur un patch de nourriture et adoptent une stratégie de recherche locale). Les abeilles ouvrières qui quittent la ruche et partent à la recherche de nourriture ont une activité de PKG plus élevée (comme les drosophiles Rover qui explorent davantage l'espace à la recherche de nourriture)... Chez le rat, une étude a mis en évidence le rôle de la PKG dans la consolidation de la mémoire (Bollen *et al.* 2014). Une autre étude montre que l'augmentation du taux de PKG chez la chrysomèle des racines de maïs favorise le comportement de ponte sur d'autres cultures résistant ainsi à la rotation des cultures (Garabagi *et al.* 2008).

L'ensemble de ces études suggèrent que la protéine PKG hautement conservée au sein de différentes espèces (Reaume et Sokolowski 2011) est fortement pléiotropique. Les effets de cette protéine apparaissent aussi être modulés par le contexte environnemental révélant l'importance du rôle de cette protéine dans la plasticité des comportements. En témoignent notamment les études sur le rôle de la PKG dans la plasticité des comportements liés aux castes chez les abeilles (Ben-Shahar *et al.* 2003; Ben-Shahar *et al.* 2002) et chez les fourmis (Ingram *et al.* 2005). L'ensemble de ces observations fait du gène *foraging* un excellent candidat pour étudier l'influence des variations génétiques sur les comportements et surtout les interactions entre les variations génétiques et l'environnement social sur ces comportements.

3 L'utilisation des informations personnelles et sociales

Les comportements sont le résultat d'une succession de décisions qui sollicitent toutes sortes d'informations telles que les connaissances personnelles faisant appel à la mémoire de l'organisme ou les interprétations ponctuelles de l'environnement physique et social de l'individu. L'information est caractérisée par une réduction de l'incertitude des individus lors de leurs prises de décisions et entraîne une modification de l'état de ces individus receveurs (Smith 1980; Schmidt *et al.* 2010). L'adaptation des comportements repose sur la perception des paramètres environnementaux qu'ils soient physiques ou sociaux (Dall *et al.* 2005). La capacité d'utilisation des informations de l'environnement peut réduire les coûts éventuels (temps et énergie) alloués à la recherche de nourriture, d'habitat, de partenaire ou à l'évitement des dangers potentiels, mais elle permet aussi le développement de nouveaux comportements et l'accès à de nouvelles ressources favorisant l'augmentation de la valeur sélective des individus. Etudier l'utilisation des informations par les individus est donc primordial pour comprendre les variations et l'évolution des comportements des individus.

3.1 Terminologie de l'information

Les individus peuvent acquérir et utiliser différents types d'informations qui ont été décrits notamment par Wagner et Danchin (2010). Les informations peuvent être tirées de l'environnement abiotique de l'organisme, de son environnement biotique, de la propre perception de son état par un individu (faim, motivation...), d'un apprentissage social ou encore d'un processus d'essai-erreur ([Tableau 1](#)).

On regroupe sous le terme d'information privée ou personnelle, toutes les informations acquises par un individu par interaction directe avec son environnement abiotique (physique) ou par connaissance de son propre état. Les informations personnelles tirées de l'environnement sont généralement acquises suite à un processus d'essai-erreur confrontant l'individu à certains risques et coûts énergétiques.

Les informations sociales regroupent l'ensemble des informations acquises par observation ou interaction avec d'autres individus. Elles peuvent être produites volontairement par un individu dans le but d'informer un autre individu, dans ce cas on parlera de signal (chants, signaux d'alerte, parades...), mais elles peuvent aussi être produites par inadvertance par un individu et constituer un indice accessible à tous les

INTRODUCTION GENERALE

organismes. Certains auteurs appellent ces indices produits par inadvertance, l'information publique (Valone 1989).

Ces deux formes d'informations ne sont pas exclusives et il existe généralement une balance entre l'utilisation des informations personnelles et l'utilisation des informations sociales.

Types d'informations	Description
Indice	Etat détectable ou événement corrélé à l'état de l'environnement qui n'est pas produit intentionnellement. Peut être produit par un agent physique ou par inadvertance par un agent biologique.
Signal	Trait ou comportement d'un individu modifié spécifiquement pour entraîner la modification du comportement de l'individu receveur de manière à ce qu'il puisse bénéficier du signal.
Information sociale	Information extraite d'autres individus (con- ou hétérospécifiques) produite volontairement (signaux) ou par inadvertance (indices).
Information privée	Information acquise par observation ou interaction directe avec l'environnement physique (indice). Indétectable directement par les autres organismes.

Tableau 1 - Définition des différents types d'informations. (D'après Wagner et Danchin 2010; Schmidt et al. 2010)

3.2 La transmission des informations

Une information personnelle ou privée (même s'il s'agit d'un état interne de l'individu) peut devenir publique indirectement. La perception d'une information privée (connaissance de son état, faim, fatigue... ou apprentissage par processus d'essai erreur), peut entraîner une altération du comportement de l'individu. Ce changement d'attitude peut être perçu et interprété par les autres individus comme l'explique Seppänen (2007) dans son schéma de transmission de l'information ([Figure 4](#)), l'information est alors publique et constitue un indice social produit par inadvertance.

Dans l'exemple de transmission proposé dans la [figure 4](#), le premier individu acquiert une information personnelle directement par l'observation de l'environnement abiotique. L'individu 2 utilise l'information sociale produite par inadvertance par l'individu 1 (indice social) par l'observation de son comportement ou de la conséquence de son comportement. L'observation d'un individu installé à un endroit précis, peut être gage de

INTRODUCTION GENERALE

qualité de l'emplacement pour l'abondance de nourriture ou l'absence de prédateur ou encore pour la qualité de l'habitat pour la reproduction. Le succès reproducteur, lui peut être la conséquence observable par les individus (comme c'est le cas pour l'individu 3 dans cette illustration), cette information pouvant aussi traduire la qualité d'un environnement (Doligez *et al.* 2003).

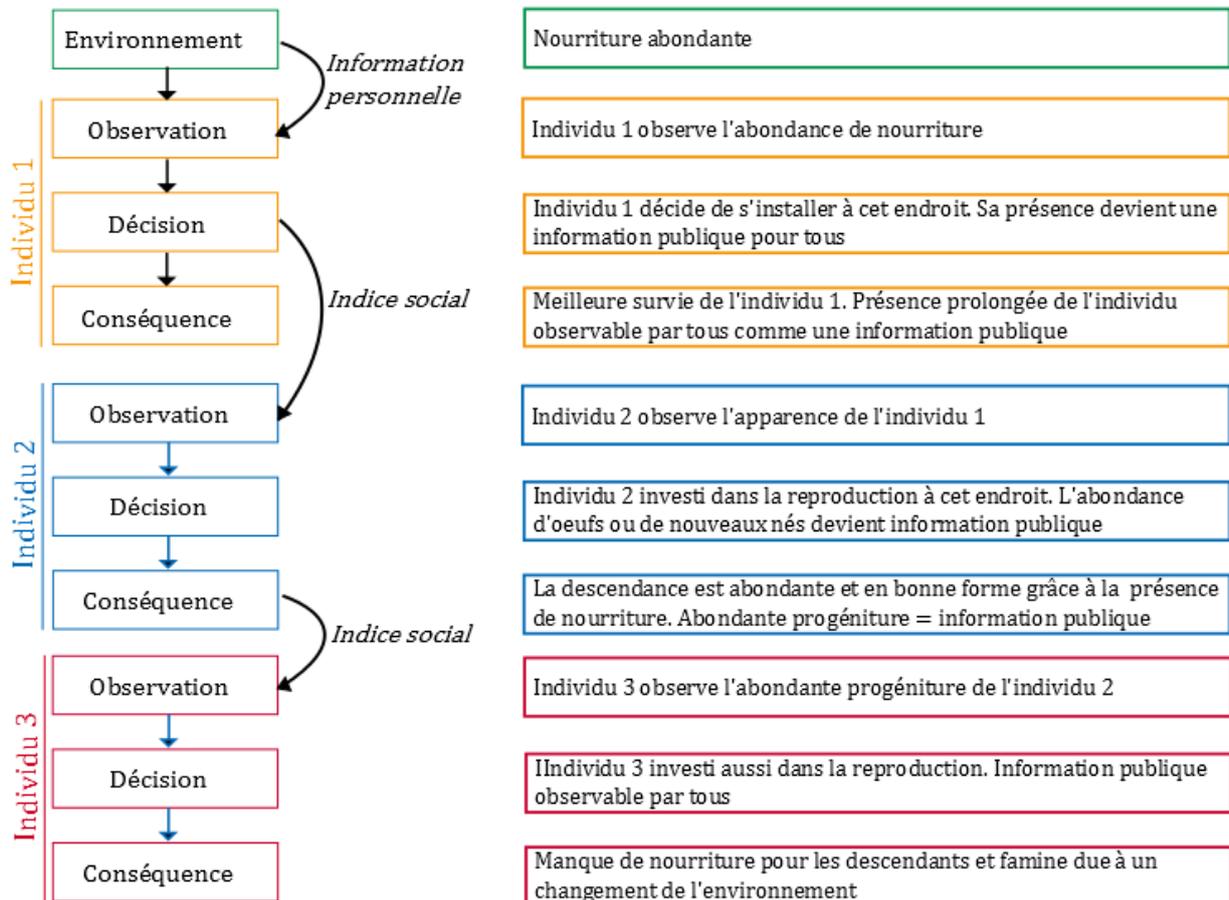


Figure 4 - Représentation schématique de 3 séquences d'informations liées. Adapté du schéma de Seppänen *et al.* (2007)

3.3 L'équilibre entre utilisation de l'information personnelle *versus* sociale

Comme énoncé précédemment, l'acquisition d'informations par le biais d'autres individus (information sociale) peut réduire les coûts associés à l'apprentissage par essai-erreur de l'information personnelle (Kendal *et al.* 2005). L'information sociale permet aux individus naïfs d'acquérir rapidement des informations pertinentes sur de nombreux éléments indispensables à leur survie : où et quoi manger (Galef et Giraldeau 2001), avec qui s'accoupler (White 2004) ou encore qui éviter (Griffin 2004). L'acquisition de ces

INTRODUCTION GENERALE

informations sociales confère inévitablement un bénéfice à l'individu puisqu'il réduit ainsi ses coûts liés à l'apprentissage, la recherche d'un habitat, ou à l'échantillonnage de différentes sources de nourriture, ou encore liés à l'apprentissage pour échapper aux prédateurs.

Cependant, il faut être prudent quant à l'utilisation de l'information sociale car elle ne garantit pas le succès de la décision comportementale. Même si elle reflète l'état des ressources à un moment donné et dans un espace déterminé, l'environnement peut être variable et l'information peut s'avérer fautive si elle est utilisée dans un laps de temps trop éloigné ou à distance physique de l'observation. L'information sociale peut alors devenir très coûteuse comme le cas présenté pour l'individu 3 dans l'illustration ([Figure 4](#)) qui investit dans la reproduction suite à l'observation de la progéniture abondante de l'individu 2 alors que la nourriture peut être limitée dans le temps et dans l'espace. La décision de l'individu est optimale par rapport à cette information dans un contexte bien précis et devient sous-optimale lorsque la conséquence intervient à distance temporelle ou physique de l'observation initiale. Lorsque les individus utilisent les décisions comportementales de leurs congénères comme information plutôt que les indices qui ont conduit à ces décisions, il en découle une perte de la qualité de l'information qui peut entraîner des comportements sous-optimaux (Giraldeau *et al.* 2002; Seppänen *et al.* 2007).

Les individus doivent trouver un compromis entre l'acquisition coûteuse mais relativement sûre d'informations personnelles et l'utilisation moins coûteuse mais potentiellement moins fiable d'informations sociales.

Certaines études montrent que dans un contexte de recherche de nourriture et de choix de partenaires, les individus s'appuient de préférence sur les informations personnellement acquises, mais acquièrent et utilisent les informations sociales lorsque l'apprentissage personnel devient coûteux ou les laissent incertains sur le comportement à adopter (Kendal *et al.* 2005). Dans cette étude, les individus semblent ignorer les informations sociales lorsque leur expérience personnelle est pertinente. Cependant, lorsque les coûts d'acquisition ou d'utilisation de l'information personnelle sont élevés ou que leur information personnelle n'est pas fiable, l'utilisation des informations sociales est favorisée. Il existe donc bien une balance entre utilisation des informations personnelles et sociales et l'équilibre entre l'utilisation de ces deux sources d'informations peut être influencé par différents paramètres environnementaux et

INTRODUCTION GENERALE

sociaux. Il est par exemple plus avantageux d'utiliser l'information sociale lorsqu'elle est apportée par un plus grand nombre d'individus et que la plupart d'entre eux ont acquis l'information de manière personnelle (Giraldeau *et al.* 2002). D'autre part, on s'attend à ce que l'utilisation des informations sociales confère un avantage sélectif aux individus dans un environnement variable et incertain où l'acquisition d'information personnelle fiable devient plus coûteuse et risquée. On suppose alors que l'équilibre entre l'utilisation des informations personnelles et sociales peut être soumis à la sélection naturelle (Sokolowski 2001). Les gènes qui favorisent les interactions entre les individus pourraient influencer leur aptitude à percevoir ou leur sensibilité à l'information sociale. Si l'utilisation des informations personnelles et sociales est relativement bien documentée, l'étude des variations génétiques de l'équilibre d'utilisation de ces deux sources d'informations constitue un point de recherche totalement nouveau.

L'examen des variations génétiques de compromis entre l'utilisation des informations personnelles et sociales peut contribuer à une meilleure compréhension de l'évolution des comportements dans le règne animal d'autant plus que l'utilisation des informations sociales est un pas important vers une évolution culturelle.

4 Objectifs de la thèse

Cette thèse s'inscrit dans les grandes thématiques de recherches sur les variations et la plasticité des comportements. L'objectif de ce travail est d'apporter de nouveaux éléments de réponse pour améliorer la compréhension des interactions entre les bases génétiques et l'environnement sociale sur les variations des réponses comportementales. Pour répondre à cette grande problématique cette thèse s'intéresse à deux comportements particuliers qui reflètent la socialité des individus : l'étude des variations de l'utilisation des informations personnelles et sociales d'une part et l'étude des variations du comportement d'agrégation d'autre part.

Ce travail de thèse part du constat de la capacité des drosophiles (*Drosophila melanogaster*) à apprendre et utiliser différentes informations personnelles extraites de l'observation de leur environnement physique (Foucaud *et al.* 2010). Le premier objectif de cette étude est de mettre en évidence l'existence d'une balance entre l'utilisation des informations personnelles et sociales en fonction du contexte social dans lequel l'individu se situe. La mise en évidence de ce comportement est réalisée dans un contexte de recherche spatiale dans lequel l'information peut être tirée de l'observation de repères

INTRODUCTION GENERALE

visuels spatiaux (information personnelle) ou par interaction directe ou observation d'autres individus (information sociale). Cette première partie s'articule autour de trois questions principales, (1) les individus sont-ils capables d'apprendre les informations qui leur sont disponibles (2) quelles informations les individus utilisent-ils préférentiellement et (3) comment les variations génétiques et environnementales influencent-elles l'apprentissage et l'utilisation des informations personnelles et sociales ? L'apprentissage des informations est évalué au cours d'un processus de dix répétitions d'une tâche de localisation d'une zone optimale invisible. L'utilisation de l'une ou l'autre source d'informations est évaluée à la suite du processus d'apprentissage par une perturbation des informations disponibles lors d'une phase de test. Si de nombreuses études se sont intéressées aux coûts et bénéfices de l'utilisation des informations personnelles et sociales, les bases génétiques et les interactions entre génétique et environnement social sur ce comportement restent encore peu documentées. Grâce à l'utilisation de deux lignées de drosophiles (Rover/Sitter), cette étude permet de déterminer les influences des variations génétiques sur les capacités d'apprentissage et d'utilisation des informations personnelles et sociales. Les effets de facilitation sociale sur ces comportements sont évalués grâce à la variation de la taille du groupe constitué de façon homogène d'individus exclusivement Rover ou Sitter. La combinaison de ces deux facteurs permet de mettre en évidence les interactions entre les variations génétiques et l'environnement social sur les comportements des individus.

La deuxième partie de ce travail de recherche s'intéresse à la mise en évidence du comportement d'agrégation chez la drosophile et à l'étude des variations de ce comportement. On cherche à mesurer l'influence de l'environnement social et des variations génétiques sur le comportement d'agrégation des individus afin de mieux comprendre les mécanismes mis en jeu. La mise en évidence de l'agrégation chez la drosophile a été réalisée grâce à un protocole expérimental présentant un choix entre 2 zones refuges. Le comportement d'agrégation a été évalué par un « score d'agrégation » prenant en compte le nombre d'individus regroupés sur chaque zone. Outre la mise en évidence d'un comportement d'agrégation chez une espèce considérée non sociale, cette étude cherche à déterminer l'importance de la composition du groupe sur la formation des agrégats prenant en compte à la fois le nombre d'individus présents mais aussi la variation génétique de ces individus. La composition du groupe est susceptible d'altérer les interactions entre les individus et d'entraîner des modifications du comportement collectif. L'importance de la composition génétique du groupe est déterminée par l'étude

INTRODUCTION GENERALE

des stratégies d'agrégation des individus dans des groupes homogènes d'individus Rover ou Sitter et des groupes mixtes dont les proportions d'individus Rover et Sitter varient.

Le troisième volet de ce travail de recherches constitue une première approche pour étudier la variation des interactions interindividuelles et de l'organisation sociale des groupes de drosophiles à une autre échelle, celle de la population. En comparant le comportement de groupes de drosophiles issues de 12 populations différentes de l'espèce *Drosophila melanogaster*, on a cherché à mettre en évidence une variation des comportements sociaux inter-populations permettant d'ouvrir de nombreuses perspectives d'études.

L'originalité de ce travail consiste à étudier des comportements sociaux tels que l'utilisation des informations sociales et l'agrégation, chez une espèce non-sociale qui ne témoigne pas de comportement de vie en groupes stables et dont les agrégats se forment de manière éphémère. Cependant ces deux types de comportements sont considérés comme une étape obligatoire pour l'évolution vers plus de coopération et de communication entre les individus. L'utilisation des informations sociales peut favoriser les regroupements d'individus et inversement, l'agrégation peut engendrer davantage d'interactions entre les individus et par conséquent favoriser l'apprentissage et l'utilisation des informations sociales. L'étude des variations génétiques et environnementales de ces deux comportements chez une espèce non-sociale est un point important pour appréhender le rôle de ces comportements dans l'écologie de l'espèce et pour la compréhension de l'évolution des comportements sociaux.

5 Protocole expérimental

5.1 Dispositif expérimental : le Heat Maze

Au cours de ce travail de thèse, la majorité des expériences se sont déroulées sur un même dispositif expérimental appelé le Heat Maze ([Figure 5](#)). Afin de limiter les répétitions, la description détaillée du Heat Maze sera faite dans cette partie. Seuls les protocoles expérimentaux variables pour chaque expérience seront précisés dans la suite du texte.

Le Heat Maze est un dispositif développé il y a peu pour étudier l'apprentissage spatial chez les invertébrés et plus précisément chez la drosophile (Foucaud *et al.* 2010). Ce dispositif permet aux drosophiles de se déplacer librement au sol et d'apprendre

INTRODUCTION GENERALE

certaines informations dans un espace en deux dimensions dans lequel les indices peuvent être manipulés et où les stratégies de recherches peuvent être analysées.

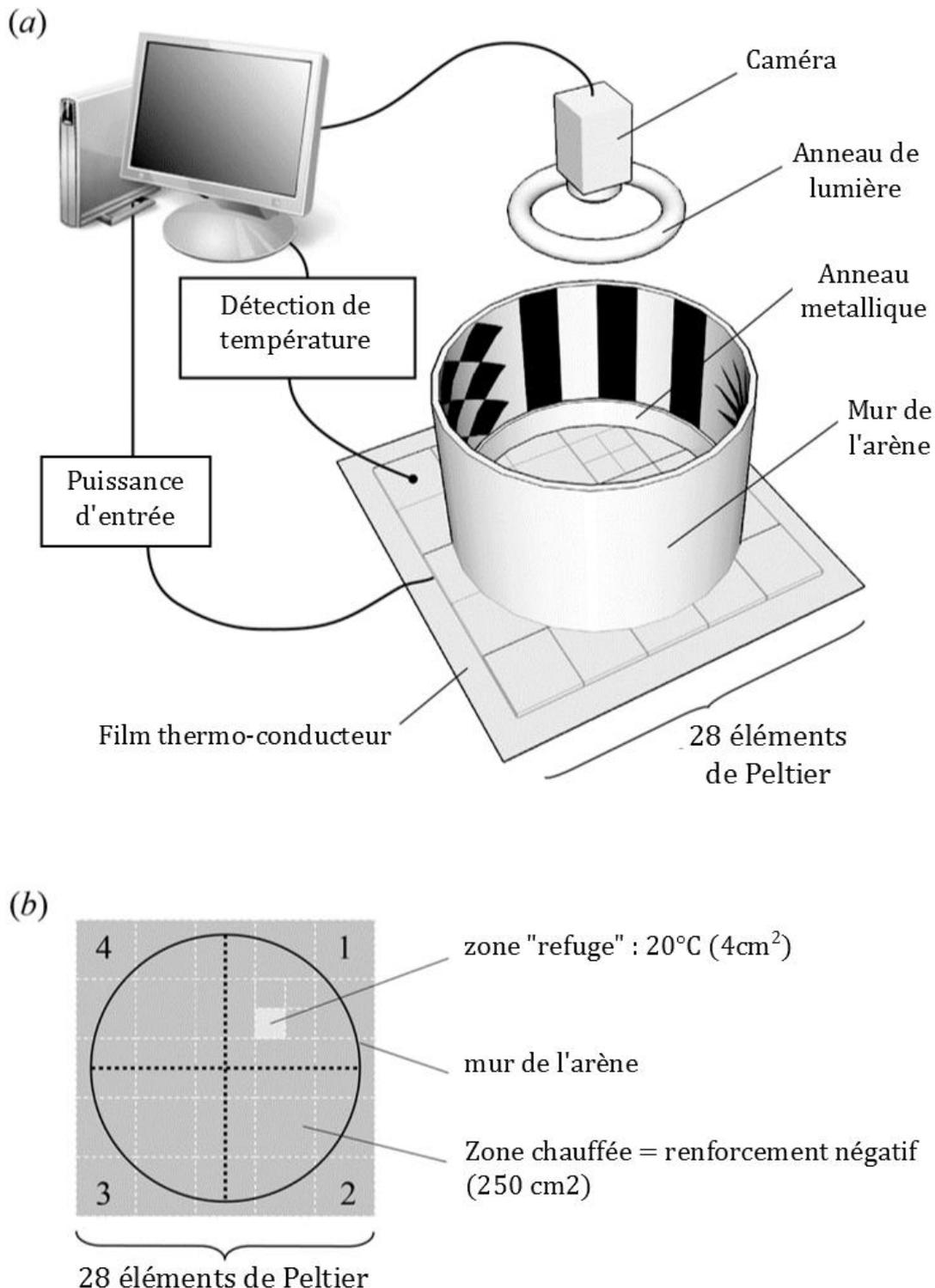


Figure 5 - Schéma du dispositif d'apprentissage spatial, le Heat Maze et du design expérimental. (a) Représentation schématique du Heat Maze. Le sol est constitué de 31 éléments de peltiers recouverts d'un film thermo conducteur uniforme. La température de chaque peltier est contrôlée et maintenue individuellement avec une précision de 1°C. Les trajectoires des drosophiles sont filmées grâce à une webcam. (b) Renforcement par la chaleur dans l'arène.

INTRODUCTION GENERALE

Le Heat Maze est basé sur le très populaire dispositif de la piscine de Morris, utilisé pour l'étude de l'apprentissage chez les rongeurs (Morris 1984). Si dans la piscine de Morris le renforcement négatif est l'eau, ici on utilise la chaleur. Le Heat Maze est constitué d'une arène de 18 cm de diamètre entourée à la base d'un anneau métallique de 5 cm de hauteur ([Figure 5a](#)). Deux solutions sont employées pour empêcher les drosophiles de sortir de l'arène. Dans les premières expériences, l'anneau métallique est recouvert d'une fine couche de talc, solution obtenue après mélange de talc et d'alcool qui rend la surface très glissante pour les drosophiles. Par la suite le dispositif a été amélioré et à la place de la couverture de talc, l'anneau métallique est chauffé à 60°C par un fil chauffant. Les drosophiles étant sensibles à la chaleur, la forte température de l'anneau les empêche de monter dessus. Le mur de l'arène au-dessus de cet anneau métallique est constitué d'une feuille de papier blanc sur lequel des repères spatiaux visuels peuvent être disposés. Ces repères spatiaux correspondent à quatre formes géométriques différentes (losanges, étoile, lignes verticales et lignes horizontales).

Dans ce dispositif, l'objectif de l'individu est de retrouver une zone dite « refuge » sur le sol de l'arène chauffé (renforcement négatif). Afin de contrôler la température du sol, l'arène est constituée de 31 éléments de Peltier organisés en quadrillage de 5 par 5 (23 Peltier mesurent 4x4 cm et 8 autres 2x2 cm ; [Figure 5b](#)). La température de surface de chaque élément de Peltier est directement reliée à un boîtier d'alimentation électrique lui-même relié à un ordinateur de contrôle, assurant une précision de moins de 1°C. 31 éléments de Peltier sont fixés à 37°C, température non létale pour les drosophiles, mais suffisante pour exercer un renforcement négatif comme le montre une précédente étude utilisant le dispositif de *Heat Box* (Diegelmann *et al.* 2006). Le dernier élément de Peltier (de 2x2 cm) correspond à la zone « refuge » (équivalent de la plateforme dans la piscine de Morris), et sa température optimale est de 23°C. De cette manière, l'arène de 18 cm de diamètre est constituée d'une large zone instable pour les drosophiles à 37°C, de 250 cm² approximativement et d'une petite zone « refuge » à 23°C de 4cm² ([Figure 5](#)).

L'ensemble de ces éléments de Peltier est recouvert d'un film plastique uniforme et thermo conducteur. Cette surface peut être facilement nettoyée afin de supprimer toute trace ou odeur laissées par de précédentes expériences. Elle permet aussi de limiter le gradient de température entre la zone froide et le reste de l'arène et d'empêcher toute distinction visuelle ou de texture de la zone froide. L'ensemble du dispositif Heat Maze est placé à l'intérieur d'une grande boîte en bois (60 x 60 x 60 cm) pour empêcher les drosophiles d'utiliser des repères visuels autre que ceux prévus pour l'expérience. Une

INTRODUCTION GENERALE

fois la boîte fermée, seul un anneau de lumière homogène placé au-dessus du dispositif éclaire l'arène, le reste est placé dans l'obscurité. La température ambiante à l'intérieur de la boîte est maintenue à 30°C ±1°C.

Afin de suivre la trajectoire et l'activité des drosophiles tout au long de l'expérience, une webcam est placée au-dessus de l'arène ([Figure 5a](#)). L'ensemble des films est analysé par des logiciels de vidéo-tracking Ethovision XT8 (Noldus, Wageningen, Netherlands).

5.2 Les lignées utilisées et la gestion de l'élevage

Dans cette étude, nous avons utilisé deux lignées de *Drosophila melanogaster* : Rover (*for^R*) et Sitter (*for^S*), variants alléliques du gène *foraging* fournies par M.B. Sokolowski. Les drosophiles sont élevées en groupe dans des tubes contenant un milieu nutritif axénique standard dans une salle maintenue à température constante de 21°C et avec une alternance jour/nuit de 12h/12h. Pour limiter tout biais dû au sexe, seules les femelles de 6 ou 7 jours sont testées au cours de ces expériences. Plus grosses que les mâles, elles sont plus faciles à manipuler et plus visibles sur les films à analyser. Afin d'empêcher les individus de s'échapper du dispositif au cours de l'expérience, les ailes des femelles anesthésiées dans la glace, sont coupées 24 heures au moins avant l'expérience. Après cette préparation, les drosophiles sont maintenues en groupe de 10 à 20 individus dans les tubes avec le milieu nutritif.

Références

- Adams, Mark D., Susan E. Celniker, Robert A. Holt, Cheryl A. Evans, Jeannine D. Gocayne, Peter G. Amanatides, Steven E. Scherer, et al. 2000. « The Genome Sequence of *Drosophila Melanogaster* ». *Science* 287 (5461): 2185-95.
- Baird, Troy A., Clifford H. Ryer, et Bori L. Olla. 1991. « Social Enhancement of Foraging on an Ephemeral Food Source in Juvenile Walleye Pollock, *Theragra Chalcogramma* ». *Environmental Biology of Fishes* 31 (3): 307-11.
- Battesti M., Moreno C., Joly D., et Mery F. 2012. « Spread of Social Information and Dynamics of Social Transmission within *Drosophila* Groups ». *Current Biology* 22 (4): 309-13.
- Belay AT., Scheiner R., So A. C., Douglas SJ., Chakaborty-Chatterjee M., Levine J., et Sokolowski MB. 2007. « The Foraging Gene of *Drosophila Melanogaster*: Spatial-Expression Analysis and Sucrose Responsiveness ». *The Journal of Comparative Neurology* 504 (5): 570-82.
- Ben-Shahar Y., Leung HT., Pak WL., Sokolowski MB, et Robinson GE. 2003. « cGMP-Dependent Changes in Phototaxis: A Possible Role for the Foraging Gene in Honey Bee Division of Labor ». *Journal of Experimental Biology* 206 (14): 2507-15.
- Ben-Shahar Y., Robichon A., Sokolowski MB, et Robinson GE. 2002. « Influence of Gene Action Across Different Time Scales on Behavior ». *Science* 296 (5568): 741-44.
- Bienvenu OJ., Davydow DS, et Kendler KS. 2011. « Psychiatric 'diseases' versus behavioral disorders and degree of genetic influence ». *Psychological Medicine* 41 (01): 33-40.
- Boesch Christophe. 1991. « Teaching among wild chimpanzees ». *Animal Behaviour* 41 (3): 530-32.
- Bollen E., Puzzo D., Rutten K., Privitera L., De Vry J., Vanmierlo T., Kenis G., et al. 2014. « Improved Long-Term Memory via Enhancing cGMP-PKG Signaling Requires cAMP-PKA Signaling ». *Neuropsychopharmacology*, mai.
- Bouchard TJ. 1994. « Genes, Environment, and Personality ». *Science* 264 (5166): 1700-1701.
- Bouchard TJ., et Loehlin JC. 2001. « Genes, Evolution, and Personality ». *Behavior Genetics* 31 (3): 243-73.
- Brand Ah., et Perrimon N.. 1993. « Targeted Gene-Expression as a Means of Altering Cell Fates and Generating Dominant Phenotypes ». *Development* 118 (2): 401-15.
- Cherry JA., et Davis RL. 1999. « Cyclic AMP Phosphodiesterases Are Localized in Regions of the Mouse Brain Associated with Reinforcement, Movement, and Affect ». *The Journal of Comparative Neurology* 407 (2): 287-301.
- Clayton DA. 1978. « Socially Facilitated Behavior ». *The Quarterly Review of Biology* 53 (4): 373-92.
- Croney, Candace C., et Newberry RC. 2007. « Group size and cognitive processes ». *Applied Animal Behaviour Science*, Too many, too few: The effects of group size and density in captive animals, 103 (3-4): 215-28.

- Dall SRX., Giraldeau LA., Olsson O., McNamara JM, et Stephens DW. 2005. « Information and Its Use by Animals in Evolutionary Ecology ». *Trends in Ecology & Evolution* 20 (4): 187-93.
- Darwin Charles. 1872. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. D. Appleton.
- Day RL., MacDonald T., Brown C., Laland KN. et Reader SM. 2001. « Interactions between shoal size and conformity in guppy social foraging ». *Animal Behaviour* 62 (5): 917-25.
- Debelle Js., Hilliker AJ. et Sokolowski MB. 1989. « Genetic Localization of Foraging (for) - a Major Gene for Larval Behavior in *Drosophila-Melanogaster* ». *Genetics* 123 (1): 157-63.
- Debelle Js et Sokolowski MB. 1987. « Heredity of Rover Sitter - Alternative Foraging Strategies of *Drosophila-Melanogaster* Larvae ». *Heredity* 59 (août): 73-83.
- Diegelmann S, Zars M., et Zars T. 2006. « Genetic Dissociation of Acquisition and Memory Strength in the Heat-Box Spatial Learning Paradigm in *Drosophila* ». *Learning & Memory* 13 (1): 72-83.
- Doligez, B., Cadet C., Danchin E., et Boulinier T. 2003. « When to Use Public Information for Breeding Habitat Selection? The Role of Environmental Predictability and Density Dependence ». *Animal Behaviour* 66 (novembre): 973-88.
- Dubnau J. et Tully T.. 1998. « GENE DISCOVERY IN DROSOPHILA: New Insights for Learning and Memory ». *Annual Review of Neuroscience* 21 (1): 407-44.
- Engel JE., Xie XJ., Sokolowski MB., et Wu CF.. 2000. « A cGMP-Dependent Protein Kinase Gene, Foraging, Modifies Habituation-like Response Decrement of the Giant Fiber Escape Circuit in *Drosophila* ». *Learning & Memory* 7 (5): 341-52.
- Fitzpatrick MJ., et Sokolowski MB. 2004. « In Search of Food: Exploring the Evolutionary Link Between cGMP-Dependent Protein Kinase (PKG) and Behaviour ». *Integrative and Comparative Biology* 44 (1): 28-36.
- Foucaud J., Burns JG., et Mery F. 2010. « Use of Spatial Information and Search Strategies in a Water Maze Analog in *Drosophila Melanogaster* ». Édité par Troy Zars. *PLoS ONE* 5 (12): e15231.
- Fujiwara M., Sengupta P., et McIntire SL. 2002. « Regulation of Body Size and Behavioral State of *C. elegans* by Sensory Perception and the EGL-4 cGMP-Dependent Protein Kinase ». *Neuron* 36 (6): 1091-1102.
- Galef BG., et Giraldeau LA.. 2001. « Social Influences on Foraging in Vertebrates: Causal Mechanisms and Adaptive Functions ». *Animal Behaviour* 61 (janvier): 3-15.
- Garabagi F, French BW., Schaafsma AW., et Pauls KP. 2008. « Increased Expression of a cGMP-Dependent Protein Kinase in Rotation-Adapted Western Corn Rootworm (*Diabrotica Virgifera Virgifera* L.) ». *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 38 (7): 697-704..
- Giraldeau LA., Valone TJ., et Templeton JJ.. 2002. « Potential Disadvantages of Using Socially Acquired Information ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 357 (1427): 1559-66.
- Girbovan C., et Plamondon H. 2013. « Environmental Enrichment in Female Rodents: Considerations in the Effects on Behavior and Biochemical Markers ». *Behavioural Brain Research* 253 (septembre): 178-90.

- Grand TC. et Dill LM. 1999. « The effect of group size on the foraging behaviour of juvenile coho salmon: reduction of predation risk or increased competition? ». *Animal Behaviour* 58 (2): 443-51.
- Greenspan RJ. et Ferveur JF.. 2000. « Courtship in *Drosophila* ». *Annual Review of Genetics* 34 (1): 205-32.
- Griffin A S. 2004. « Social Learning about Predators: A Review and Prospectus ». *Learning & Behavior* 32 (1): 131-40.
- Hamilton W D. 1971. « Geometry for the selfish herd ». *Journal of Theoretical Biology* 31 (2): 295-311.
- Heisenberg M., Heusipp M., et Wanke C. 1995. « Structural Plasticity in the *Drosophila* Brain ». *The Journal of Neuroscience* 15 (3): 1951-60.
- Ingram KK., Oefner P., et Gordon DM. 2005. « Task-Specific Expression of the Foraging Gene in Harvester Ants ». *Molecular Ecology* 14 (3): 813-18.
- Jasny BR., Kelner KL., et Pennisi E. 2008. « From Genes to Social Behavior ». *Science* 322 (5903): 891-891.
- Kaun KR., Chakaborty-Chatterjee M. et Sokolowski MB. 2008. « Natural Variation in Plasticity of Glucose Homeostasis and Food Intake ». *Journal of Experimental Biology* 211 (19): 3160-66.
- Kaun KR. et Sokolowski MB. 2009. « cGMP-Dependent Protein Kinase: Linking Foraging to Energy Homeostasis ». *Genome* 52 (1): 1-7.
- Keiser CN. et Pruitt JN. 2014. « Personality Composition Is More Important than Group Size in Determining Collective Foraging Behaviour in the Wild ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 281 (1796): 20141424.
- Kendal RL., Coolen I., van Bergen Y., et Laland KN. 2005. « Trade-Offs in the Adaptive Use of Social and Asocial Learning ». In *Advances in the Study of Behavior*, édité par Charles T. Snowdon, Timothy J. Roper, H. Jane Brockmann, and Marc Naguib Peter J. B. Slater, 35:333-79. Academic Press.
- Kendal RL. 2005. « Trade-Offs in the Adaptive Use of Social and Asocial Learning ». In *Advances in the Study of Behavior*, édité par Charles T. Snowdon, Timothy J. Roper, H. Jane Brockmann, and Marc Naguib Peter J. B. Slater, 35:333-79. Academic Press.
- Krause J. et Ruxton GD. 2002. *Living in Groups*. OUP Oxford.
- Kuntz S., Poeck B., Sokolowski MB., et Strauss R.. 2012. « The Visual Orientation Memory of *Drosophila* Requires Foraging (PKG) Upstream of Ignorant (RSK2) in Ring Neurons of the Central Complex ». *Learning & Memory* 19 (8): 337-40.
- Kurvers RH., Adamczyk VM, van Wieren SE., et Prins HHT. 2010. « The Effect of Boldness on Decision-Making in Barnacle Geese Is Group-Size-Dependent ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, décembre, rspb20102266.
- Landis S. et Insel TR. 2008. « The “Neuro” in Neurogenetics ». *Science* 322 (5903): 821-821.
- Lima AP., Silva K., Padovan CM., Almeida SS., et Fukuda MTH. 2014. « Memory, Learning, and Participation of the Cholinergic System in Young Rats Exposed to Environmental Enrichment ». *Behavioural Brain Research* 259 : 247-52.

- Lima SL. et Dill LM. 1990. « Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus ». *Canadian Journal of Zoology* 68 (4): 619-40.
- Magurran AE. et Bendelow JA. 1990. « Conflict and Co-Operation in White Cloud Mountain Minnow Schools ». *Journal of Fish Biology* 37 (1): 77-83.
- Markus Hazel. 1978. « The effect of mere presence on social facilitation: An unobtrusive test ». *Journal of Experimental Social Psychology* 14 (4): 389-97.
- Mason JR., et Russell F. Reidinger Jr. 1981. « Effects of Social Facilitation and Observational Learning on Feeding Behavior of the Red-Winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*) ». *The Auk* 98 (4): 778-84.
- Mery F. 2007. « Aging and its differential effects on consolidated memory forms in *Drosophila* ». *Experimental Gerontology*, Proceedings of the eighth international symposium on the neurobiology and neuroendocrinology of aging, 42 (1-2): 99-101.
- Mery F., Belay AT., So AKC., Sokolowski MB., et Kawecki TJ. 2007. « Natural Polymorphism Affecting Learning and Memory in *Drosophila* ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (32): 13051-55.
- Mery F., Pont J., Preat T., et Kawecki TJ.. 2007. « Experimental Evolution of Olfactory Memory in *Drosophila Melanogaster* ». *Physiological and Biochemical Zoology* 80 (4): 399-405.
- Miller R., Schiestl M., Whiten A., Schwab C., et Bugnyar T. 2014. « Tolerance and Social Facilitation in the Foraging Behaviour of Free-Ranging Crows (*Corvus Corone Corone*; *C. C. Cornix*) ». *Ethology* 120 (12): 1248-55.
- Modlmeier AP., Keiser CN., Shearer TA., et Pruitt JN.. 2014. « Species-Specific Influence of Group Composition on Collective Behaviors in Ants ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68 (12): 1929-37.
- Morris Richard. 1984. « Developments of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat ». *Journal of Neuroscience Methods* 11 (1): 47-60.
- Osborne KA., Robichon A., Burgess E., Butland S., Shaw RA., Coulthard A., Pereira HS., Greenspan RJ., et Sokolowski MB. 1997. « Natural Behavior Polymorphism Due to a cGMP-Dependent Protein Kinase of *Drosophila* ». *Science* 277 (5327): 834-36.
- Pattison KF., Laude JR., et Zental TR. 2013. « Environmental Enrichment Affects Suboptimal, Risky, Gambling-like Choice by Pigeons ». *Animal Cognition* 16 (3): 429-34.
- Pereira HS., et Sokolowski MB. 1993. « Mutations in the Larval Foraging Gene Affect Adult Locomotory Behavior after Feeding in *Drosophila Melanogaster* ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90 (11): 5044-46.
- Prokopy RJ. et Duan JJ. 1998. « Socially Facilitated Egg-laying Behavior in Mediterranean Fruit Flies ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42 (2): 117-22.
- Reaume CJ. et Sokolowski MB. 2009. « cGMP-Dependent Protein Kinase as a Modifier of Behaviour ». *Handbook of Experimental Pharmacology*, n° 191: 423-43.
- Reaume C. et Sokolowski MB. 2011. « Conservation of Gene Function in Behaviour ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 366 (1574): 2100-2110.

- Rees Paul A. 2004. « Some Preliminary Evidence of the Social Facilitation of Mounting Behavior in a Juvenile Bull Asian Elephant (*Elephas Maximus*) ». *Journal of Applied Animal Welfare Science: JAAWS* 7 (1): 49-58.
- Robinson GE., Fernald RD., et Clayton DF. 2008. « Genes and Social Behavior ». *Science* 322 (5903): 896-900.
- Ruizdubreuil G., Burnet B., et Connolly K. 1994. « Behavioral-Correlates of Selection for Oviposition by *Drosophila-Melanogaster* Females in a Patchy Environment ». *Heredity* 73 (juillet): 103-10.
- Ryner LC., Goodwin SF., Castrillon DH., Anand A., Vilella A., Baker BS., Hall JC., Taylor BJ., et Wasserman SA. 1996. « Control of Male Sexual Behavior and Sexual Orientation in *Drosophila* by the fruitless Gene ». *Cell* 87 (6): 1079-89.
- Schafer William R. 2002. « PKG and the Neural Basis for Behavioral Phenotypes ». *Neuron* 36 (6): 991-93.
- Schmidt KA., Dall SRX., et Van Gils JA. 2010. « The Ecology of Information: An Overview on the Ecological Significance of Making Informed Decisions ». *Oikos* 119 (2): 304-16.
- Seppänen JT., Forsman JT., Mönkkönen M., et Thomson RL. 2007. « Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics ». *Ecology* 88 (7): 1622-33.
- Smith W. John. 1980. *THE BEHAVIOR OF COMMUNICATING*. Harvard University Press.
- Sokolowski MB. 1998. « Genes for Normal Behavioral Variation: Recent Clues from Flies and Worms ». *Neuron* 21 (3): 463-66.
- Sokolowski M.B. 2001. « *Drosophila*: Genetics Meets Behaviour ». *Nature Reviews Genetics* 2 (11): 879-90.
- Sokolowski MB., Pereira HS. et Hughes K. 1997. « Evolution of Foraging Behavior in *Drosophila* by Density-Dependent Selection ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94 (14): 7373-77.
- Sokolowski, M.B. 1980. « Foraging Strategies of *Drosophila-Melanogaster* - a Chromosomal Analysis ». *Behavior Genetics* 10 (3): 291-302.
- Sokolowski, M.B, Bauer SJ., Waiping V., Rodriguez L., Wong J. et Kent C. 1986. « Ecological Genetics and Behavior of *Drosophila-Melanogaster* Larvae in Nature ». *Animal Behaviour* 34 (avril): 403-8.
- Sokolowski MB et Riedl CAL. 1999. « Chapter 3.3.2 Behavior-genetic and molecular analysis of naturally occurring variation in *Drosophila* larval foraging behavior ». *Techniques in The Behavioral and Neural Sciences* 13: 496-511.
- Valone Thomas J. 1989. « Group Foraging, Public Information, and Patch Estimation ». *Oikos* 56 (3): 357-63.
- Van Praag H., Kempermann G., et Gage FH. 2000. « Neural Consequences of Environmental Enrichment ». *Nature Reviews. Neuroscience* 1 (3): 191-98.
- Waddell S. et Quinn WG. 2001. « Flies, Genes, and Learning ». *Annual Review of Neuroscience* 24: 1283-1309.

- Waddell S et Quinn W.G. 2001. « What Can We Teach *Drosophila*? What Can They Teach Us? ». *Trends in Genetics* 17 (12): 719-26.
- Wagner RH. et Danchin E.. 2010. « A Taxonomy of Biological Information ». *Oikos* 119 (2): 203-9.
- Wang J., Ross KG. et Keller L. 2008. « Genome-Wide Expression Patterns and the Genetic Architecture of a Fundamental Social Trait ». *PLoS Genet* 4 (7): e1000127.
- Webster MM. et Hart PJ. 2006. « Subhabitat Selection by Foraging Threespine Stickleback (*Gasterosteus Aculeatus*): Previous Experience and Social Conformity ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60 (1): 77-86.
- White DJ. 2004. « Influences of Social Learning on Mate-Choice Decisions ». *Learning & Behavior* 32 (1): 105-13.
- Yamamoto D, Jallon JM. et Komatsu A. 1997. « Genetic Dissection of Sexual Behavior in *Drosophila Melanogaster* ». *Annual Review of Entomology* 42 (1): 551-85.
- Zajonc Robert B. 1965. « Social Facilitation ». *Science* 149 (3681): 269-74.
- Zajonc Robert B. et Sales SM. 1966. « Social Facilitation of Dominant and Subordinate Responses ». *Journal of Experimental Social Psychology* 2 (2): 160-68.
- Zhang D., Cheng L., Qian Y., Alliey-Rodriguez N., Kelsoe JR., Greenwood T., Nievergelt C., et al. 2008. « Singleton Deletions throughout the Genome Increase Risk of Bipolar Disorder ». *Molecular Psychiatry* 14 (4): 376-80.
- Zhong Y. et Wu CF. 1991. « Altered Synaptic Plasticity in *Drosophila* Memory Mutants with a Defective Cyclic AMP Cascade ». *Science* 251 (4990): 198-201.

• CHAPITRE 1 •

Utilisation des informations
personnelles et sociales dans un
contexte de recherche spatiale :
plasticité et variations génétiques

Résumé

La capacité d'utilisation des informations de l'environnement peut fortement réduire les coûts éventuels (temps, énergie, risques) liés à la recherche de nourriture, d'habitat, de partenaire ou à l'évitement des dangers. Mais elle peut aussi permettre le développement de nouveaux comportements et l'accès à de nouvelles ressources favorisant l'augmentation de la valeur sélective des individus.

Ce premier chapitre étudie l'effet des interactions entre un polymorphisme génétique naturel (gène *foraging*) et l'environnement social sur l'utilisation des informations dans un contexte de recherche spatiale chez *Drosophila melanogaster*.

Les individus peuvent utiliser 2 sources principales d'informations : personnelles ou sociales. L'information personnelle est apportée par des repères spatiaux disposés autour du dispositif *Heat Maze*. Qu'ils soient de phénotype Rover ou Sitter (variants alléliques du gène *foraging*), les individus testés sont tous capables d'apprendre et d'utiliser cette source d'information pour retrouver la zone cible.

Lorsqu'ils sont testés en groupe, les individus ont accès aux 2 sources d'information, l'information sociale étant conférée par l'observation des autres individus présents. Les individus de phénotypes Rover utilisent alors principalement l'information personnelle alors que les individus Sitter utilisent davantage l'information sociale. L'amélioration des performances des individus Rover et Sitter pour apprendre et utiliser les informations lorsque la taille du groupe augmente témoigne d'une facilitation sociale de la recherche et de l'apprentissage en groupe.

Ces résultats montrent une interaction entre le polymorphisme génétique et l'environnement social sur la variation d'utilisation des informations personnelles et sociales. Ils témoignent de l'importance de la prise en compte des facteurs génétiques pour l'étude des comportements et de la plasticité des réponses comportementales en fonction des variations environnementales.

1 Introduction

L'apprentissage, défini comme la modification du comportement par expérience, est un processus adaptatif très largement répandu dans le règne animal. Il permet aux individus de faire face aux hétérogénéités environnementales temporelles et spatiales (Papaj et Lewis 1993). La part génétique de la variation des capacités d'apprentissage constitue un thème de recherche très important. Les facteurs environnementaux peuvent influencer le processus d'apprentissage et notamment le contexte social dans lequel l'individu acquiert la mémoire qui peut influencer significativement les performances d'apprentissage (Hoppitt et Laland 2008; Chabaud *et al.* 2009). Les interactions sociales avec d'autres individus (de la même espèce ou non) peuvent constituer une source d'informations importante au cours du processus d'apprentissage.

Comment les facteurs génétiques et l'environnement social interagissent pour influencer l'apprentissage et l'utilisation des informations est une question encore très peu étudiée actuellement (Robinson *et al.* 2008; Sokolowski 2010). Nous savons effectivement très peu de choses concernant les effets de la variation génétique sur l'utilisation des informations personnelles et sociales. Une hypothèse plausible suggère que les gènes favorisant les interactions sociales ou la vie en groupe pourraient influencer la balance entre l'utilisation des informations personnelles et sociales lors de l'apprentissage ou de l'utilisation de la mémoire. Une augmentation du nombre et de la diversité des interactions sociales pourrait constituer la base de la sélection de l'utilisation de l'information sociale.

Dans la présente étude, nous utilisons les deux lignées Rover et Sitter issues du polymorphisme génétique du gène *foraging* chez l'espèce *Drosophila melanogaster* pour étudier l'influence des facteurs génétiques sur le processus d'apprentissage spatial. Ce travail s'intéresse également aux effets des variations des conditions environnementales par l'étude des effets de la taille du groupe qui peut influencer les capacités de recherche d'une ressource et d'apprentissage des informations.

Plus précisément, on s'intéresse aux effets des interactions entre les variations génétiques et l'environnement social sur l'équilibre entre utilisation des informations personnelles et sociales. La présence de congénères peut être source de coûts et bénéfiques pour l'individu (Jens Krause et Ruxton 2002) et peut influencer ses choix (Hoare *et al.* 2004). Des travaux théoriques sur l'étude de la prise de décisions montrent que les

CHAPITRE 1

décisions basées sur l'utilisation d'informations sociales prises au sein d'un groupe peuvent être plus précises que les décisions basées sur une information apportée par un unique individu (Simons 2004). Ces conclusions suggèrent donc que la source d'information et plus précisément le nombre d'informateurs pourraient avoir un effet sur la balance d'utilisation des informations personnelles et sociales. Notre hypothèse est que la variation de la taille du groupe (source de l'information sociale) pourrait influencer différemment l'équilibre d'utilisation des informations personnelles et sociales chez les individus Rover et Sitter.

Pour tester une possible interaction entre le polymorphisme du gène *foraging* et l'environnement social dans un contexte d'apprentissage, nous utilisons le dispositif d'apprentissage spatial Heat Maze présenté dans l'introduction de ce travail.

Des études précédentes ont montré que les performances d'une drosophile seule (Foucaud *et al.* 2010) ou en groupe (Ofstad *et al.* 2011) pour trouver la zone refuge augmente au cours des passages répétés dans l'arène et que les drosophiles sont capables d'utiliser les repères spatiaux tels que les repères géométriques visuels pour localiser sa position. Afin de déterminer l'effet de l'environnement social sur les variants génétiques, nous étudions la balance d'utilisation des informations personnelles *versus* sociales chez les individus Rover et Sitter en manipulant les informations auxquelles ils ont accès.

L'analyse des stratégies de recherche et des parcours effectués par les individus apporte de nouveaux éléments pour comprendre l'évolution et la variation de la recherche spatiale au cours du processus d'apprentissage. Différentes stratégies de recherche ont été décrites par Wolfer et Lipp (Wolfer *et al.* 2001; Lipp et Wolfer 1998) et reprises dans plusieurs études depuis (Janus 2004; Garthe *et al.* 2009). Une récente étude a notamment révélé la présence de telles stratégies de recherche au cours d'un processus d'apprentissage spatial chez la drosophile (Foucaud *et al.* 2010). On cherche ici à savoir s'il existe une variation des stratégies de recherche en fonction du polymorphisme génétique et de l'environnement social des individus (taille du groupe).

2 Matériel et méthodes

2.1 Le protocole expérimental

Dans le dispositif de Heat Maze (détaillé dans l'introduction générale), les drosophiles seules ou en groupes peuvent améliorer leurs performances à localiser rapidement la

CHAPITRE 1

zone « refuge » au cours de plusieurs passages en utilisant l'information personnelle constituée par les repères spatiaux visuels ou l'information sociale apportée par inadvertance par les autres individus (mouvements, positions...).

Dans ces expériences, nous testons des individus Rover et Sitter. Le protocole expérimental s'organise en deux phases : la phase d'apprentissage et la phase de test qui par une manipulation des informations disponibles permet de vérifier quelles informations les drosophiles utilisent préférentiellement.

Pour faciliter la compréhension, les différentes parties du protocole sont expliquées dans la suite du texte.

2.2 Analyses statistiques des données

Dans ces expériences, la performance d'apprentissage, c'est-à-dire la capacité des individus à apprendre et utiliser les informations est évaluée principalement par la mesure du temps mis par les individus suivis pour trouver la zone « refuge ». On parle du temps de latence et on considère que l'individu a trouvé la zone lorsqu'il passe au moins 5 secondes consécutives dessus.

A chaque passage, le chronomètre s'arrête au bout de 5 minutes, que les individus aient trouvé la zone froide ou non. On attribue aux individus qui n'ont pas trouvé la zone « refuge » le temps de latence maximal à savoir 300 secondes.

Nous avons utilisé un modèle de régression de Cox pour déterminer si le nombre de passages (variable continue), l'environnement social (taille du groupe ou seul) et la lignée (Rover ou Sitter) étaient corrélés avec le temps de latence des individus pour rejoindre la zone « refuge ». Cette méthode d'analyse dite analyse de suivi, décrite par Jahn-Eimermacher *et al.* (2011) nous permet en admettant une valeur plafond, d'inclure dans l'analyse les données des individus qui ne trouvent pas la zone froide en tant qu'échecs sans fausser les résultats. Si ces échecs étaient considérés équivalents à un individu qui aurait trouvé la zone « refuge » en un temps maximal (comme ce serait le cas pour une ANOVA), les résultats de l'analyse pourraient être biaisés de même que les calculs des moyennes et écart-types. De plus, le modèle de régression de Cox offre l'avantage de ne pas faire d'hypothèses sur la distribution des données (Therneau et Grambsch 2000). La seule hypothèse du modèle est la proportionnalité des risques entre les passages.

CHAPITRE 1

L'effet d'une variable telle que le polymorphisme génétique, est estimé comme une augmentation (ou une diminution) relative du taux de succès des individus d'un génotype par rapport à un autre pris pour référence, c'est le *Hazard Ratio*. Ce ratio est constant au cours de l'expérience et est ainsi valable pour tous les temps jusqu'à l'arrêt de la manipulation. Ce modèle a été utilisé pour l'ensemble des expériences pour lesquelles certains individus ne trouvaient pas la zone au cours des 5 minutes imparties. Ces analyses prennent en compte les effets de la lignée, du contexte social et du nombre de passages ainsi que les interactions entre ces variables sur le temps de latence. L'ajout d'un effet aléatoire permet de prendre en considération les corrélations de latence intra-individuelle ou de groupe.

Lorsque tous les individus trouvent la zone « refuge » comme c'est le cas lorsque le renforcement négatif par la chaleur est plus élevé, l'absence d'échecs autorise l'utilisation d'un modèle linéaire général en données répétées. L'analyse en données répétées permet de corréliser les observations d'un même individu au cours des différents passages. Les différents passages sont qualifiés de facteur temps. Le modèle linéaire général prend en compte les effets de la lignée et du contexte social sur les variations de latence au cours des différents passages.

L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées principalement avec STATA et SPSS.

3 La phase d'apprentissage

3.1 Protocole expérimental

Le premier objectif de ces expériences est de déterminer si les individus Rover et Sitter diffèrent dans leur capacité à localiser la zone refuge lors de l'apprentissage et d'évaluer l'effet de la présence d'autres congénères sur l'efficacité de cet apprentissage. Les drosophiles sont donc testées seules ou en groupes de différentes tailles.

Pendant la phase d'apprentissage, les drosophiles sont placées 10 fois consécutivement dans l'arène, chaque passage durant 5 minutes. Pendant cette phase, la position des repères spatiaux reste constante ([Figure 6](#)). Les drosophiles peuvent donc améliorer leurs performances pour localiser la zone « refuge » au cours de ces passages en utilisant l'information personnelle conférée par les repères visuels spatiaux et/ou l'information sociale apportée par la localisation et le comportement des autres individus (lorsqu'elles sont en groupe uniquement). Si les individus Rover et Sitter diffèrent dans leur réponse

CHAPITRE 1

aux variations du contexte social dans lequel a lieu l'apprentissage, on s'attend à trouver une triple interaction significative entre les trois facteurs : l'environnement social, la lignée et les passages de la phase d'apprentissage.

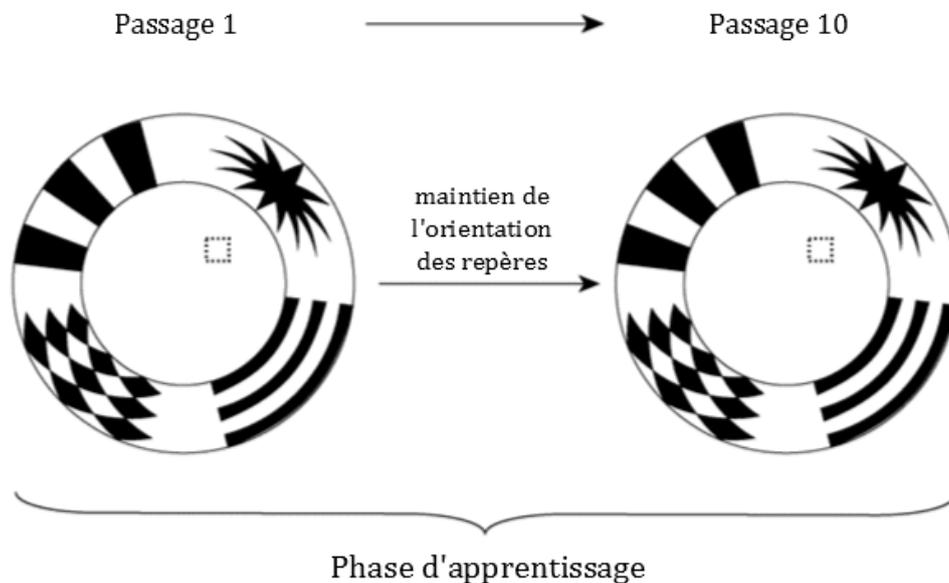


Figure 6 - Schéma du protocole expérimental : la phase d'apprentissage.

Au début de chaque passage, les drosophiles sont lâchées simultanément dans l'un des deux quadrants adjacents à celui contenant la zone « refuge » (quadrant 2 et 4, [Figure 5b p.33](#)). A la fin de chaque passage, toutes les drosophiles sont aspirées par une petite aspiration à l'aide d'un aspirateur à bouche et relâchées immédiatement pour le passage suivant. Pour éviter tout biais dû aux repères spatiaux, le repère visuel associé au quadrant contenant la zone « refuge » est alternativement l'étoile ou les losanges.

3.2 Apprendre seul ou en groupe, comparaison de deux lignées : Rover et Sitter

Dans une première expérience, les drosophiles adultes Rover ou Sitter sont entraînées seules ou par groupe de 10 individus et peuvent améliorer leurs performances pour trouver la zone « refuge » au cours de 10 passages d'apprentissage successifs. Au cours de cette première expérience, le bord de l'arène est recouvert d'une fine couche de talc pour empêcher les drosophiles de sortir du dispositif. Seul le sol de l'arène est donc chauffé.

Durant le premier passage ([Figure 7](#)), les différences de temps de latence observées montrent que les drosophiles Sitter ont tendance à détecter la zone « refuge » plus rapidement que les individus Rover, qu'ils soient seuls ou en groupe (Régression de Cox,

CHAPITRE 1

« lignée » : Hazard Ratio [95%-CI] = 1.6 [1.2-2.27], $P = 0.002$; « environnement social » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.8 [0.52-1.30], $P = 0.4$; « lignée x environnement social » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.81 [0.42-1.56], $P = 0.53$). On peut noter aussi un effet de l'environnement social au cours de ce premier passage pour les individus Sitter qui trouvent nettement plus vite la zone « refuge » lorsqu'ils sont en groupe. Ce résultat reflète une facilitation sociale de la recherche en groupe supposant que lorsqu'elles sont naïves, les drosophiles Sitter sont influencées par la présence d'autres individus conduisant à l'amélioration de leurs performances. Au cours des 10 passages de la phase d'apprentissage, les drosophiles sont de plus en plus efficaces pour retrouver la zone refuge. (Régression de Cox, « passages » : Hazard Ratio [95%-CI] = 1.06 [1.05-1.08], $P < 10^{-3}$), et le temps nécessaire pour localiser cette zone atteint une forme asymptotique au bout de 4 ou 5 passages ([Figure 7](#)).

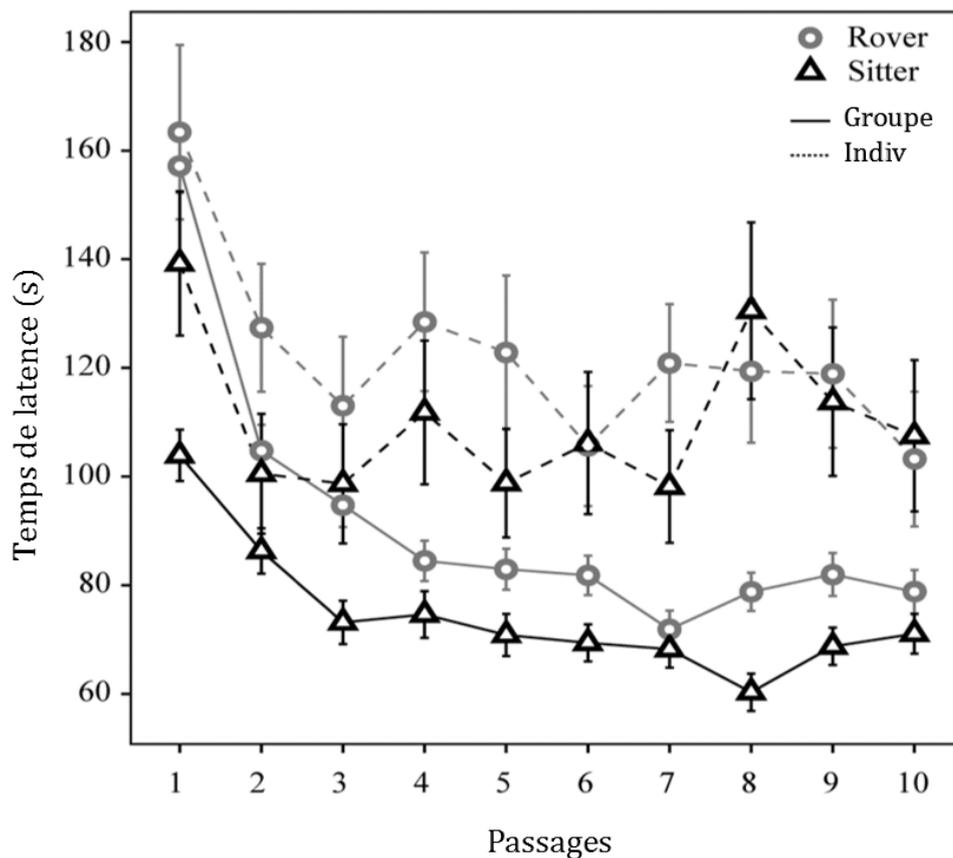


Figure 7 - Performances d'apprentissage spatial des individus Rovers et Sitters entraînés seuls ou en groupe, mesurées par le temps de latence avant localisation de la zone "refuge". ($N = 36$ individus seuls ; $N = 24$ individus en groupe)

Il est important de noter que les performances varient en fonction des lignées et de l'environnement social (Régression de Cox, « lignée x environnement social x passages » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.84 [0.78-0.89], $P = 0.03$). En groupe, les individus Rover et

CHAPITRE 1

Sitter améliorent tout deux leurs performances au cours des passages (Régression de Cox, « Rover en groupe » : Hazard Ratio [95%-CI] = 1.07 [1.06-1.09], $P < 10^{-3}$; « Sitter en groupe » : Hazard Ratio [95%-CI] = 1.06 [1.05-1.08], $P < 10^{-3}$). Les Rover seuls deviennent aussi plus efficaces pour trouver la zone refuge au cours de la phase d'apprentissage (Régression de Cox, « Rover seul » : Hazard Ratio [95%-CI] = 1.06 [1.02-1.1], $P = 0.003$), bien que l'effet des passages soit moins fort que pour les drosophiles entraînées en groupe (Régression de Cox, « environnement social » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.73 [0.54-0.99], $P = 0.046$; « environnement social x passages » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.97 [0.93-1.02], $P = 0.30$). Cependant, malgré une tendance positive, les individus Sitter seuls n'améliorent pas significativement leur performance pour trouver la zone « refuge » au cours de la phase d'apprentissage (Régression de Cox, « Sitter seul » Hazard Ratio [95%-CI] = 0.98 [0.94-1.02], $P = 0.51$) et l'évolution de leur performance est différente par rapport aux individus entraînés en groupe (Régression de Cox, Sitter, « environnement social » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.79 [0.58-1.07], $P = 0.13$; « environnement social x passages » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.90 [0.87-0.92], $P < 10^{-3}$). Pour chaque passage, le *Hazard Ratio* n'est jamais significativement différent du passage initial (passage 1) (Régression de Cox, « comparaison par rapport au passage 1 », $P > 0.06$ pour tous les passages de 2 à 10).

L'ensemble de ces résultats montrent que les individus Rover et Sitter améliorent leurs performances au cours de cette phase, témoignant du succès de l'apprentissage des individus. Les individus Sitter semblent globalement plus performants que les individus Rover pour trouver la zone « refuge ». Il est important de noter que quel que soit la lignée, les individus ont de meilleures performances lorsqu'ils sont entraînés en groupe.

3.3 Effet de la taille du groupe sur l'apprentissage spatial

3.3.1 Précisions sur le protocole expérimental

L'étude précédente révèle que les performances d'apprentissage sont variables en fonction du contexte social (seul *versus* en groupe). Il semble qu'il existe une facilitation sociale du processus d'apprentissage, c'est -à-dire que les individus en groupe ont de meilleures performances pour localiser la zone « refuge » au cours de la phase d'apprentissage. En faisant varier la taille du groupe, cette seconde étude s'intéresse à l'effet de la variation de l'environnement social sur les performances d'apprentissage des individus Rover et Sitter.

CHAPITRE 1

Pour cette étude nous avons utilisé deux dispositifs de *Heat Maze*, mais contrairement à la première expérience, le bord de l'arène n'est pas recouvert de talc pour empêcher les drosophiles de sortir mais entouré d'un fil chauffant à 60°C. Grâce à cette température, les drosophiles ne restent pas au bord de l'arène, favorisant la recherche de la zone « refuge » dans l'arène.

L'expérience s'organise en 10 passages de 5 minutes chacun au cours desquels, les drosophiles ont accès à l'information personnelle grâce aux 4 repères spatiaux disposés autour de l'arène et à l'information sociale lorsqu'ils sont en groupe.

Dans cette étude, l'effet de la taille du groupe est testé en interaction avec le polymorphisme génétique du gène *foraging* (Rover et Sitter). Dans chaque groupe testé, un seul individu marqué d'un point de couleur sur le thorax est suivi. 7 tailles de groupes sont expérimentées :

- 1 individu seul coloré (expérience témoin)
- 1 individu coloré + 1 individu
- 1 individu coloré + 2 individus
- 1 individu coloré + 5 individus
- 1 individu coloré + 10 individus
- 1 individu coloré + 15 individus
- 1 individu coloré + 20 individus

Chaque traitement est testé chez des individus Sitter et chez des individus Rover aboutissant à 14 traitements différents (n = 32 réplicats).

3.3.2 Résultats

Grâce au fil chauffant qui augmente le renforcement négatif par la chaleur, toutes les drosophiles trouvent la zone « refuge » avant la fin des 5 minutes à chaque passage et quelle que soit la taille du groupe. Cette observation nous permet d'analyser les résultats en données répétées par un modèle linéaire général prenant les différents passages comme variable temporelle.

Comme observé dans l'expérience précédente, les individus Rover et Sitter améliorent leur performance pour localiser la zone refuge au cours des passages de la phase d'apprentissage (« passages » : $F_{(7, 2769)} = 5.885$; $P < 10^{-3}$; [Figure 8](#)). Au fur et à mesure de ces 10 passages, les individus rejoignent plus rapidement la zone froide.

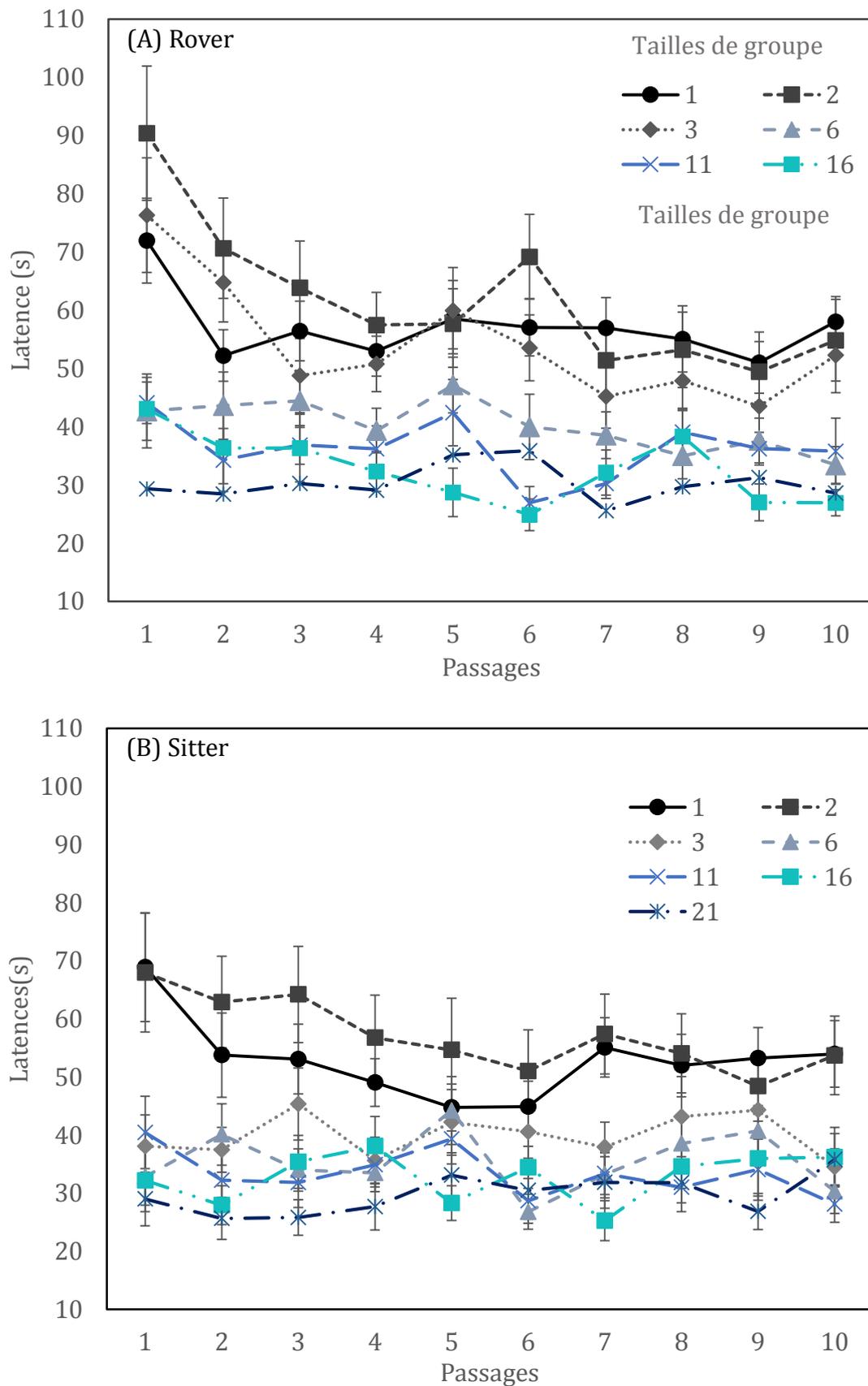


Figure 8 - Effet de la taille du groupe sur la phase d'apprentissage. Performances d'apprentissage spatial des individus Rover (A) et Sitter (B) entraînés seuls ou en groupe de 2 à 21 individus, mesurées par le temps de latence avant localisation de la zone "refuge". (N = 40 individus seuls ; N = 30 individus en groupe)

CHAPITRE 1

Malgré une tendance, l'évolution des performances n'est pas significativement différente entre les deux lignées Rover et Sitter (« passages x lignée » : $F_{(7, 2769)} = 1.660$; $P = 0.099$).

Pourtant l'effet semble plus fort chez les individus Rover (« passages », Rover : $F_{(7, 1376)} = 5,634$; $P < 10^{-3}$; « passages » Sitter : $F_{(7, 1310)} = 1.796$; $P = 0.079$). Ceci peut s'expliquer par le fait que les individus Sitter trouvent la zone « refuge » rapidement dès le premier passage et ne montrent par conséquent qu'une faible amélioration du temps de latence au cours des passages. Cette différence de performance au premier passage avait déjà été observée lors de la première expérience. Il est probable que les drosophiles Sitter utilisent de meilleures stratégies de recherche que les drosophiles Rover lorsqu'elles sont naïves facilitant la localisation de la zone cible.

Il est important de noter que l'augmentation de la taille du groupe a un effet significatif sur l'amélioration des performances d'apprentissage chez les individus Rover et Sitter (« passages x taille du groupe » : $F_{(7, 2769)} = 2.247$; $P = 0.017$). On voit sur la [figure 8](#) que plus la taille du groupe augmente plus les temps de latence sont bas.

L'analyse des données montre une différence globale des temps de latence des individus Rover et Sitter (« lignée », effet inter-sujets : $F_{(1, 356)} = 18.332$; $P < 10^{-3}$). Ce résultat peut s'expliquer par de meilleures performances générales des individus Sitter par rapport aux individus Rover ([Figure 8](#)). Plusieurs hypothèses peuvent être formulées pour expliquer ce résultat. Les drosophiles Sitter pourraient être plus sensibles au renforcement négatif par la température et de ce fait être plus active pour la recherche de la zone froide. Des études se sont intéressées à une possible variation de la thermo-tolérance entre les individus Rover et Sitter (Gioia et Zars 2009; A. Chen et al. 2011). Mais les résultats montrant que les individus Rover et Sitter ont la même tolérance à l'augmentation de la température jusqu'à 43°C présentant des taux d'activité et des capacités d'apprentissage similaires nous permettent de rejeter cette hypothèse. Dans une seconde hypothèse, on s'intéresse aux possibles variations de stratégies de recherche utilisées par les individus Rover et Sitter qui pourraient expliquer la différence de performance de recherche. Cette hypothèse sera testée dans la suite de ce travail de recherche.

L'interaction significative entre la lignée et la taille du groupe (« taille du groupe x lignée » : $F_{(1, 356)} = 4.822$; $P = 0.029$) témoigne d'une variation des effets de la taille du groupe sur les deux lignées Rover et Sitter. La [figure 8](#) montre que les individus Sitter ont de très bonnes performances dès qu'ils sont plus de 2 dans l'arène tandis que les individus Rover améliorent plus progressivement leurs performances avec la taille du groupe. Cette

CHAPITRE 1

observation suggère que les individus Sitter seraient plus sensibles à l'information sociale et bénéficieraient des avantages des interactions sociales pour de très petites tailles de groupe. Les individus Rover eux ne semblent bénéficier de cette facilitation sociale que lorsque le nombre d'individus augmente au-delà de 6 individus. On note cependant qu'avec l'augmentation de la taille du groupe, les performances des individus Rover et Sitter n'évoluent plus au cours des passages de la phase d'apprentissage. On peut supposer que le nombre d'individus devient suffisamment grand pour augmenter la probabilité qu'un individu trouve la zone refuge, l'apprentissage est alors inexistant ou tout du moins non visible par cette méthode expérimentale.

3.4 Etude des stratégies de recherche spatiale au cours de la phase d'apprentissage

Suite à l'observation des différences de performance de localisation de la zone « refuge » au cours de la phase d'apprentissage entre les individus Rover et Sitter et relatifs à la variation de l'environnement social, nous nous sommes intéressés aux variations possibles de stratégies de recherche. Dans une précédente étude utilisant le dispositif du Heat Maze, Foucad *et al.* (2010) ont montré que les drosophiles utilisaient de plus en plus de stratégies de recherche spatiale au cours de la phase d'apprentissage pour localiser la zone « refuge » lorsqu'elles avaient accès aux repères visuels. La question est alors de savoir si les individus Rover et Sitter utilisent différentes stratégies de recherche et si ces stratégies peuvent être influencées par l'environnement social.

Pour répondre à cette question, les vidéos réalisées au cours de l'expérience sur les effets de la taille du groupe sont analysées grâce à C-trax (Branson *et al.* 2009). Il s'agit d'un programme libre conçu spécialement pour permettre l'analyse du comportement des drosophiles en déplacement libre en deux dimensions grâce au suivi de leurs trajectoires. Ce programme est capable de suivre individuellement un grand nombre de drosophiles sur de longues périodes de temps sans perdre l'identité des individus.

Afin d'étudier l'effet de l'environnement social sur les stratégies de recherche, deux contextes différents sont testés, les individus seuls et les individus en groupe de 6. Grâce à l'analyse de C-trax, les trajectoires de tous les individus sont données en coordonnées x, y à partir desquelles un programme automatisé sous R permet d'identifier les différentes stratégies de recherche utilisées.

CHAPITRE 1

3.4.1 Classification des stratégies de recherche

Les stratégies de recherche sont définies grâce à l'algorithme de Wolfer et Lipp (2001). Tout comme chez les rongeurs (Garthe, Behr, et Kempermann 2009), ces stratégies de recherche sont classées en 7 catégories ([Figure 9](#)).

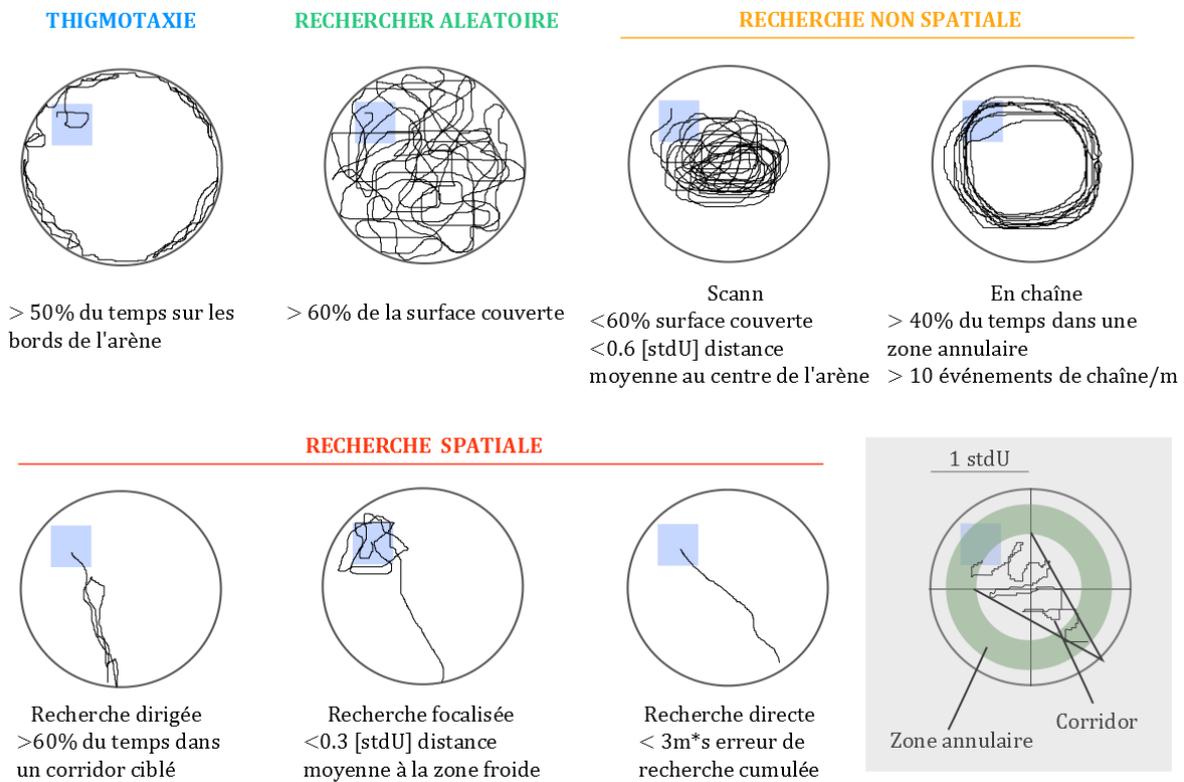


Figure 9 - Représentation schématique détaillée de la classification des stratégies de recherche spatiale incluant leurs paramètres clés et valeurs limites. (1stdU = 90 mm)

Le premier type de recherche est la **thigmotaxie** qui fait référence à une forte tendance des individus à rester à proximité des bords de l'arène (plus de 50% du temps). On peut associer généralement ce comportement à un stress ou une centro-phobie.

La thigmotaxie est souvent suivie de la **recherche aléatoire** durant laquelle les individus explorent toute l'arène. Cette stratégie est détectée lorsque la trajectoire de l'individu couvre une grande surface de l'arène (plus de 60%).

Les stratégies de recherche dites **non spatiales** comprennent tout d'abord le **scan**, lorsque l'individu concentre sa recherche au centre de l'arène, place à laquelle les repères spatiaux sont plus visibles. Cette stratégie est détectée lorsque l'individu reste à une faible distance du centre de l'arène. La deuxième stratégie de recherche non spatiale est la **recherche en chaîne** pendant laquelle l'individu recherche principalement dans une

CHAPITRE 1

zone annulaire à une distance précise du bord correspondant à la distance de localisation de la zone « refuge ». Nous avons défini cette stratégie par la présence de l'individu dans la zone annulaire de 3 cm de large et l'occurrence d'au moins 10 événements en chaîne par mètre de distance parcourue. Un événement est répertorié en chaîne lorsque la drosophile passe en série par au moins 3 des 12 points virtuels placés dans la zone annulaire.

Certains individus utiliseront finalement les **stratégies de recherche spatiale**. La **recherche dirigée** par exemple est caractérisée par une recherche centrée dans un corridor entre la zone cible et le point de départ. Cette stratégie est détectée en calculant la proportion du temps passé par l'individu dans un corridor de 6 cm entre le point de départ et le centre de la zone « refuge ». La **recherche focalisée** est détectée, elle, lorsque l'individu va chercher immédiatement aux alentours de la zone froide. La distance parcourue pour atteindre les environs de la zone « refuge » et la distance moyenne au centre de cette même zone doivent être très courtes. Pour finir, la meilleure stratégie possible est la **recherche directe** lorsque l'individu se dirige directement sur la zone « refuge ». Cette stratégie est détectée en utilisant une variable d'erreurs de recherche cumulées dans laquelle la déviation du trajet direct optimal est calculée en prenant en compte le point de départ de l'individu et sa vitesse moyenne.

Au cours de l'analyse, l'exclusion des différentes stratégies se fait dans un ordre bien précis, du plus spatial au moins spatial du fait de de la nature moins spécifique de certaines stratégies ([Figure 10](#)).

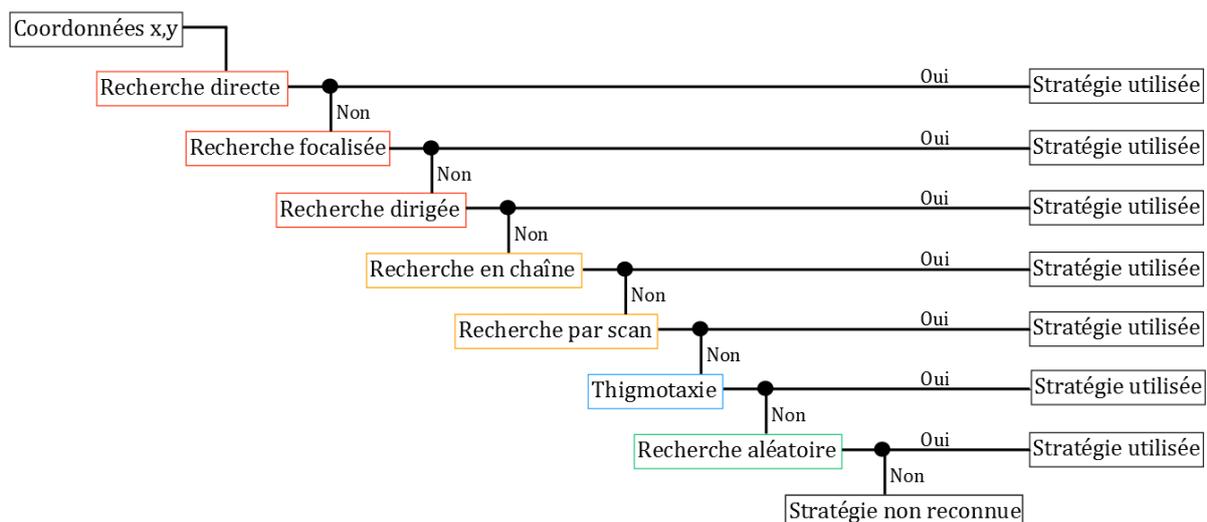


Figure 10 - Ordre d'exclusion des stratégies de recherche spatiale.

CHAPITRE 1

3.4.2 Les différentes stratégies de recherche utilisées au cours de l'apprentissage chez les drosophiles Rover et Sitter

L'algorithme utilisé au cours de cette analyse a permis de reconnaître 91 % des trajectoires des individus seuls et 83 % des trajectoires des individus en groupe. Pour plus de clarté, les stratégies de recherches sont regroupées comme présenté dans la [figure 9](#) : les recherches spatiales comprennent la recherche directe, la recherche focalisée et la recherche dirigée. Les recherches non-spatiales comprennent le scan et la recherche en chaîne. On considère ainsi que les stratégies de recherches spatiales font appel à l'utilisation des repères spatiaux lorsque l'individu est seul dans l'arène. Les stratégies de recherche non spatiales sont caractérisées par un échantillonnage de l'environnement sans préférence particulière pour les repères spatiaux. Les résultats ont été analysés par des tests de student permettant de comparer les moyennes des stratégies utilisées par les individus Rover et Sitter, seul ou en groupe.

Lorsque l'individu est seul dans l'arène, il n'y a pas de différences significatives d'utilisation des différentes stratégies chez les individus Rover et Sitter ($P > 0.05$). Dans l'ensemble, ils utilisent majoritairement les stratégies de recherches non-spatiales (scan et recherche en chaîne) pour localiser la zone refuge (38 à 40 % des cas, [Tableau 2](#)). La stratégie de recherche spatiale est aussi fortement utilisée par les deux lignées (20 %).

Stratégies	Rover seul (%)	Rover en Groupe (%)	Sitter seul (%)	Sitter en groupe (%)
Spatial	20.5	27.2	20	37.1
Non-Spatial	38.4	46.8	40.6	41.4
Thigmotaxie	33	8.8	23.5	5.6
Aléatoire	1.6	1.4	2.7	0.8
Non reconnu	6.5	15.8	13.2	15.1

Tableau 2 - Pourcentage de stratégies de recherches utilisées par les individus Rover et Sitter seuls ou en groupe de 6 individus.

Ce tableau révèle un autre résultat important concernant la thigmotaxie. Il semble que les individus seuls utilisent beaucoup la thigmotaxie ce qui peut être lié au fait qu'ils subissent très probablement un stress important lorsqu'ils se retrouvent seuls dans l'arène. Les individus Rover semblent rester plus sur les bords de l'arène que les individus Sitter. Cette observation peut être associée à une sorte de centro-phobie qui pousserait

CHAPITRE 1

les individus à chercher une issue sur les pourtours de l'arène plutôt que d'explorer l'ensemble de l'arène.

3.4.3 Les effets du contexte social sur l'utilisation des stratégies de recherches

Les stratégies utilisées par les individus Rover et Sitter en groupe sont significativement différentes des stratégies de recherche solitaire ($P < 10^{-3}$). De manière générale, la présence d'autres congénères semble favoriser les stratégies de recherche non-spatiales et spatiales ([Tableau 2](#)). Ce résultat peut s'expliquer en partie par la diminution très importante de la thigmotaxie autant chez les individus Rover que chez les individus Sitter lorsqu'ils sont en groupes ($P < 10^{-3}$; [Tableau 2](#)). Il est probable que lorsqu'ils sont en groupe, les individus sont moins stressés, leur centro-phobie diminue et ils s'aventurent davantage vers le centre de l'arène. Pour autant, le pourcentage de recherche aléatoire n'augmente pas. Le groupe favorise plutôt les recherches non-spatiales et spatiales. L'augmentation de ces stratégies peut s'expliquer par le fait que la présence d'autres congénères apporte une information supplémentaire sur la localisation de la zone refuge puisqu'ils ont accès à l'information sociale. Les recherches sont donc plus orientées vers des zones fortement fréquentées par les individus que ce soit la zone annulaire (recherche en chaîne), ou aux alentours de la zone « refuge » (scan ou recherches spatiales).

3.4.4 Etude qualitative des changements de stratégies en fonction du contexte

Les variations observées en lien avec le contexte social peuvent être associées à une facilitation sociale qui impacterait directement les stratégies de recherche et par conséquent les distances parcourues. La distance parcourue et la distance moyenne au centre de l'arène sont des paramètres qualitatifs qui nous permettent d'analyser plus précisément les variations de stratégies. Ces paramètres ont été analysés grâce à une ANOVA prenant en considération la variabilité intra-individuelle, la lignée et le contexte social. Le polymorphisme génétique affecte la position des drosophiles ($P < 0.01$), les individus Rover restant en moyenne plus éloignés du centre de l'arène que les drosophiles Sitter ([Figure 11](#)). De même, le contexte social influence la distance des drosophiles Rover et Sitter au centre de l'arène ($P < 0.05$). Les individus s'aventurent davantage vers le centre de l'arène lorsqu'ils sont en groupe.

Par ailleurs, il semble que les individus Rover parcourent une distance plus importante que les individus Sitter, quel que soit le contexte social ([Figure 12](#)). Mais le résultat le plus important de ce graphique est que la distance parcourue est toujours plus faible (autant

CHAPITRE 1

pour les Rover que pour les Sitter) lorsqu'ils sont en groupe ($P < 10^{-3}$). Ce résultat corrobore l'observation d'une augmentation des stratégies de recherche spatiale et non-spatiale dans un contexte de recherche en groupe.

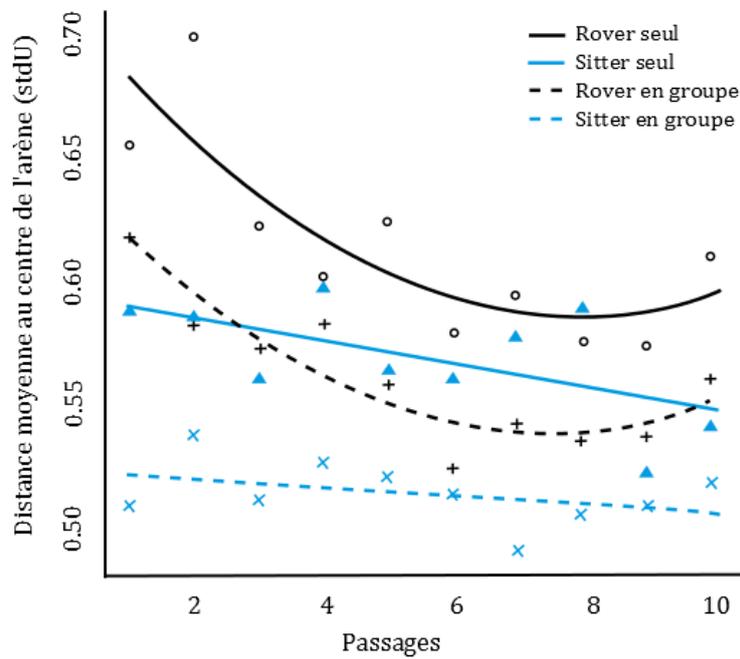


Figure 11 - Courbes de tendance de l'évolution de la distance moyenne au centre de l'arène au cours de l'apprentissage spatial chez les individus Rover et Sitter testés seuls ou en groupes. (1 stdU = 90 mm)

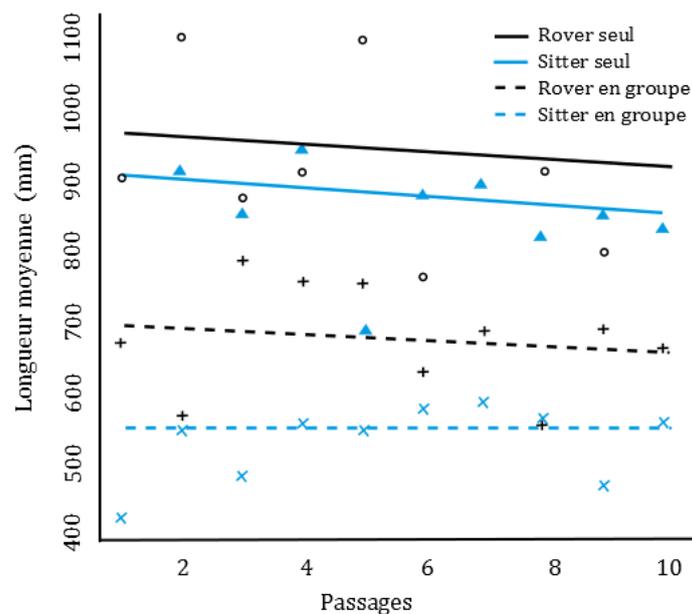


Figure 12 - Courbes de tendance des longueurs moyennes des trajectoires au cours de la phase d'apprentissage pour les individus Rover et Sitter seuls ou en groupes.

4 La phase de test

L'objectif principal de la phase de test est de déterminer si l'amélioration des performances des individus à trouver la zone refuge est essentiellement due à l'utilisation de l'information personnelle fournie par les repères visuels spatiaux ou à l'utilisation de l'information sociale apportée par la présence des congénères. On pourra ainsi établir l'effet du polymorphisme sur l'utilisation des informations personnelles et sociales. Enfin, en comparant les performances des individus seuls ou en groupes, on pourra déterminer si la présence d'autres individus facilite l'apprentissage et l'utilisation des informations pour localiser la zone « refuge ».

La phase de test suit immédiatement la phase d'apprentissage et consiste en un unique passage de 5 minutes. Au cours des expériences de ce premier chapitre, nous avons pratiqué 2 phases de test différentes.

4.1 Rotation des repères spatiaux : perturbation de l'information personnelle

4.1.1 Protocole expérimental

Afin de tester l'utilisation des informations personnelles et sociales par les individus, le dispositif expérimental *Heat Maze* permet de manipuler les informations disponibles au cours de la phase de test. Dans la première expérience, on effectue, une rotation de 180° des repères spatiaux juste avant la phase de test en gardant la position de la zone « refuge » constante ([Figure 13](#)). De cette façon, si les drosophiles utilisent préférentiellement

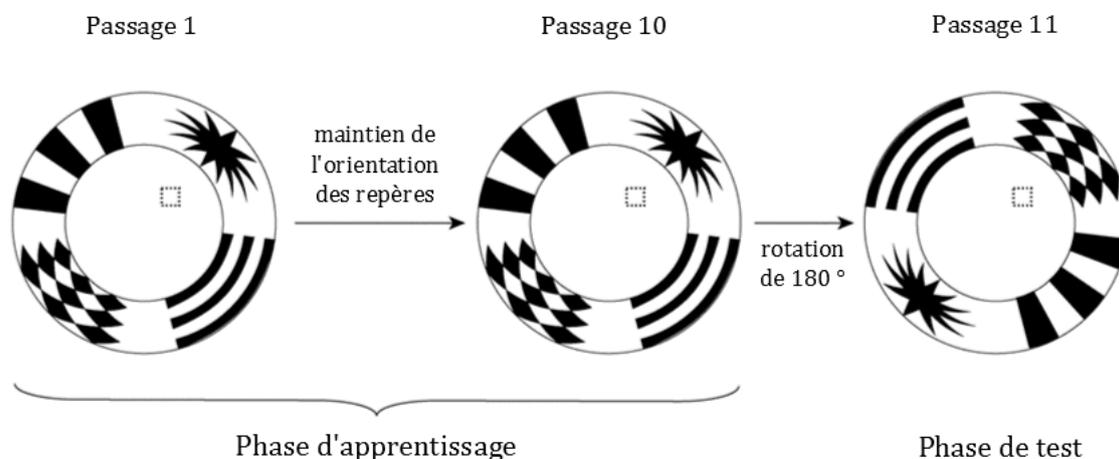


Figure 13 - Protocole expérimental de la phase de test. Rotation des repères spatiaux de 180° au passage 11 (phase de test).

CHAPITRE 1

l'information personnelle en associant la position de la zone « refuge » avec la disposition des repères spatiaux apprise pendant la phase d'apprentissage, leur performance pour trouver la zone « refuge » pendant la phase de test va diminuer. Au contraire, on s'attend à un moindre effet sur les performances des individus s'ils utilisent principalement l'information publique. D'après les précédents résultats et certaines études menées sur les effets de la taille du groupe (Couzin 2009; Morand-Ferron et Quinn 2011), la vitesse de localisation de la position de la zone cible pourrait être influencée par la taille du groupe. On s'attend à une utilisation accrue des informations publiques lorsque la taille du groupe augmente.

Afin d'évaluer l'effet de la phase de test sur les performances des individus on mesure le temps de latence pour rejoindre la zone refuge. A la fin de l'expérience, tous les individus n'ont pas rejoint la zone refuge mais ils sont pris en compte dans les analyses statistiques grâce au modèle de régression de Cox qui permet de les comptabiliser en tant qu'échecs.

4.1.2 Résultats

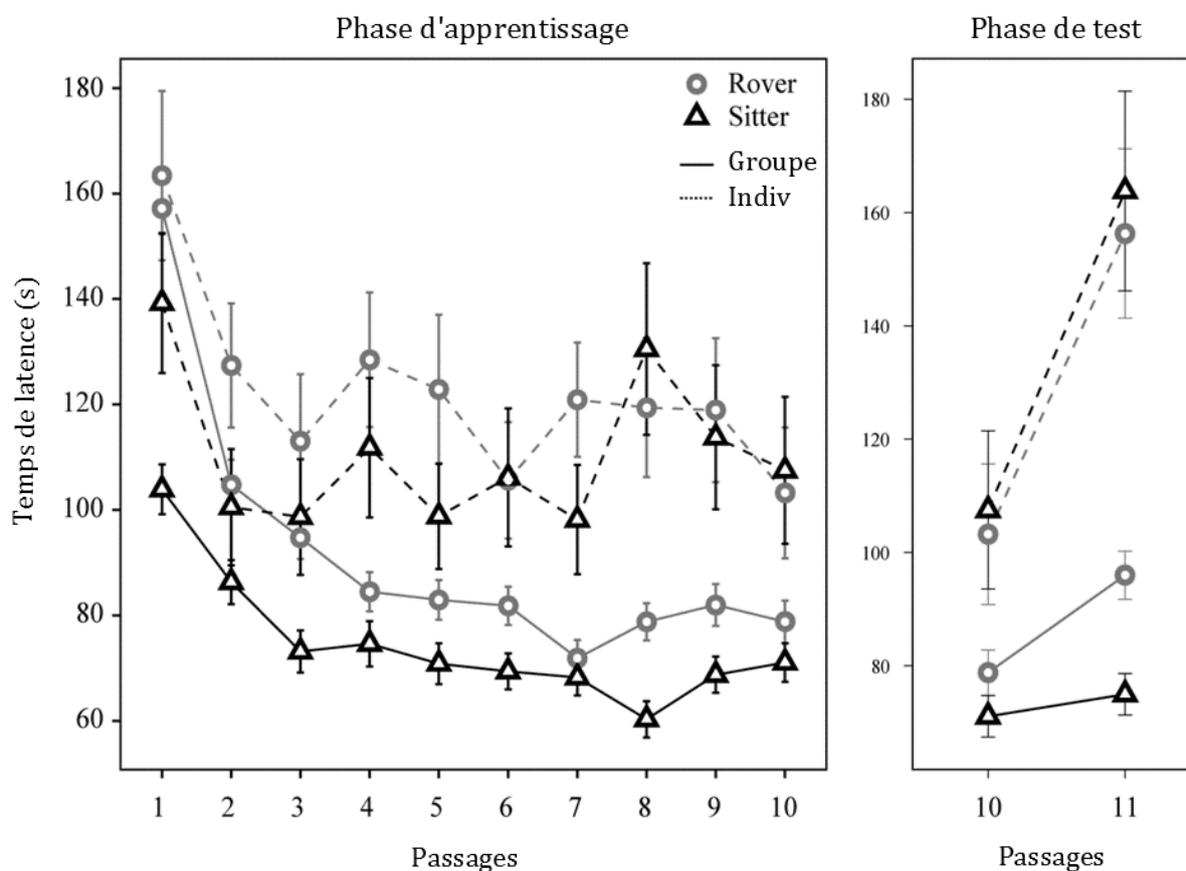


Figure 14 - Performances (mesurées en temps de latence) des individus Rover et Sitter entraînés seuls ou en groupe au cours des phases d'apprentissage et de test.

CHAPITRE 1

Les individus Rover et Sitter entraînés seuls montrent tous deux une forte réponse à la rotation des repères spatiaux. Leurs performances diminuent fortement au cours de la phase de test par rapport au dernier passage de la phase d'apprentissage, il en résulte une forte augmentation du temps de latence pour trouver la zone « refuge » ([Figure 14](#) ; Régression de Cox, « Rover » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.37 [0.2-0.67], P = 0.001 ; « Sitter » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.35 [0.18-0.67], P = 0.002). Ces résultats montrent que lorsqu'ils sont seuls, les deux variants phénotypiques sont capables d'utiliser l'information personnelle apportée par les repères spatiaux visuels pour localiser la zone froide. Les individus Rover et Sitter sont donc capables d'apprendre et d'utiliser une information de leur environnement physique lorsqu'elle constitue la seule source d'information disponible.

Les résultats diffèrent significativement lorsque l'apprentissage a lieu en présence de l'information sociale. Bien que l'effet soit moins marqué lorsqu'ils sont en groupe, la performance des individus Rover pour localiser la zone « refuge » diminue au cours de la phase de test, témoignant de l'utilisation des repères spatiaux lors de la recherche spatiale (Régression de Cox, « Passages » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.70 [0.57-0.86], P = 0.001). Il est intéressant de noter que les Sitter testés en groupe trouvent la zone « refuge » aussi efficacement pendant la phase de test qu'à la fin de la phase d'apprentissage, malgré la rotation des repères spatiaux ([Figure 14](#) ; Régression de Cox, « passages » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.94 [0.78-1.12], P = 0.72). On note donc une différence entre les réponses des individus Rover et Sitter aux changements de contexte social.

Les individus Sitter tendent à répondre différemment à la rotation des repères spatiaux en fonction du contexte social (Régression de Cox, « environnement social » : Hazard Ratio [95%-CI] = 1.02 [0.83-1.04], P = 0.09 ; « environnement social x passage » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.61 [0.33-1.1], P = 0.051). Cependant, malgré une tendance générale visible, les différences d'effet de l'environnement social (seul vs en groupe) sur les performances des individus Rover et Sitter face au changement des repères spatiaux visuels n'est pas significatif (Régression de Cox : « lignée x environnement social x passage » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.56 [0.25-1.18], P = 0.12).

Ces résultats laissent supposer que les individus Rover utilisent principalement les repères spatiaux pour s'orienter même en présence d'autres individus. Cependant, le temps de latence au cours de la phase de test est beaucoup plus faible lorsque les individus Rover sont en groupe. Il est fort probable que les drosophiles Rover utilisent aussi

CHAPITRE 1

l'information sociale lorsqu'elle est disponible. Cette hypothèse pourrait expliquer la meilleure performance des individus Rover en groupe. Pour les individus Sitter en groupe, l'information sociale semble relativement plus importante que pour les individus Rover : il semblerait que la position des autres drosophiles importe plus pour les drosophiles Sitter que la position des repères spatiaux pour localiser la zone « refuge ». Il existe donc un équilibre entre l'utilisation de ces deux sources d'informations. Si en groupe, les individus Rover semblent utiliser relativement plus l'information personnelle que les drosophiles Sitter, tous deux utilisent aussi l'information sociale.

Lorsque l'on s'intéresse à la première drosophile qui trouve la zone « refuge », on note que le temps requis pour accéder à la zone froide augmente entre le dernier passage de la phase d'apprentissage et le passage de la phase de test dans les groupes de Rover (ANCOVA avec « passage » comme co-variable et le réplicat du groupe en effet aléatoire ; $F_{(1,21)} = 3.8$; $P = 0.03$) mais pas dans les groupes de Sitters ($F_{(1,21)} = 1.003$; $P = 0.5$). Cette observation nous permet de supposer que les individus Sitter introduits dans l'arène ont initialement de meilleures performances de recherche, indépendamment des repères spatiaux, et que ces performances sont ensuite améliorées grâce à l'information sociale apportée par les autres individus qui accèdent progressivement à la zone « refuge ». Grâce à la précédente étude des stratégies de recherche spatiale au cours de la phase d'apprentissage (section 3.3), on peut expliquer cette différence par la plus forte tendance à la thigmotaxie des individus Rover. Cette même étude avait révélé aussi que les individus Sitter parcouraient des distances plus courtes et s'aventuraient davantage vers le centre de l'arène. Ces observations peuvent en partie expliquer la facilité avec laquelle l'individu Sitter trouve la zone « refuge » malgré la rotation des repères « spatiaux ».

Cette observation vient perturber l'hypothèse initiale selon laquelle les individus Rover utiliseraient plus d'information personnelle que les individus Sitter lorsqu'ils sont en groupe. Le temps de latence pour le premier individu Sitter étant plus court que pour le premier individu Rover, l'information sociale devient alors plus rapide et efficace chez les individus Sitter et pourrait expliquer la différence de temps mis par les individus Rover et Sitter pour rejoindre la zone refuge même s'ils utilisent tous deux l'information sociale.

Une expérience supplémentaire est nécessaire afin de préciser l'utilisation des informations par ces deux lignées.

4.2 Changement d'arène : conflit entre l'information personnelle de l'individu et l'information du groupe

4.2.1 Protocole expérimental

Pour le second type de phase de test, l'expérience nécessite l'utilisation de deux dispositifs de *Heat Maze* simultanément ([Figure 15](#)). La phase d'apprentissage est la même sauf que dans un dispositif, les drosophiles sont entraînées à localiser la zone « refuge » à proximité du repère « étoile » alors que dans le second dispositif, les individus apprennent à localiser la zone « refuge » à proximité du repère « losange » (soit le repère opposé à l'étoile).

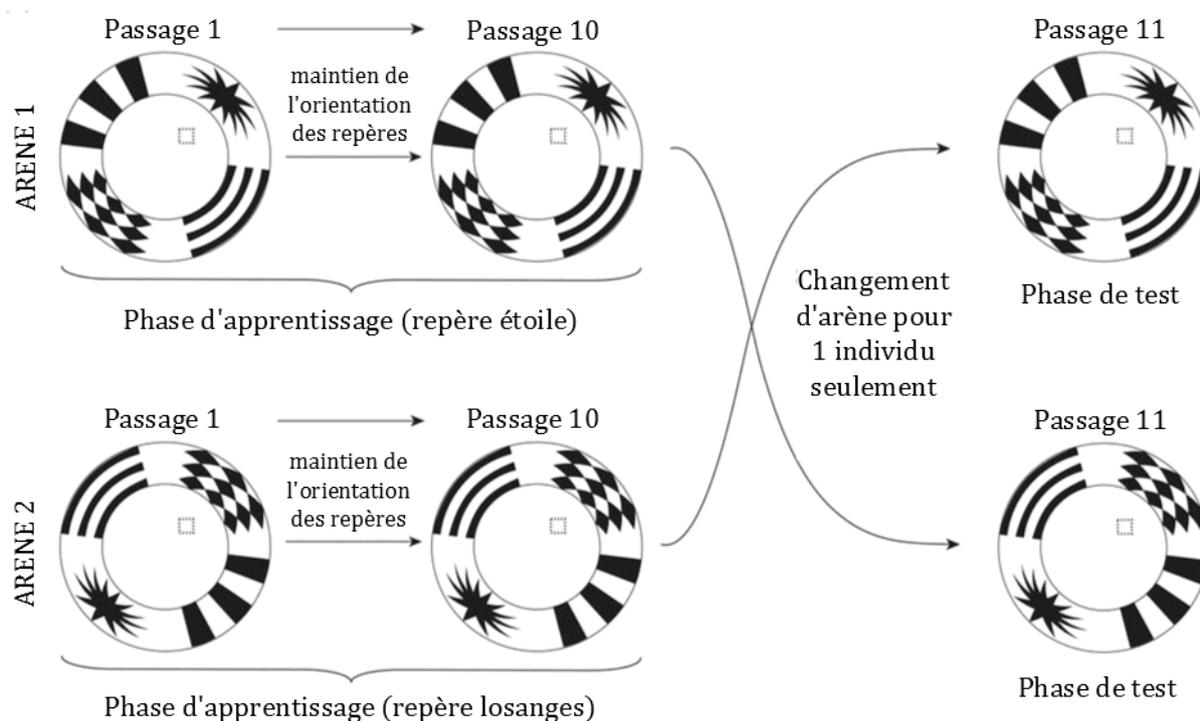


Figure 15 - *Protocole expérimental de la phase de test avec changement d'arène. Représentation schématique du protocole expérimental avec changement d'arène lors de la phase de test. Au passage 11, deux individus sont échangés entre les deux arènes.*

Dans chaque groupe d'individus testé, une drosophile est marquée d'un point de peinture acrylique sur le thorax. Seul cet individu marqué est suivi sur chaque passage lors de l'analyse vidéo.

A la fin de la phase d'apprentissage, toutes les drosophiles sont enlevées de l'arène et les drosophiles non marquées sont placées de nouveau dans leur arène initiale mais les deux drosophiles marquées sont échangées entre les deux arènes. Le dernier passage est alors effectué sans rotation des repères spatiaux. Pour ces deux drosophiles marquées, la position des repères spatiaux n'indique plus la localisation de la zone « refuge ». En

CHAPITRE 1

revanche, pour les drosophiles non marquées des deux groupes, l'information personnelle conférée par ces repères est toujours valide. Dès lors, si les drosophiles marquées utilisent l'information personnelle, elles seront perturbées par ce changement d'arène et leur performance se trouvera amoindrie tandis que si elles suivent l'information sociale (qui reste cohérente) en observant les autres individus du groupe, elles trouveront la zone « refuge » aussi rapidement que pendant la phase d'apprentissage.

Dans ce deuxième protocole, les drosophiles font donc face à un conflit entre utiliser leur propre information personnelle et utiliser l'information sociale qui donne un message contraire.

4.2.2 Résultats

Comme observé précédemment, les individus Rover et Sitter augmentent leurs performances pour localiser la zone « refuge » au cours de la phase d'apprentissage (Régression de Cox, « Rover » : Hazard Ratio [95%-CI] = 1.08 [1.04-1.12], $P < 10^{-3}$; « Sitter » : Hazard Ratio [95%-CI] = 1.06 [1.02-1.11], $P = 0.001$; [Figure 16](#)).

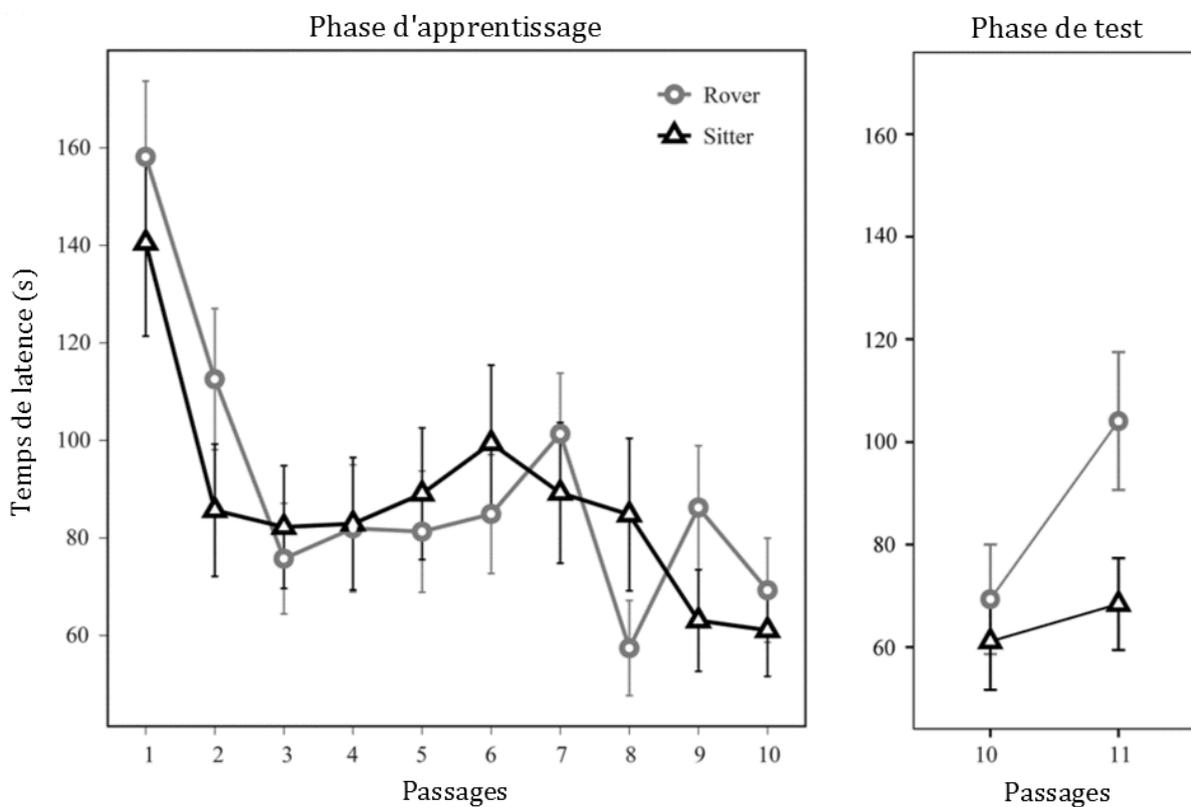


Figure 16 - Résultats : conflit entre information personnelle et information sociale. Performances d'apprentissage des individus marqués Rover et Sitter entraînés en groupe mesurées en temps de latence pour localiser la zone cible ($N=50$ pour chacune des lignées).

CHAPITRE 1

Suite à la première expérience, les prédictions pour cette seconde expérience étaient que les individus Sitter seraient moins affectés par le changement d'arène que les individus Rover car les informations sociales semblent plus importantes pour les individus Sitter pour localiser la zone « refuge ».

Il est important de noter que comme dans la précédente étude, le génotype de la drosophile suivie (marquée) est le même que celui des drosophiles du groupe (soit Rover soit Sitter). Ainsi, le facteur « génotype du groupe » et « génotype de l'individu suivi » sont confondus et il n'est pas possible de distinguer l'utilisation de la production d'informations sociales par les différents génotypes.

Le résultat le plus important de l'expérience 2 montre que les individus Rover et Sitter sont affectés différemment par le conflit qui a lieu entre les deux derniers passages (Régression de Cox : « lignée x passages » : Hazard Ratio [95%-CI] = 1.48 [1.10-1.99], $P = 0.009$). Au cours du dernier passage, les drosophiles suivies (marquées) sont en phase de test alors que pour les autres individus présents dans l'arène, il s'agit d'un 11^{ème} passage comme les autres. Lors de cette phase de test, la performance des individus Rover diminue significativement alors que les individus Sitter localisent la zone « refuge » aussi rapidement que pendant la phase d'entraînement ([Figure 16](#) ; Régression de Cox : « Rover » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.61 [0.38-0.97], $P = 0.03$; « Sitter » : Hazard Ratio [95%-CI] = 0.9 [0.5-1.33], $P = 0.43$).

Pendant la première minute de ce 11^{ème} passage, les drosophiles Rover ont tendance à passer significativement plus de temps que les drosophiles Sitter dans le quadrant correspondant à la précédente localisation de la zone « refuge » en accord avec la disposition des repères spatiaux lors de la phase d'apprentissage (Mean \pm SE : « Rover » : 13.7 ± 1.5 , « Sitter » : 8.2 ± 1.7 ; paired sample t-test : $t = 4.74$, $P < 10^{-3}$). Ce résultat confirme l'hypothèse selon laquelle, pendant la phase d'apprentissage, les individus Rover améliorent leur performance pour localiser la zone froide en utilisant préférentiellement les repères spatiaux alors que les individus Sitter améliorent leur performance en utilisant de plus en plus les informations sociales.

Ces résultats fournissent aussi des informations sur la puissance de ces associations. Dans un groupe de Rover, malgré le fait que la plupart des drosophiles réussissent très bien à trouver la zone froide au cours des précédents passages, les individus n'utilisent pas plus le groupe comme source d'informations (ou les individus du groupe Rover n'apportent pas d'informations sociales). Dans un groupe de Sitter, malgré le fait que les individus sont

CHAPITRE 1

face à un changement de situation dans leur environnement physique, leur performance reste la même. On en déduit que les drosophiles Sitter utilisent progressivement plus d'informations sociales au cours de la phase d'apprentissage (ou les individus Sitter du groupe produisent plus d'informations sociales que les individus du groupe de Rover).

4.3 Effet de la taille du groupe sur l'utilisation des informations lors de la phase de test

Les précédentes études témoignent de l'importance de l'interaction entre une variation génétique et l'environnement sociale sur l'équilibre entre utilisation des informations personnelles et sociales. Les individus Sitter étant plus sensibles à l'information sociale que les individus Rover, on cherche à savoir si l'augmentation de la taille du groupe pourrait avoir des conséquences différentes sur ces deux lignées. Certaines études montrent qu'il peut être plus avantageux d'utiliser l'information sociale lorsqu'elle est apportée par un plus grand nombre d'individus (Giraldeau, Valone, et Templeton 2002). On s'attend à ce que les individus Sitter utilisent l'information sociale même lorsque la taille du groupe est faible tandis que les individus Rover pourraient nécessiter un plus grand nombre d'informateurs pour utiliser cette source d'information.

4.3.1 Précisions sur le protocole expérimental

Au cours de cette expérience, 2 dispositifs de *Heat Maze* sont utilisés suivant le protocole exposé dans l'expérience précédente ([Figure 16](#)). Après 10 passages d'apprentissage, les drosophiles suivies sont échangées entre les deux arènes dont les repères spatiaux sont inversés. De cette façon, les repères spatiaux constituant l'information personnelle ne sont plus valides tandis que les individus du groupe source d'informations sociales indiquent correctement la localisation de la zone « refuge ». Cependant, contrairement aux précédentes expériences, les bords de l'arène ne sont pas recouverts de talc, mais entourés d'un fil chauffant électrique à 60°C, empêchant les drosophiles de sortir. Les résultats obtenus ici ne sont donc pas directement comparables aux précédents, mais apportent certaines précisions sur les variations d'utilisation des informations personnelles et sociales.

4.3.2 Résultats

On compare les temps de latence des individus pour trouver la zone refuge entre le dernier passage de la phase d'apprentissage (passage 10) et le passage 11 constituant la

CHAPITRE 1

phase de test au cours de laquelle les drosophiles suivies sont échangées entre les 2 arènes.

Le fil chauffant autour de l'arène crée un renforcement négatif plus important pour les drosophiles qui rejoignent plus rapidement la zone « refuge ». Toutes les drosophiles ont rejoint la zone froide avant la fin de l'expérience. L'absence d'échec nous permet d'analyser les résultats par à un modèle linéaire général d'analyse en données répétées. Les passages 10 et 11 correspondent à la variable temporelle, permettant de suivre les variations pour chaque individu.

Les performances des individus Rover et Sitter sont affectées par le changement d'arène (« Passages » : $F_{(1, 424)} = 39.173$; $P < 10^{-3}$; [Figure 17](#)), et cet effet est sensible à la variation de la taille du groupe (« Passages x Taille du groupe » : $F_{(1, 424)} = 14.879$; $P < 10^{-3}$). D'après ces analyses de données et l'observation de la [figure 17](#), on voit une amélioration des performances de localisation de la zone « refuge » pour les deux lignées lorsque la taille du groupe augmente. Ceci témoigne de la facilitation sociale lors de la recherche en groupe. Plus ils sont nombreux et plus les individus localisent rapidement la zone refuge.

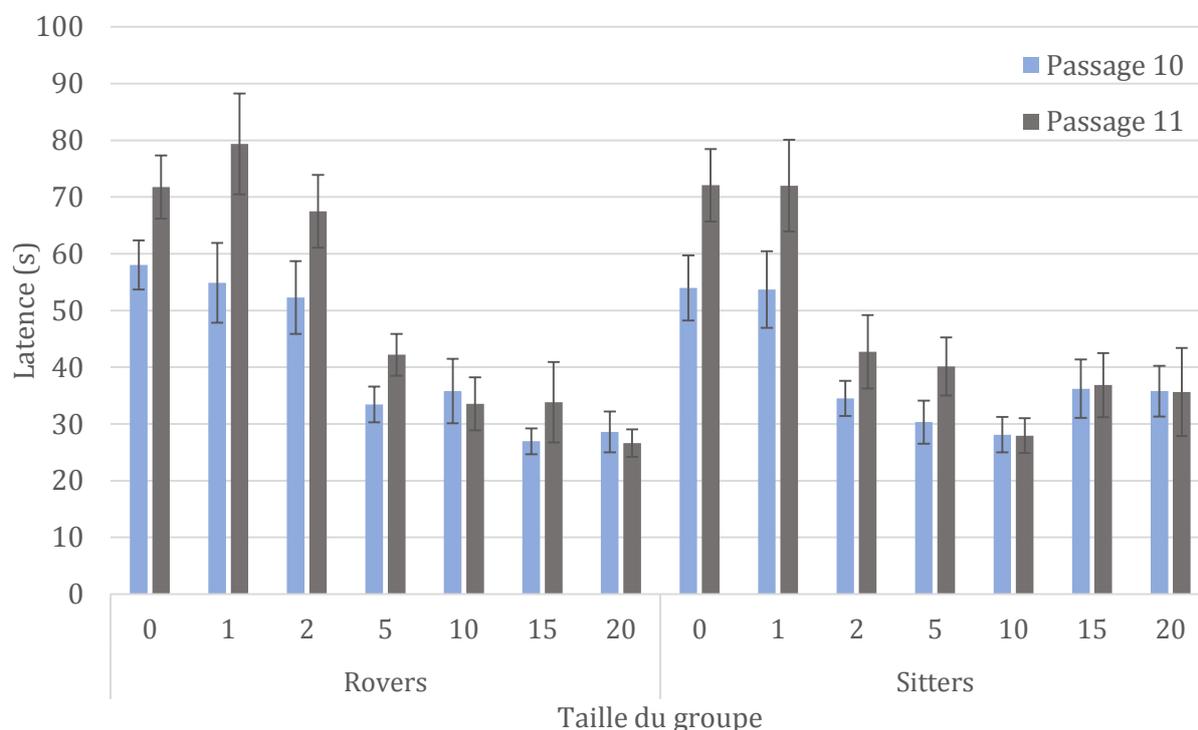


Figure 17 - Effet de la taille du groupe sur l'utilisation des informations personnelles et sociales. Les performances des individus Rover et Sitter sont mesurées en temps de latence (secondes) correspondant au temps mis par les individus pour trouver la zone « refuge ». Les performances sont données pour le dernier passage de la phase d'apprentissage (passage 10 en bleu) et le passage 11 de la phase de test (en gris).

CHAPITRE 1

Si la lignée n'a pas d'effet sur les variations intra-individuelles entre ces deux passages (« Passages x Lignées » : $F_{(1, 424)} = 0.119$; $P = 0.73$) l'étude des variations interindividuelles montrent un effet général de la variation génétique sur les performances des individus lors du passage de test (« Lignée » : $F_{(1, 424)} = 6.859$; $P = 0.009$; « Lignée x Taille du groupe » : $F_{(1, 424)} = 5.684$; $P = 0.018$).

D'après la [figure 17](#), le changement d'arène lors de la phase de test a un effet sur les performances des individus Sitter pour de très faibles tailles de groupe, de 1 à 2 individus. Ce résultat témoigne de la capacité d'utilisation des informations personnelles par les individus Sitter lorsque l'information sociale est inexistante ou réduite. Les repères spatiaux étant inversés dans l'arène de la phase de test par rapport à l'arène de la phase d'apprentissage, les individus utilisant cette source d'informations mettent plus de temps à localiser la zone « refuge ». Cependant, dès que la taille du groupe est supérieure à 2 individus, l'effet du changement d'arène diminue fortement suggérant que les individus utilisent alors majoritairement l'information sociale apportée par les individus du groupe dont l'information personnelle est toujours valide. Lorsque leur information personnelle est en conflit avec l'information sociale du groupe, les individus Sitter semblent privilégier l'information sociale.

On observe ce même effet du changement d'arène chez les individus Rover pour des groupes de 1 à 5 individus. Les individus Rover utilisent donc préférentiellement l'information personnelle lorsque le nombre d'individus informateurs est réduit ce qui affecte leur performance lors de la phase de test. Dès que la taille du groupe devient plus importante (au-delà de 5 individus), l'effet du changement d'arène n'est plus visible témoignant de l'utilisation préférentielle de l'information sociale lorsque le nombre d'informateurs devient important. Ce résultat semble contredire les observations faites au cours de précédentes expériences menées avec 10 individus et dans lesquelles les groupes de 10 drosophiles Rover étaient perturbées par le changement d'arène. Mais les résultats ne sont pas réellement comparables car en ajoutant un fil chauffant à 60°C dans ce dispositif, on a réduit les possibilités de thigmotaxie et le renforcement négatif plus important entraîne un stress supplémentaire pour les drosophiles. Une précédente étude a montré que l'augmentation de la température ambiante (comme c'est le cas avec le fil chauffant) entraînait une augmentation de la vitesse de déplacement des drosophiles et de leur activité (A. Chen et al. 2011). Il est probable que l'augmentation du renforcement négatif nous empêche d'observer les différences entre les individus Rover et Sitter et le véritable effet de la taille du groupe.

Sans comparaisons possibles avec les précédentes expériences, ces résultats soulignent cependant une interaction entre la taille du groupe et les variations génétiques sur les performances d'utilisation des informations par les drosophiles.

5 Discussion

La présente étude met en évidence une influence génétique sur la variation de l'équilibre entre utilisation des informations personnelles et sociales. Les résultats montrent que les individus Rover augmentent leur capacité à détecter la zone « refuge » au cours de la phase d'apprentissage en associant sa position avec les repères spatiaux visuels ; ils semblent moins sensibles au contexte social. Au contraire, les individus Sitter ne montrent pas autant d'amélioration de leur capacité à localiser la zone « refuge » lorsqu'ils sont entraînés seuls mais montrent une importante facilitation sociale quand ils sont en groupe.

Deux hypothèses plausibles et non exclusives peuvent expliquer le fait que les drosophiles Sitter réussissent mieux dans un contexte de recherche en groupe. Premièrement, il est possible que les drosophiles Sitter soient plus aptes à utiliser les informations sociales que les drosophiles Rover. C'est-à-dire qu'elles porteraient progressivement plus d'attention à la position et au comportement des autres individus présents dans l'arène. Devant la réussite des individus à trouver la zone refuge au cours des passages, les individus Sitter associeraient leur position comme un indice fiable de la localisation de la zone « refuge ». Selon cette hypothèse, les drosophiles Sitter se fient davantage à l'information sociale que les individus Rover. Deuxièmement, il est possible que le comportement des individus Sitter change de façon visible lorsqu'elles entrent dans la zone froide et que les autres drosophiles apprennent à associer ce changement de comportement avec la localisation de la zone « refuge ». Selon cette hypothèse, le comportement des individus Rover ne changerait pas de manière aussi marquée. Les différences observées ne résulteraient donc pas d'une différence d'utilisation de l'information sociale entre les individus Rover et Sitter, mais d'une différence de production de cette information sociale par inadvertance. Une étude théorique a montré notamment un lien entre la variation de production d'informations et la personnalité des individus (Botero et al. 2010). Il en résulte un polymorphisme de production d'informations au sein d'une population comme pour l'hirondelle rustique chez qui l'allocation des ressources varie pour produire l'ornementation des plumes chez des

CHAPITRE 1

mâles de même qualité (Muñoz *et al.* 2008). Chez les drosophiles, les phéromones constituent un signal de communication très important dont la production peut être contrôlée par les facteurs génétiques (Ferveur 2005). On peut supposer qu'une variation qualitative ou quantitative de production de ces signaux chimiques pourrait expliquer les différences observées entre les individus Rover et Sitter. Pour déterminer la validité de ces hypothèses (non exclusives), il serait intéressant de tester les performances d'apprentissage spatial d'un individu Rover ou Sitter alternativement dans un groupe de Rover ou de Sitter. De cette façon, si les performances des individus varient en fonction du génotype du groupe on pourrait conclure sur une variation de production d'informations. Dans le cas contraire, l'hypothèse d'une différence de sensibilité et de perception des informations sociales seraient privilégiée.

Que la différence génotypique de ce comportement affecte l'utilisation ou la production (ou les deux) d'informations sociales, ces expériences démontrent que les individus Sitter entraînés en groupe ont de meilleures performances que les individus isolés, comme l'ont montré de précédentes études sur les avantages des comportements collectifs sur les actions individuelles (Couzin 2009; Morand-Ferron et Quinn 2011).

L'étude des stratégies de recherche permet d'expliquer en partie l'amélioration des performances des individus en groupe. D'une part les individus Rover et Sitter effectuent moins de thigmotaxie lorsqu'ils sont en groupe, ils s'approchent davantage du centre de l'arène et parcourent de plus petites distances. Ces résultats reflètent une facilitation sociale de la recherche en groupe. D'autre part, l'augmentation des stratégies de recherches spatiales et non spatiales lors de l'apprentissage est en accord avec l'apprentissage des informations qu'elles soient personnelles ou sociales et favorise donc l'efficacité de la recherche en groupe. L'évolution des stratégies de recherche selon le contexte social témoigne de la facilitation sociale et concorde avec l'amélioration des performances d'apprentissage des individus.

Cependant, si les variations de stratégies de recherche permettent de comprendre en partie l'évolution des performances en fonction du contexte social, elles ne permettent pas d'expliquer les différences d'utilisation des informations personnelles et sociales. Le fait que les individus utilisent plus de stratégies de recherches spatiale et non spatiale ne permet pas de déterminer le type d'information utilisé. Qu'elles soient tirées de l'observation des repères spatiaux ou de l'observation d'autres individus, ces informations guident toutes vers une même zone. Il n'est donc pas surprenant de ne pas

CHAPITRE 1

observer de différences de stratégies de recherche entre les individus Rover et Sitter mais bien un effet de la variation de l'expression du gène *foraging* sur l'utilisation des informations personnelles et sociales.

Les différences d'utilisation des informations personnelles et sociales peuvent dépendre de leurs coûts relatifs. Lorsque les individus Sitter sont isolés, leur performance d'apprentissage est beaucoup plus faible et s'améliore très efficacement lorsqu'ils bénéficient de l'information sociale en groupe. D'un autre côté, les individus Rover réussissent bien à apprendre la localisation de la zone « refuge » lorsqu'ils sont isolés en utilisant l'information personnelle. La présence d'autres individus apporte peu d'amélioration.

Il est important de noter que la différence observée entre les individus Rover et Sitter n'est pas due à une simple différence innée de tendance d'agrégation. Lorsque les individus Rover et Sitter sont naïfs, au cours du premier passage, leurs performances sont équivalentes. C'est seulement au cours des différents passages que les drosophiles Sitter augmentent progressivement leur utilisation de l'information sociale. Comment les individus estiment leur performance, la valeur des différentes sources d'information et la nature du mécanisme neural sous-jacent qui permet ce choix comportemental restent des questions à élucider. Il semble cependant que le nombre d'informateurs soient un paramètre important dans le choix de l'une ou l'autre source d'information. Mais la qualité de ce paramètre n'est pas estimée de la même manière chez les deux lignées génétiques étudiées.

Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse selon laquelle les variants alléliques qui favorisent la vie en groupe et les interactions sociales récurrentes, tels que l'allèle *for^S* chez la drosophile (Bell et Tortorici 1987; Pereira et Sokolowski 1993), peuvent être associés avec une augmentation de l'utilisation et/ou de la production d'informations sociales. On s'attend à observer une coévolution des gènes qui favorisent l'utilisation des informations sociales et de ceux qui favorisent la vie en groupe car ils s'impactent positivement l'un l'autre. De précédentes études ont montré que le bénéfice de l'utilisation des informations sociales augmente avec le nombre « d'informateurs » qui est influencé par les gènes qui favorisent les interactions sociales (Morand-Ferron et Quinn 2011; Liker et Bókony 2009; Simons 2004; Ward *et al.* 2011). Réciproquement, les bénéfices des interactions sociales sont plus importants quand l'utilisation des informations sociales augmente (Danchin *et al.* 2004; Valone 2007; Danchin et Wagner

CHAPITRE 1

1997). L'étude de ce type d'interaction entre les gènes qui favorisent les interactions sociales et ceux qui influencent l'utilisation des informations sociales participe à la compréhension de l'évolution visiblement concomitante de la socialité et de la culture dans le monde animal (Danchin *et al.* 2004; Rieucau et Giraldeau 2011; Laland *et al.* 2011). Des modèles d'études quantitatives prédisent que l'évolution phénotypique peut être grandement facilitée par des interactions positives réciproques entre différents traits (Moore *et al.* 1997; Bailey 2012; McGlothlin *et al.* 2010; Wolf et Moore 1999). Autrement dit, des gènes qui influencent des traits phénotypiques présentant des effets très étendus peuvent indirectement influencer d'autres traits et ainsi avoir d'importantes conséquences évolutives.

Ce chapitre illustre aussi l'avantage de la stratégie d'utilisation des informations sociales dans un environnement variable. Dans cette expérience, comme la température du sol est maintenue constante, pendant la phase de test, ce dernier passage peut simuler un changement environnemental rapide, avec une localisation correcte de la zone cible dans le quadrant opposé pendant la phase de test par rapport à la phase d'apprentissage. On observe que l'importance relative de l'information sociale pour les drosophiles Sitter leur permet de modifier rapidement leur réponse vers la bonne zone, alors que les individus Rover subissent un coût en passant plus de temps à chercher dans une zone devenue chaude. La prévisibilité de l'environnement est particulièrement importante lorsque l'on veut évaluer les coûts et bénéfices de l'utilisation des informations personnelles *versus* sociales (Deygout *et al.* 2010). Le comportement collectif est le résultat d'une combinaison entre la tendance à former un groupe et l'utilisation des informations sociales disponibles dans ce groupe. L'utilisation de ces informations favorise des prises de décision plus précises dans des situations très incertaines (Krause *et al.* 2010; Couzin 2009). Dans un contexte d'hétérogénéité spatiale, il est probable que des nouveaux arrivants copient le comportement des individus déjà présents. Paradoxalement, dans notre expérience, les individus Rover qui sont plus susceptibles d'être « immigrants » étant donné leur comportement de recherche de nourriture plus solitaire et actif, ne portent pas davantage d'attention aux informations sociales contrairement aux individus Sitter.

La plupart des études mettent en évidence un compromis entre l'utilisation des informations personnelles *versus* sociales (Kendal *et al.* 2005a; Valone 2007; Rieucau et Giraldeau 2011). Dans le cas de *Drosophila melanogaster*, le gène *foraging* n'influence probablement pas directement ce compromis. D'une part, notre expérience suggère que

CHAPITRE 1

le polymorphisme génétique du gène *foraging* n'est pas strictement associé à l'utilisation de l'une ou l'autre forme d'informations. Les individus Sitter sont aussi capables d'utiliser les informations personnelles (similaire au phénotype de « l'apprenant social critique », (Enquist *et al.* 2007)), et les individus Rover peuvent aussi bénéficier de la présence d'autres individus pendant la phase d'apprentissage (semblable au phénotype de « l'apprenant social conditionné » , (Rendell *et al.* 2010)). D'autre part, il a été montré précédemment que le polymorphisme du gène *foraging* était fortement pléiotropique. La fréquence allélique du locus *for* est donc sous différentes pressions de sélection et, en tant que tel, ne peut pas refléter directement un possible compromis entre l'utilisation des informations personnelles et sociales chez la drosophile.

La nature pléiotropique du locus *for* (Fitzpatrick et Sokolowski 2004; Sokolowski 2001; Fitzpatrick *et al.* 2007) illustre la nature intriquée de l'évolution des traits physiologiques, cognitifs et sociaux. Le fait que ce locus *for*, isolé à l'origine pour sa régulation du comportement de recherche de nourriture (Osborne *et al.* 1997; Sokolowski 1998) impacte aussi l'utilisation des informations sociales n'est pas surprenant. Nos résultats montrent une forte interaction entre les facteurs génétiques et l'environnement social et appelle à une réévaluation des précédentes conclusions sur l'effet du polymorphisme du gène *foraging* sur l'apprentissage, car les tests d'apprentissage sont généralement menés séparément sur des individus seuls (Z. Wang *et al.* 2008) ou en groupe (Mery *et al.* 2007).

Ce travail est une première tentative pour faire le lien entre un polymorphisme génétique naturel, un processus d'apprentissage écologiquement pertinent et le contexte social dans lequel le processus d'apprentissage a lieu. Cette étude illustre le fait que des variants alléliques peuvent interagir avec le contexte social pour entraîner une boucle de rétroaction positive entre le comportement de formation d'un groupe et l'utilisation des informations sociales. Ce sont les ingrédients basiques pour une sélection naturelle des traits de socialité et de culture.

Références

- Bailey Nathan W. 2012. « Evolutionary models of extended phenotypes ». *Trends in Ecology & Evolution* 27 (10): 561-69.
- Bell WJ., et Tortorici C. 1987. « Genetic and non-genetic control of search duration in adults of two morphs of *Drosophila melanogaster* ». *Journal of Insect Physiology* 33 (1): 51-54.
- Botero CA., Pen I., Komdeur J., et Weissing FJ. 2010. « The evolution of individual variation in communication strategies: individual variation in communication ». *Evolution* 64 (11): 3123-33.
- Branson K., Robie AA., Bender J., Perona P. et Dickinson MH. 2009. « High-Throughput Ethomics in Large Groups of *Drosophila* ». *Nature Methods* 6 (6): 451-57.
- Chabaud MA., Isabel G., Kaiser L., et Preat T. 2009. « Social Facilitation of Long-Lasting Memory Retrieval in *Drosophila* ». *Current Biology* 19 (19): 1654-59.
- Chen A., Krame EF., Purpura L., Krill JL., Zars T. et Dawson-Scully K. 2011. « The Influence of Natural Variation at the Foraging Gene on Thermotolerance in Adult *Drosophila* in a Narrow Temperature Range ». *Journal of Comparative Physiology A* 197 (12): 1113-18.
- Couzin Iain D. 2009. « Collective cognition in animal groups ». *Trends in Cognitive Sciences* 13 (1): 36-43.
- Danchin E., Giraldeau LA., Valone TJ., et Wagner RH. 2004. « Public Information: From Nosy Neighbors to Cultural Evolution ». *Science* 305 (5683): 487-91.
- Danchin E., et Wagner RH. 1997. « The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives ». *Trends in Ecology & Evolution* 12 (9): 342-47.
- Deygout C., Gault A., Duriez O., Sarrazin F., et Bessa-Gomes C.. 2010. « Impact of Food Predictability on Social Facilitation by Foraging Scavengers ». *Behavioral Ecology* 21 (6): 1131-39.
- Enquist M., Eriksson K, et Ghirlanda S. 2007. « Critical Social Learning: A Solution to Rogers's Paradox of Nonadaptive Culture ». *American Anthropologist* 109 (4): 727-34.
- Ferveur Jean-François. 2005. « Cuticular Hydrocarbons: Their Evolution and Roles in *Drosophila* Pheromonal Communication ». *Behavior Genetics* 35 (3): 279-95.
- Fitzpatrick MJ., Feder E., Rowe L., et Sokolowski MB. 2007. « Maintaining a Behaviour Polymorphism by Frequency-Dependent Selection on a Single Gene ». *Nature* 447 (7141): 210-12.
- Fitzpatrick MJ., et Sokolowski MB. 2004. « In Search of Food: Exploring the Evolutionary Link Between cGMP-Dependent Protein Kinase (PKG) and Behaviour ». *Integrative and Comparative Biology* 44 (1): 28-36.
- Foucaud J., Burns JG., et Mery F. 2010. « Use of Spatial Information and Search Strategies in a Water Maze Analog in *Drosophila Melanogaster* ». Édité par Troy Zars. *PLoS ONE* 5 (12): e15231.
- Garthe A., Behr J., et Kempermann G. 2009. « Adult-Generated Hippocampal Neurons Allow the Flexible Use of Spatially Precise Learning Strategies ». *PLoS ONE* 4 (5): e5464.

CHAPITRE 1

- Gioia A. et Zars T. 2009. « Thermotolerance and Place Memory in Adult Drosophila Are Independent of Natural Variation at the Foraging Locus ». *Journal of Comparative Physiology A* 195 (8): 777-82.
- Giraldeau LA., Valone TJ, et Templeton JJ. 2002. « Potential Disadvantages of Using Socially Acquired Information ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 357 (1427): 1559-66.
- Heinrich B. 1993. « Insect Learning - Ecological and Evolutionary Perspectives - Papaj,dr, Lewis,ac ». *Science* 260 (5108): 705-6.
- Hoare DJ., Couzin ID., Godin GJ., et Krause J.. 2004. « Context-dependent group size choice in fish ». *Animal Behaviour* 67 (1): 155-64.
- Hoppitt W. et Laland KN. 2008. « Chapter 3 Social Processes Influencing Learning in Animals: A Review of the Evidence ». In *Advances in the Study of Behavior*, édité par Timothy J. Roper, Marc Naguib, Katherine E. Wynne-Edwards, Chris Barnard and John C. Mitani H. Jane Brockmann, 38:105-65. Academic Press.
- Jahn-Eimermacher A., Lasarzik I., et Raber J. 2011. « Statistical analysis of latency outcomes in behavioral experiments ». *Behavioural Brain Research* 221 (1): 271-75.
- Janus Christopher. 2004. « Search Strategies Used by APP Transgenic Mice During Navigation in the Morris Water Maze ». *Learning & Memory* 11 (3): 337-46.
- Kendal RL., Coolen I., van Bergen Y., et Laland KN. 2005. « Trade-Offs in the Adaptive Use of Social and Asocial Learning ». In *Advances in the Study of Behavior*, édité par Charles T. Snowdon, Timothy J. Roper, H. Jane Brockmann, and Marc Naguib Peter J. B. Slater, 35:333-79. Academic Press.
- Krause J. et Ruxton GD. 2002. *Living in Groups*. OUP Oxford.
- Krause J., Ruxton GD. et Krause S. 2010. « Swarm intelligence in animals and humans ». *Trends in Ecology & Evolution* 25 (1): 28-34.
- Laland KN., Atton N., et Webster MM. 2011. « From Fish to Fashion: Experimental and Theoretical Insights into the Evolution of Culture ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 366 (1567): 958-68.
- Liker A. et Bókony V. 2009. « Larger Groups Are More Successful in Innovative Problem Solving in House Sparrows ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (19): 7893-98.
- Lipp HP. et Wolfer DP. 1998. « Genetically modified mice and cognition ». *Current Opinion in Neurobiology* 8 (2): 272-80.
- McGlothlin JW., Moore AJ., Wolf JB. et Brodie III ED. 2010. « Interacting Phenotypes and the Evolutionary Process. Iii. Social Evolution ». *Evolution* 64 (9): 2558-74.
- Mery F., Belay AT., So AKC., Sokolowski MB. et Kawecki TJ. 2007. « Natural Polymorphism Affecting Learning and Memory in Drosophila ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (32): 13051-55.
- Moore AJ., Brodie III ED. et Wolf JB. 1997. « Interacting Phenotypes and the Evolutionary Process: I. Direct and Indirect Genetic Effects of Social Interactions ». *Evolution* 51 (5): 1352-62.

CHAPITRE 1

- Morand-Ferron J. et Quinn JL. 2011. « Larger Groups of Passerines Are More Efficient Problem Solvers in the Wild ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (38): 15898-903.
- Muñoz A., Aparicio JM. et Bonal R. 2008. « Male Barn Swallows Use Different Resource Allocation Rules to Produce Ornamental Tail Feathers ». *Behavioral Ecology* 19 (2): 404-9.
- Ofstad TA., Zuker CS. et Reiser MB. 2011. « Visual Place Learning in *Drosophila Melanogaster* ». *Nature* 474 (7350): 204-7.
- Osborne KA., Robichon A., Burgess E., Butland S., Shaw RA., Coulthard A., Pereira HS., Greenspan RJ., et Sokolowski MB. 1997. « Natural Behavior Polymorphism Due to a cGMP-Dependent Protein Kinase of *Drosophila* ». *Science* 277 (5327): 834-36.
- Pereira HS. et Sokolowski MB. 1993. « Mutations in the Larval Foraging Gene Affect Adult Locomotory Behavior after Feeding in *Drosophila Melanogaster* ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90 (11): 5044-46.
- Rendell L., Fogarty L. et Laland KN. 2010. « Rogers' Paradox Recast and Resolved: Population Structure and the Evolution of Social Learning Strategies ». *Evolution* 64 (2): 534-48.
- Rieucou G. et Giraldeau LA. 2011. « Exploring the Costs and Benefits of Social Information Use: An Appraisal of Current Experimental Evidence ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 366 (1567): 949-57.
- Robinson GE., Fernald RD. et Clayton DF. 2008. « Genes and Social Behavior ». *Science* 322 (5903): 896-900.
- Simons Andrew M. 2004. « Many wrongs: the advantage of group navigation ». *Trends in Ecology & Evolution* 19 (9): 453-55.
- Sokolowski Marla B. 1998. « Genes for Normal Behavioral Variation: Recent Clues from Flies and Worms ». *Neuron* 21 (3): 463-66. doi:10.1016/S0896-6273(00)80556-5.
- Sokolowski Marla B. 2001. « *Drosophila*: Genetics Meets Behaviour ». *Nature Reviews Genetics* 2 (11): 879-90.
- Sokolowski Marla B. 2010. « Social Interactions in "Simple" Model Systems ». *Neuron* 65 (6): 780-94.
- Therneau TM. et Grambsch PM. 2000. *Modeling Survival Data: Extending the Cox Model*. Springer Science & Business Media.
- Valone Thomas J. 2007. « From Eavesdropping on Performance to Copying the Behavior of Others: A Review of Public Information Use ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 (1): 1-14.
- Wang Z., Pan Y., Li W., Jiang H., Chatzimanolis L., Chang J., Gong Z. et Li Liu. 2008. « Visual Pattern Memory Requires Foraging Function in the Central Complex of *Drosophila* ». *Learning & Memory* 15 (3): 133-42.
- Ward AW., Herbert-Read JE., Sumpter DJT., et Krause J. 2011. « Fast and Accurate Decisions through Collective Vigilance in Fish Shoals ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108 (6): 2312-15.
- Wolfer DP., Madani R., Valenti P. et Lipp HP. 2001. « Extended analysis of path data from mutant mice using the public domain software Wintrack ». *Physiology & Behavior, Molecular Behavior Genetics of the Mouse*, 73 (5): 745-53.

CHAPITRE 1

Wolf JB., Brodie III ED. et Moore AJ. 1999. « Interacting Phenotypes and the Evolutionary Process. II. Selection Resulting from Social Interactions. » *The American Naturalist* 153 (3): 254-66.

· CHAPITRE 2 ·

Variations génétiques et plasticité des comportements d'agrégation

Résumé

L'agrégation est l'un des phénomènes les plus répandus dans le monde animal et peut témoigner du degré de socialité des individus. Les variations environnementales et la présence d'individus con-spécifiques peuvent influencer le choix de l'habitat, d'un site de reproduction ou encore d'un site de nourriture et conduire à une distribution hétérogène des individus. La densité de la population, l'attractivité ou l'agressivité des individus, la sensibilité des individus aux indices sociaux ; tous ces paramètres peuvent influencer les interactions entre les individus et par conséquent la formation d'agrégats au sein d'une population. Se pose alors la question relative aux facteurs environnementaux et génétiques qui peuvent jouer un rôle dans l'agrégation des individus.

Ce second chapitre s'intéresse aux effets d'un polymorphisme génétique associé au gène *foraging* et de la variation de l'environnement social sur la formation d'agrégats chez *Drosophila melanogaster*. La variation de l'environnement social comprend à la fois une variation de la taille du groupe (simulant la densité de la population) et la variation de la composition génétique de ce groupe.

Dans un premier temps, des groupes homogènes d'individus Rover ou Sitter exclusivement sont placés dans l'arène avec un choix entre deux zones refuges de taille et de température identiques. Cette expérience permet de tester l'effet de l'interaction entre le polymorphisme génétique et la densité de la population sur le comportement d'agrégation des individus.

Dans une seconde expérience, le comportement d'agrégation des individus est testé dans des groupes hétérogènes composés en proportion variable d'individus Rover et Sitter permettant de déterminer l'effet de la composition du groupe sur la formation des agrégats.

Un modèle mathématique a été développé à partir des résultats d'une expérience préliminaire mesurant le comportement des individus Rover ou Sitter dans des groupes de taille variable en présence d'une unique zone refuge. Ce modèle mathématique a permis de déterminer les paramètres d'agrégation des individus Rover et Sitter et d'expliquer les résultats obtenus par les données expérimentales.

Les résultats témoignent d'un comportement d'agrégation chez la drosophile et montrent un effet du polymorphisme génétique sur la formation des agrégats. Les individus Sitter

CHAPITRE 2

sont attirés par la zone refuge la plus occupée alors que les individus Rover semblent distribués aléatoirement entre les deux zones. Grâce à cette étude, on a pu mettre en évidence un effet de la composition génétique du groupe sur le comportement collectif.

1 Introduction

Le comportement d'agrégation est l'un des comportements les plus représentés dans le règne animal (Krause et Ruxton 2002) formant des groupes de 2 individus à plusieurs millions d'individus. On peut l'observer aussi bien chez les mammifères que chez les insectes dans une grande diversité de structures spatiales et de stabilités temporelles. L'agrégation est définie comme un regroupement temporel et spatial d'individus conduisant à une plus forte densité qu'aux alentours (Camazine *et al.* 2003). Il peut s'agir d'agrégats éphémères formés lors de la prise de nourriture, lors de la reproduction ou encore sous la pression de prédation (Morrell et James 2008). Les agrégats peuvent être coopératifs permettant d'optimiser d'un point de vue énergétique certains comportements comme les soins aux jeunes (Cockburn 2003) ou la chasse et la recherche de nourriture. Enfin il existe aussi une forme d'agrégation très stable et structurée chez les espèces dites eu-sociales vivant en colonies (Duffy *et al.* 2000). Les regroupements d'animaux ne sont pas organisés de la même manière et les liens entre les individus peuvent être de degrés très variables selon le type d'agrégation (Wilson 1975). L'agrégation reflète le niveau de socialité le plus bas formant des agrégats d'individus sans lien de parenté particulier et dans lesquels chaque individu peut tirer profit du groupe.

Quel que soit le niveau d'agrégation, en se regroupant, les individus peuvent profiter de certains avantages qui peuvent affecter leur fitness. La limitation de la prédation est sans doute l'un des facteurs les plus connus et répandus pour expliquer l'agrégation chez les animaux. Le regroupement permet une dilution du risque de capture par individu, une vigilance démultipliée ou la confusion des prédateurs face à la masse (Turner et Pitcher 1986). La vie en groupe permet aussi un rapprochement des partenaires sexuels (Morrell et James 2008) et facilite les accouplements ou la rencontre des gamètes lors d'une reproduction externe. Elle peut aussi faciliter les interactions sociales favorisant l'utilisation des informations sociales (West *et al.* 2007) qui affectent les coûts énergétiques. Tous ces avantages ont été théorisés sous le terme d'effet Allee (Allee 1931) qui définit tout gain de fitness tiré par un individu en lien avec la taille de la population dont il fait partie. Mais lorsque la taille du groupe augmente, les individus peuvent aussi subir des coûts tels que la compétition pour les ressources, l'attraction des prédateurs ou la propagation des pathogènes affectant directement et négativement leur fitness (Parrish et Edelstein-Keshet 1999). Cette balance entre coûts et bénéfices conduit à la variation de

CHAPITRE 2

la composition du groupe dans le temps et selon les contextes entraînant un processus dynamique de formation et de scission des groupes.

Certaines études théoriques et expérimentales témoignent des influences de la taille du groupe, de la disponibilité des ressources et de la pression de prédation sur l'agrégation. Les comparaisons intra et interspécifiques se sont principalement focalisées sur l'impact des facteurs écologiques sur le degré d'agrégation (Sueur *et al.* 2011). Les variations intra-spécifiques de l'agrégation offrent une opportunité d'étudier les causes distales et proximales de ce trait social sans confondre avec les effets phylogénétiques. Comprendre les différents mécanismes sous-jacents cette variation intra-spécifique du comportement d'agrégation est nécessaire pour comprendre comment certaines espèces s'adaptent aux changements environnementaux. De nombreuses études sur les processus de prise de décision collective tels que l'agrégation considère que les groupes sociaux sont composés d'individus identiques et interchangeable. Les variations génétiques naturelles du comportement d'agrégation constituent un sujet d'étude très peu documenté malgré leur importance potentielle pour la compréhension de l'évolution des comportements et des origines biologiques de la socialité (Dussutour *et al.* 2008). En particulier, peu d'études se sont intéressées aux effets de la variation interindividuelle de la tendance d'agrégation au sein d'un groupe sur le comportement de chaque individu et le fonctionnement du groupe entier. Dans ce chapitre, utilisant *Drosophila melanogaster* comme modèle d'étude, on s'intéresse aux mécanismes sous-jacents du comportement d'agrégation. En utilisant les deux lignées naturelles Rover / Sitter on cherche à déterminer l'influence des interactions entre les variations génétiques et l'environnement social sur la dynamique d'agrégation.

Les variations génétiques des individus et l'influence de l'environnement social peuvent modifier les interactions entre les individus entraînant la variation de certains comportements (Sokolowski 2001). L'un des exemples le plus connus de l'étude de la variation génétique d'un comportement est celui de la recherche de nourriture chez la drosophile influencé par le polymorphisme du gène *foraging* (Sokolowski 1998). Dans la précédente étude, on a pu montrer que les individus Rover utilisaient davantage les informations personnelles acquises par observation ou interaction directe avec leur environnement physique alors que les individus Sitter utilisaient plus l'information sociale par observation ou interaction avec leurs congénères (Foucaud *et al.* 2013). Par conséquent, ces deux lignées semblent adéquates pour étudier les variations génétiques du comportement d'agrégation chez la drosophile.

CHAPITRE 2

Pour tester les effets des possibles interactions entre le polymorphisme associé au gène *foraging* et l'environnement social sur les comportements d'agrégation, nous avons utilisé une combinaison entre approche expérimentale et simulations. L'approche expérimentale peut mettre en évidence les corrélations entre les différentes variables étudiées mais ne permet pas la compréhension des relations de cause à effet et les mécanismes sous-jacents au phénomène d'agrégation. La modélisation de ces variables et la simulation artificielle de l'agrégation permet de déterminer les degrés de causalité qui existent entre les paramètres génétiques et environnementaux sous-jacents au processus d'agrégation.

L'agrégation est souvent mise en évidence expérimentalement par des tests de choix binaires. Face à deux sources d'hétérogénéité identiques, les individus peuvent se répartir de façon homogène en l'absence de phénomène social (50% d'individus sur chaque spot d'hétérogénéité) ou se répartir de façon hétérogène formant un agrégat dominant lorsque les individus interagissent et s'attirent. Pour cette expérience, les groupes de drosophiles ont été placés dans une arène chauffée à 30°C (stimulus aversif modéré) et peuvent se déplacer librement vers une des deux zones refuges maintenues à 25°C. Ce gradient de température reflète une hétérogénéité environnementale dans laquelle 25°C représente la température optimale pour les drosophiles et 30°C, une température tout à fait tolérée par les drosophiles mais suffisante pour jouer le rôle d'un faible renforcement négatif conduisant les drosophiles à se déplacer vers les zones refuges. L'objectif de cette étude est de déterminer si le comportement d'agrégation diffère entre les individus Rover et Sitter et comment le contexte social peut affecter l'agrégation.

La première partie de cette expérience permet de comparer les tendances d'agrégation entre les groupes d'individus Rover ou Sitter. On s'attend à ce que les drosophiles Sitter qui semblent plus sensibles aux interactions sociales montrent un niveau d'agrégation plus élevé que les drosophiles Rover. Dans un second temps, on s'intéresse aux interactions entre les individus des deux génotypes en analysant leurs comportements respectifs dans des groupes mixtes d'individus Rover et Sitter en proportion variable. Par cette expérience supplémentaire, on s'attend à ce que la composition génétique du groupe affecte le comportement d'agrégation. L'approche par simulation nous permet de déterminer les paramètres du comportement qui diffèrent entre les deux lignées et d'expliquer les résultats expérimentaux afin de comprendre l'origine du processus d'agrégation.

2 Matériel et méthodes

2.1 Protocole expérimental

Pour cette expérience, deux dispositifs expérimentaux de Heat Maze ont été utilisés (Foucaud *et al.* 2010) avec une ou deux zones refuges chacun à 25°C sur lesquelles les drosophiles peuvent se regrouper (Figure 18).

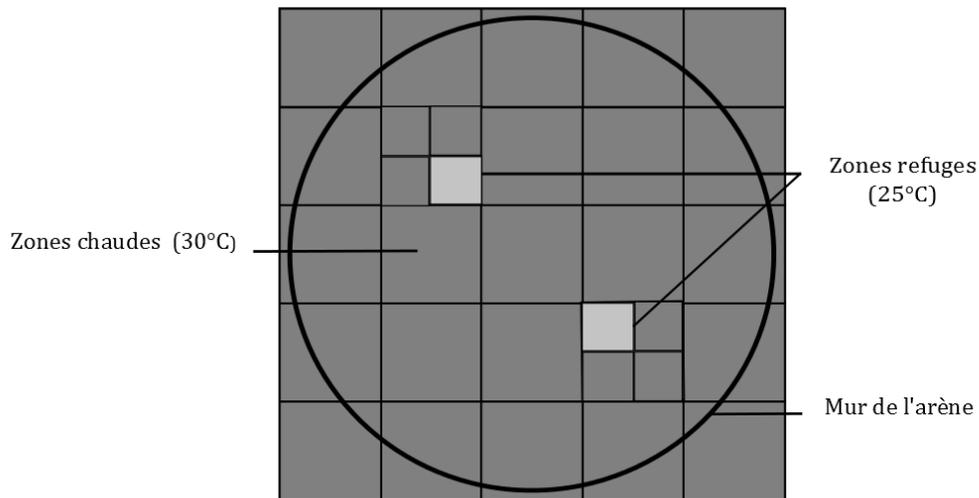


Figure 18 - Design expérimental : températures de la surface de l'arène

Les différents groupes de drosophiles sont placés simultanément dans l'un des deux quadrants dépourvus de zone refuge. Trois expériences ont été menées simultanément.

Dans la première expérience, le comportement des drosophiles Rover et Sitter est observé en présence d'une seule zone refuge avec des groupes homogènes composés exclusivement de drosophiles Rover ou Sitter et dont les tailles varient de 1 à 6 individus (18 réplicats).

Dans la seconde expérience, les drosophiles sont face à un test à choix binaire en présence de deux zones refuges. Les groupes homogènes composés d'individus Rover ou Sitter uniquement comprennent 1, 2, 6, 10, 20 ou 30 individus (15 réplicats). Chaque zone refuge supporte aisément 20 individus mais la taille de ces zones peut devenir un peu limitante pour 30 individus.

Dans une troisième expérience, les groupes testés en présence de deux zones refuges sont mixtes, composés de 20 individus en proportion variable de la lignée Rover ou Sitter. Pour

CHAPITRE 2

distinguer les individus Rover et Sitter au cours de cette expérience, les drosophiles Rover ou Sitter sont alternativement marquées par un point de couleur sur le thorax.

A la fin de chaque test, les drosophiles sont enlevées de l'arène et le sol de l'arène est nettoyé à l'eau claire. Pour chaque expérience, les comportements des drosophiles sont filmés pendant 20 minutes à l'aide d'une webcam. Tous les films obtenus pour les différentes tailles de groupe et lignées ont été analysés et pour chaque changement au cours des 20 minutes, le temps et le nombre d'individus sur les deux zones refuges ont été notés.

2.2 Description du modèle mathématique

Un modèle numérique (basé sur les simulations de Monte Carlo) a été développé afin de prédire la distribution des individus Rover et Sitter sur deux zones refuges lorsqu'ils sont dans des groupes mixtes. Le modèle est implémenté exclusivement par les paramètres déterminés à partir des données expérimentales. Trois compartiments sont considérés dans ce modèle : les deux zones refuges et le reste de l'arène. Au début de toute simulation, les drosophiles sont initialement en dehors des zones refuges.

Par l'utilisation de l'équation [1] (voir ci-après) avec les paramètres mesurés expérimentalement la simulation permet aux drosophiles présentes dans l'arène, pour chaque pas de temps, d'entrer dans une zone refuge. On fait l'hypothèse qu'il n'y a pas d'interactions sociales entre les individus en dehors des zones refuges qui pourraient influencer leurs comportements ou qu'elles sont négligeables et ainsi que la décision de rejoindre une zone ou non ne dépend pas de la population dans l'arène. La probabilité de choisir entre deux zones dépend de la différence du nombre d'individus agrégés sur chacune des zones refuges. Les mêmes probabilités ont été utilisées pour une différence de 10 individus ou plus entre les deux zones refuges. En présence d'un nombre équivalent de drosophiles sur chaque zone la probabilité de rejoindre l'une ou l'autre zone est de 0.5. La probabilité de quitter une zone refuge dépend aussi de la population présente sur la zone refuge. Les mêmes probabilités de quitter une zone refuge ont été utilisées pour les groupes de 10 ou plus d'individus. Une drosophile quittant une zone refuge entre dans le reste de l'arène mais ne passe pas directement sur l'autre zone refuge. A chaque pas de temps, le changement de compartiment au pas d'après dépend de la comparaison entre les probabilités calculées et un nombre aléatoire pris entre 0 et 1. L'échelle de temps a été préservée et 100 simulations ont été produites pour chaque condition.

CHAPITRE 2

Les simulations ont d'abord permis de déterminer la distribution des groupes de 10, 20 ou 30 individus Rover ou Sitter entre les deux zones refuges. Dans un second temps, elles ont permis de prédire la distribution des individus Rover et Sitter dans des groupes mixtes.

2.3 Analyses statistiques

Pour la partie expérimentale, la proportion d'individus sur la zone la plus occupée a été analysée grâce à un Modèle Linéaire Généralisé de données proportionnelles avec une distribution quasi-binomiale des erreurs et une fonction de lien Probit. Cette analyse permet de déterminer si les variations de l'environnement social (variation de la taille du groupe) et les variations génétiques du groupe (lignées Rover ou Sitter) affectent le comportement d'agrégation des drosophiles.

3. Résultats

3.1 Comportement d'agrégation d'un groupe homogène dans une expérience à choix unique

Dans la première expérience, 1 à 6 drosophiles ont été placées dans l'arène avec une seule zone refuge pendant 20 minutes. A partir des résultats expérimentaux, un modèle a été développé permettant de déterminer les paramètres d'agrégation propres aux individus Rover et Sitter séparément. Le modèle inclut deux paramètres principaux dépendant du nombre d'individus présents sur les zones refuges : la probabilité de quitter la zone refuge et la probabilité de rejoindre la zone refuge.

Afin d'évaluer la probabilité de quitter la zone refuge, deux données ont été mesurées : le temps passé par un individu sur la zone refuge et la durée de vie des agrégats de différentes tailles sur la zone refuge (les résultats obtenus pour un groupe de 4 individus exactement ont été utilisés pour déterminer la durée de vie d'un agrégat de 4 individus sur la zone refuge *etc.*). La durée de vie d'un agrégat est définie par l'arrivée ou le départ spontané d'une drosophile sur la zone refuge.

Les distributions du temps d'arrêt d'un individu seul (en analyse de survie) et de la durée de vie des agrégats sont caractérisées par une rapide décroissance suivie par une plus lente diminution. Ce résultat suggère que la probabilité de quitter un agrégat diminue avec le temps passé dans cet agrégat.

CHAPITRE 2

Par analogie avec des simulations mathématiques utilisées chez d'autres espèces (les cafards : (Canonge et al. 2009; Jeanson et Deneubourg 2007) ; les araignées (Mougenot, Combe, et Jeanson 2012)) la fraction expérimentale d'agrégats non dissouts est évaluée en fonction du temps par l'équation [1] :

$$F(t) = \frac{1}{\left(1 + \frac{t}{\beta}\right)^\alpha} \quad [1]$$

où α et β sont constants.

Grâce à cette première équation [1], on obtient la probabilité qu'un individu quitte la zone refuge par unité de temps ou qu'un agrégat soit dissout suite au départ spontané d'un individu :

$$P_{Leave} = \frac{\alpha}{\beta + t} \quad [2]$$

En accord avec un précédent travail, pour chaque lignée (Rover ou Sitter), les valeurs de α sont calculées pour chaque taille de groupe avec un coefficient β maintenu constant (Jeanson et Deneubourg 2007). Le coefficient α représente le taux de dissolution des agrégats mais n'informe pas sur la tendance d'un individu à quitter la zone refuge. Cette tendance est obtenue en divisant la valeur α par la taille de l'agrégat (Jeanson et Deneubourg 2007).

La fraction expérimentale d'individu seul sur la zone refuge et la fraction expérimentale d'agrégats non dissouts sont évaluées en fonction du temps par l'équation [1] avec un coefficient β constant pour chaque taille du groupe et chaque lignée. Les résultats de simulation utilisant un unique paramètre variable (α) coïncident avec les résultats expérimentaux obtenus pour les individus Rover et Sitter.

Pour les individus Rover et Sitter, la tendance individuelle à quitter la zone refuge diminue avec le nombre d'individus présents sur la zone refuge ([Figure 19](#)). Lorsqu'ils sont seuls, les individus Rover ont une plus forte probabilité de quitter la zone refuge que les individus Sitter. Cependant, pour les deux lignées considérées, cette probabilité diminue rapidement dès qu'il y a deux individus sur la zone refuge.

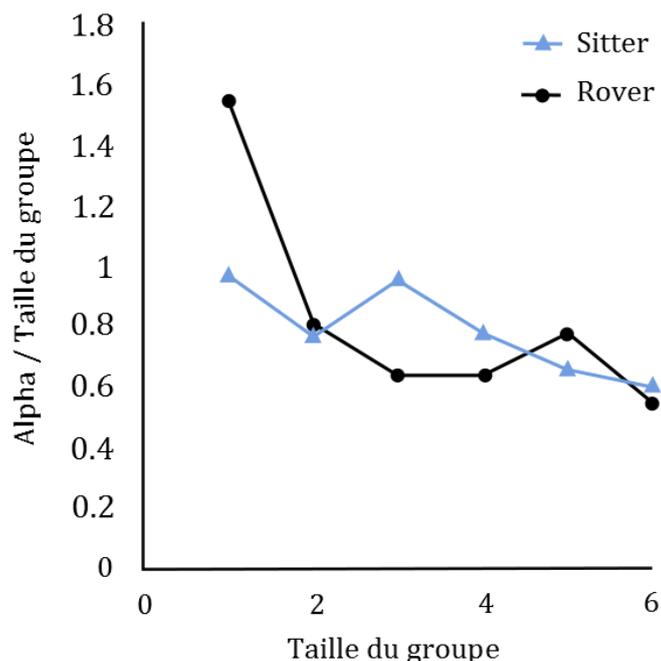


Figure 19 - Variation de la tendance à quitter une zone refuge en fonction de la taille du groupe dans une expérience avec une seule zone refuge.

3.2 Comportement d'agrégation d'un groupe homogène dans une expérience à choix binaire

Les individus Rover et Sitter ont d'abord été testés séparément au cours d'une expérience à choix binaire dans laquelle ils peuvent choisir entre deux zones refuges. Dans cette seconde expérience, afin de déterminer les effets de la densité de la population sur le comportement d'agrégation, 1, 2, 6, 10, 20 ou 30 individus Rover ou Sitter ont été placés dans l'arène présentant 2 zones refuges pendant 20 minutes.

3.2.1 Probabilité de rejoindre une zone refuge pour un individu seul

La probabilité individuelle de rejoindre une zone refuge est déterminée en plaçant une drosophile seule dans une arène présentant deux zones refuges. Des courbes de survies (Jahn-Eimermacher *et al.* 2011) de la durée passée par l'individu dans l'arène entre deux visites successives des zones refuges ont été calculées à l'aide de l'équation [1] (Figure 20).

Le nombre d'observations pour lesquelles la drosophile est en dehors des zones refuges diminue d'abord lentement témoignant de la faible proportion d'individus rejoignant l'une des deux zones. Après 50 secondes en revanche, la fraction expérimentale d'individu

CHAPITRE 2

seul qui rejoint une des deux zones augmente rapidement. Il est intéressant de noter que les drosophiles Rover semblent rejoindre une zone refuge plus rapidement que les drosophiles Sitter (α : Rover = 2.06 ; Sitter = 2.3).

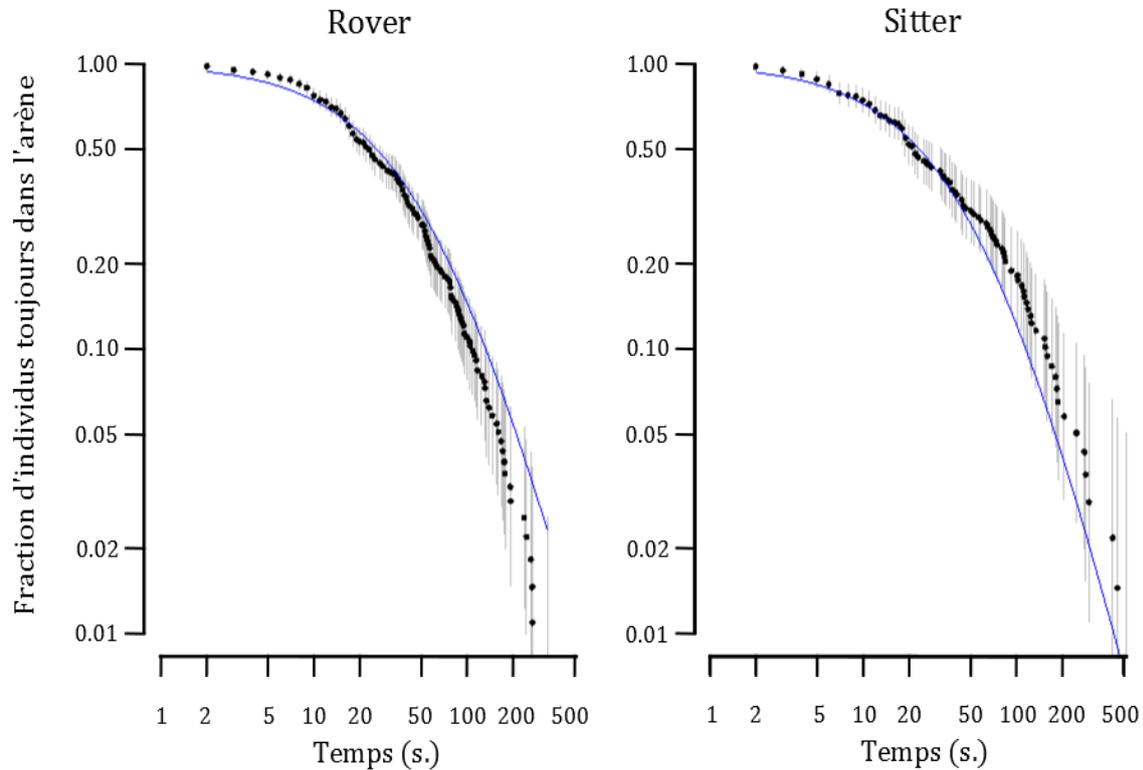


Figure 20 - Courbe de survie de la fraction expérimentale d'individus dans l'arène (hors zones refuges) en fonction du temps et pour les individus Rover et Sitter. En noir, les résultats expérimentaux (intervalle de confiance à $\pm 95\%$). En bleu, résultats obtenus par l'équation [1].

3.2.2 Probabilité de rejoindre une zone refuge en groupe

De façon intéressante, les drosophiles Rover et Sitter montrent des dynamiques d'agrégation différentes. Les individus Rover rejoignent une zone refuge plus rapidement que les individus Sitter ([Figure 21](#)) et cette différence s'accroît avec la taille du groupe.

3.2.3 Probabilité de choisir entre deux zones refuges

Afin de déterminer le degré d'agrégation des individus, le nombre d'individus présents sur chaque zone refuge est évalué à la fin de chaque expérience et la proportion d'individus sur la zone la plus occupée est utilisée comme résultat ([Figure 22](#)).

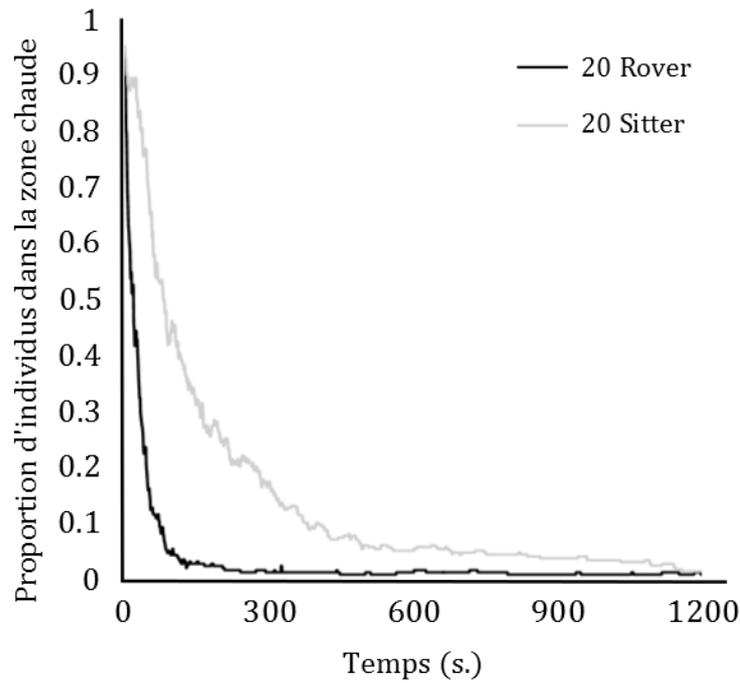


Figure 21 - Proportion d'individus en dehors des zones refuges (dans le reste de l'arène) en fonction du temps pour les groups de 20 drosophiles.

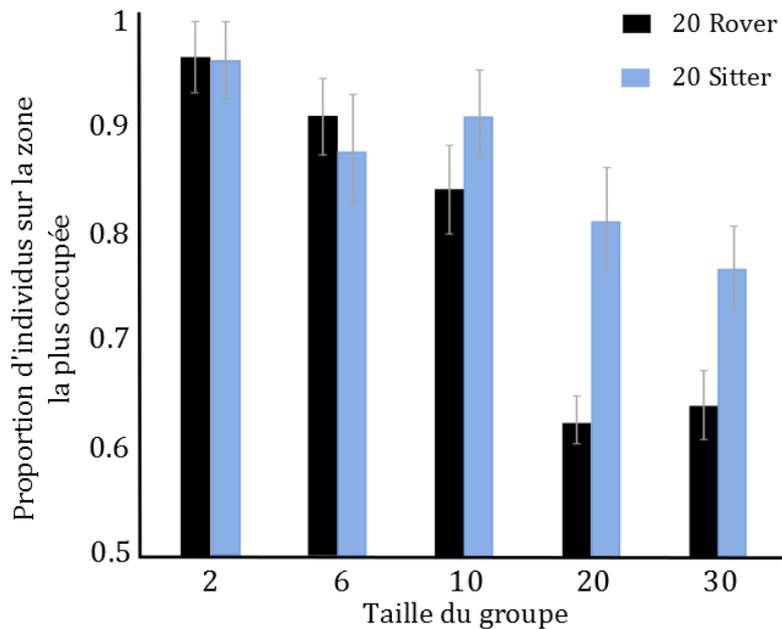


Figure 22 - Proportions d'individus sur la zone la plus occupée pour les individus Rover (noir) et Sitter (gris) en fonction de la taille du groupe.

Dans un groupe de 2 individus, les drosophiles Rover et Sitter présentent un haut degré d'agrégation puisqu'elles se regroupent toujours sur la même zone. La proportion d'individus sur la zone la plus occupée est négativement corrélée à la taille du groupe

CHAPITRE 2

(effet de la taille du groupe : $t = -5.902$; $P < 0.001$) suggérant que la tendance d'agrégation diminue significativement pour les individus qu'ils soient Rover ou Sitter lorsque la taille du groupe augmente. Pour de petites tailles de groupe (2 à 6 individus), la plupart des individus semblent s'agréger sur la même zone. Cependant, pour des tailles de groupe plus importantes, les individus Rover semblent se distribuer plus uniformément sur les deux zones refuges comparés aux individus Sitter qui ont tendance à s'agréger ensemble sur une seule zone (effet Lignée : $t = 3.769$; $P < 0.001$; [Figure 22](#)).

On retrouve une bonne concordance des résultats entre les simulations et les données expérimentales. On voit sur la [figure 23](#) que les simulations mathématiques donnent des résultats quantitativement satisfaisant par rapport aux résultats expérimentaux concernant la répartition des individus sur les deux zones refuges pour des groupes de 10, 20 ou 30 individus Rover et Sitter.

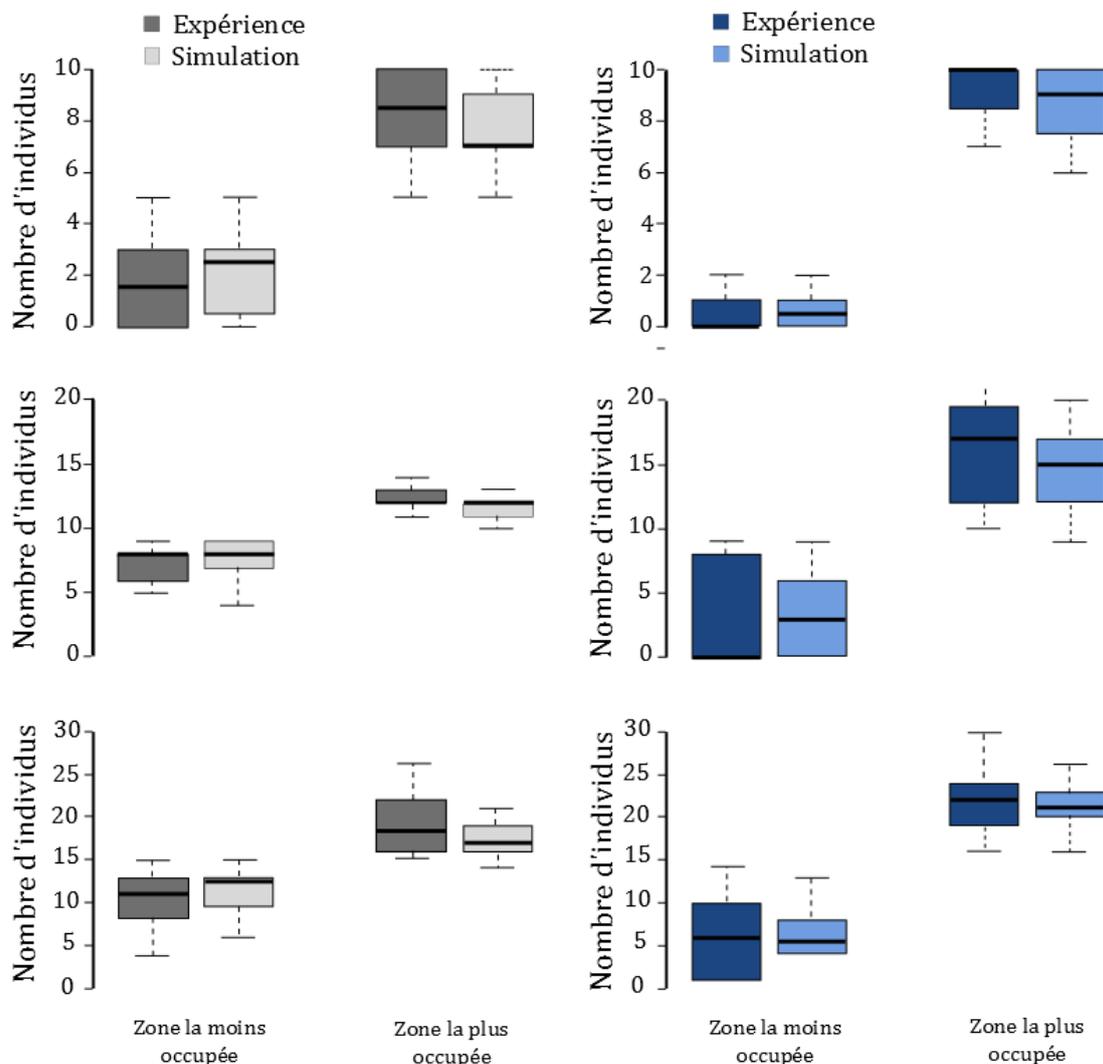


Figure 23 - Nombre d'individus sur les deux zones refuges à la fin de l'expérience et des simulations mathématiques ($t = 1200s$) pour des groupes de 10, 20 et 30 individus Rover (gris) et Sitter (en bleu).

CHAPITRE 2

Les résultats expérimentaux pour les groupes de 10, 20 ou 30 individus dans cette expérience à choix binaire ont été utilisés afin de déterminer la probabilité individuelle de choisir entre deux zones refuges en fonction du nombre d'individus déjà présents sur chaque zone. Pour chaque combinaison de nombres d'individus sur chaque zone (par exemple 2 drosophiles sur une zone et 4 sur l'autre), on a déterminé la proportion d'individus rejoignant chacune des zones refuges ([Figure 24](#)).

Pour les drosophiles Sitter, la probabilité de rejoindre la zone la plus occupée augmente linéairement lorsque la différence d'occupation des deux zones refuges augmente (Régression linéaire : $F_{1,8} = 26.48$; $P = 0.0009$; $R^2 = 0.74$). Pour les individus Rover en revanche, on n'observe pas d'augmentation de la probabilité de rejoindre la zone la plus occupée (Régression linéaire : $F_{1,8} = 0.35$; $P = 0.57$; $R^2 = -0.08$).

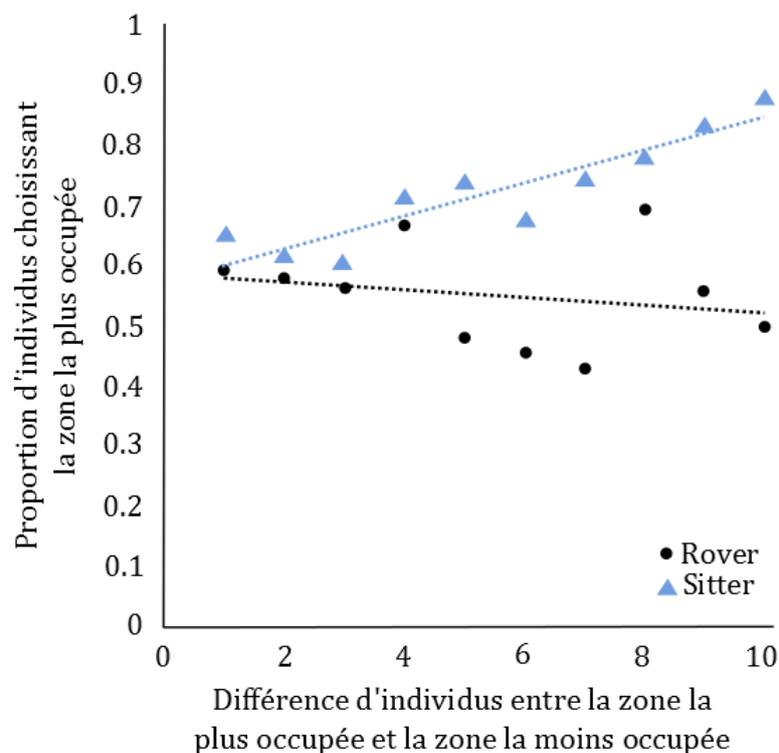


Figure 24 – Proportion d'individus rejoignant la zone la plus occupée en fonction de la différence du nombre d'individus déjà présents sur les deux zones refuges.

3.3 Le comportement d'agrégation dans un groupe de composition génétique mixte

Comment le comportement d'individus d'un génotype donné peut affecter le comportement d'individus d'un autre génotype en fonction de sa fréquence dans la population ? Dans la précédente étude, les individus Rover et Sitter étaient testés

CHAPITRE 2

séparément. On s'intéresse désormais à leur comportement d'agrégation lorsqu'ils sont dans un groupe mixte dont la proportion d'individus Rover et Sitter varie. On note de la précédente expérience que la plus grosse différence de comportement entre les individus Rover et Sitter était observée pour des groupes de 20 individus. En utilisant le même protocole, 5 groupes de composition différente sont testés : 20 Rover, 15 Rover et 5 Sitter ; 10 Rover et 10 Sitter, 5 Rover et 15 Sitter et 20 Sitter. A la fin de l'expérience (20 minutes), on note le nombre d'individus Rover et Sitter sur les deux zones refuges.

Le comportement d'agrégation dépend de la proportion d'individus Rover et Sitter dans le groupe. Plus la proportion de drosophiles Rover est importante, plus le temps requis pour rejoindre le groupe est court et moins les drosophiles tendent à s'agréger sur une même zone ($z = 4.3$; $P = 0.03$; [Figure 25a](#)). De plus l'asymétrie de la répartition des individus Rover et Sitter diminue linéairement avec la proportion d'individus Rover dans le groupe ([Figure 25b](#)).

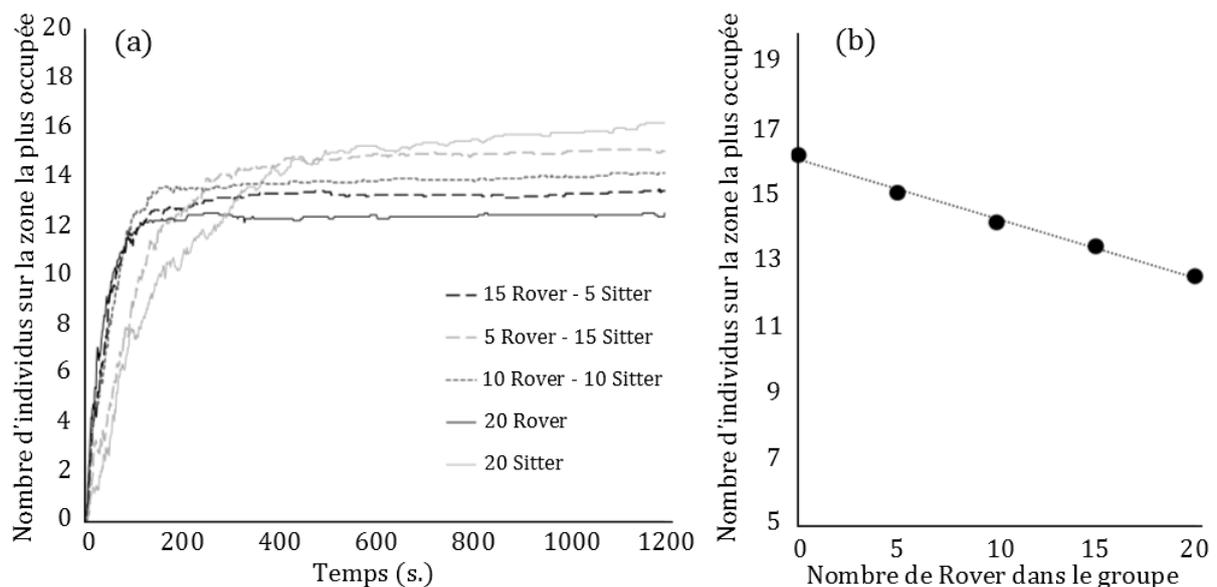


Figure 25 - (a) Proportion de drosophiles sur la zone la plus occupée en fonction du temps et de la composition du groupe. **(b)** Nombre d'individus sur la zone la plus occupée en fonction de la composition du groupe après 1200 s. d'expérience.

Il y a un très bon accord quantitatif entre les résultats expérimentaux et les simulations pour la distribution des individus Rover et Sitter en groupe mixte entre les deux zones refuges ([Figure 26](#)). Globalement, l'asymétrie de la répartition des individus augmente avec la proportion d'individus Sitter dans le groupe reflétant la répartition hétérogène des individus entre les deux zones.

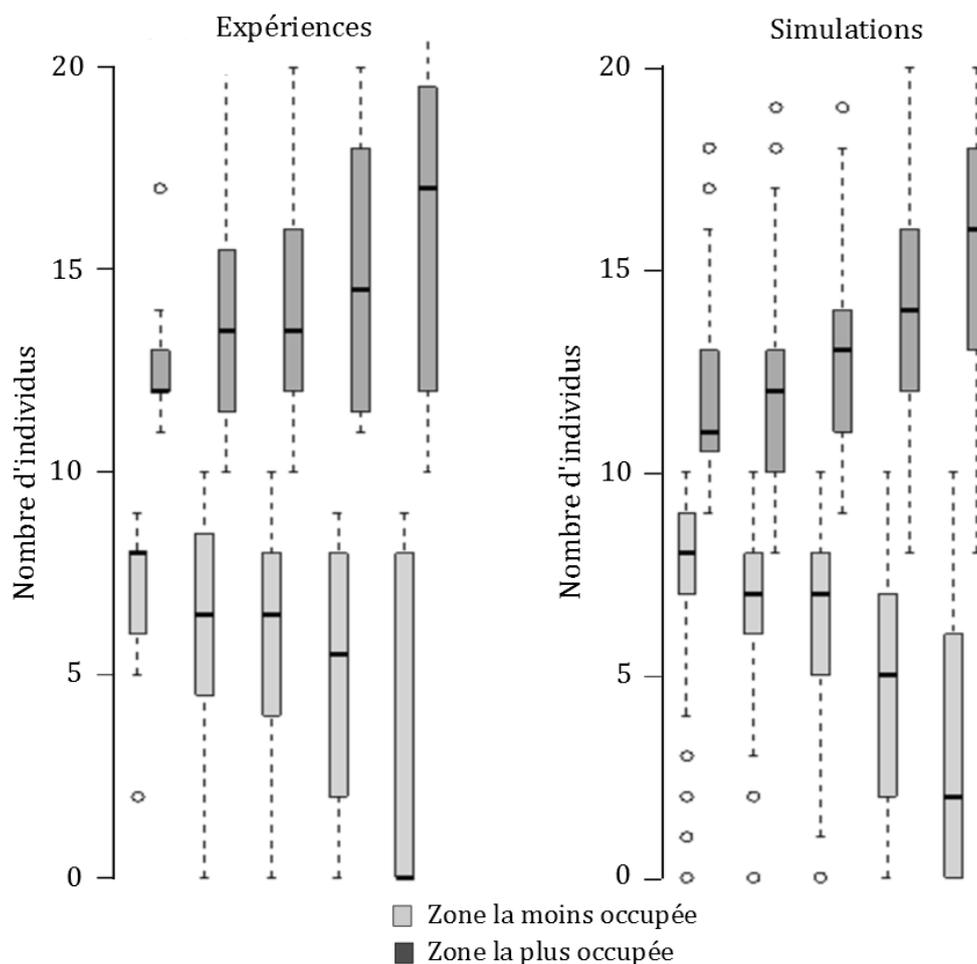


Figure 26 - Nombre d'individus agrégés sur les deux zones (la plus et la moins occupées) à la fin des expériences et des simulations ($t = 1200s$) dans les groupes mixtes d'individus Rover et Sitter.

De façon intéressante, en analysant les résultats des individus Rover et Sitter séparément, on observe que les profils d'agrégation des individus Rover et Sitter sont affectés différemment par la composition du groupe. Tout d'abord, l'évolution de la proportion de drosophiles Rover toujours présentes dans l'arène en fonction du temps n'est pas affectée par la présence d'individus Sitter dans le groupe ([Figure 27 a](#)). Cependant les drosophiles Sitter ont tendance à rejoindre la zone refuge plus rapidement en présence d'individus Rover ([Figure 27 b](#) ; comparaison de demi-vie : $F_{1,66} = 9.57$; $P = 0.003$).

Deuxièmement, le nombre d'individus Rover et Sitter dans le groupe affecte la proportion d'individus de chaque lignée sur la zone la plus occupée et cet effet est beaucoup plus marqué pour les drosophiles Rover (nombre d'individu Rover : $z = 82.9$; $P < 10^{-3}$; lignée : $z = 28.3$; $P < 10^{-3}$; lignée x nombre d'individus Rover : $z = 58.5$; $P < 10^{-3}$; [Figure 28a](#)). Plus la proportion d'individus Rover est importante dans le groupe, plus les individus Rover et Sitter participent à l'augmentation globale observée de l'asymétrie.

CHAPITRE 2

De façon surprenante et contrairement à la forte similitude obtenue jusqu'ici entre les résultats expérimentaux et les simulations, ces derniers résultats présentent une différence ([Figure 28b](#)). Les individus Sitter montrent une baisse de l'asymétrie quand le nombre d'individus Rover augmente mais pour les individus Rover, la tendance à s'agréger sur la zone la plus occupée n'est pas affectée par leur proportion dans le groupe.

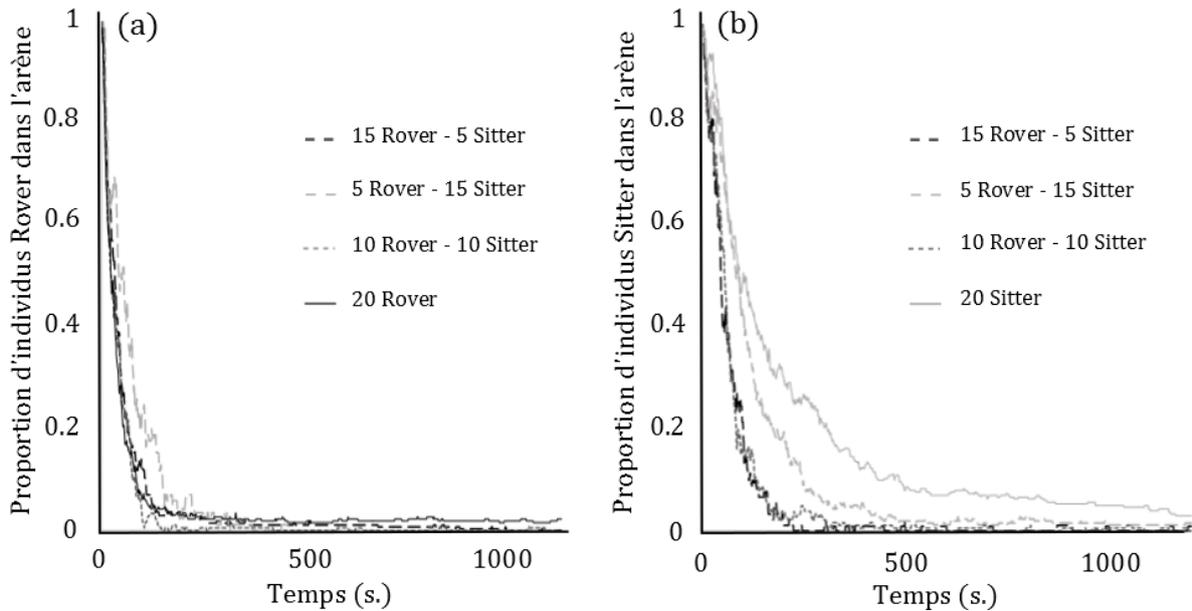


Figure 27 - Proportion de drosophiles (a) Rover et (b) Sitter (nombre d'individus Rover ou Sitter dans l'arène / nombre total d'individus Rover et Sitter) toujours présents dans l'arène en fonction du temps et de la composition du groupe.

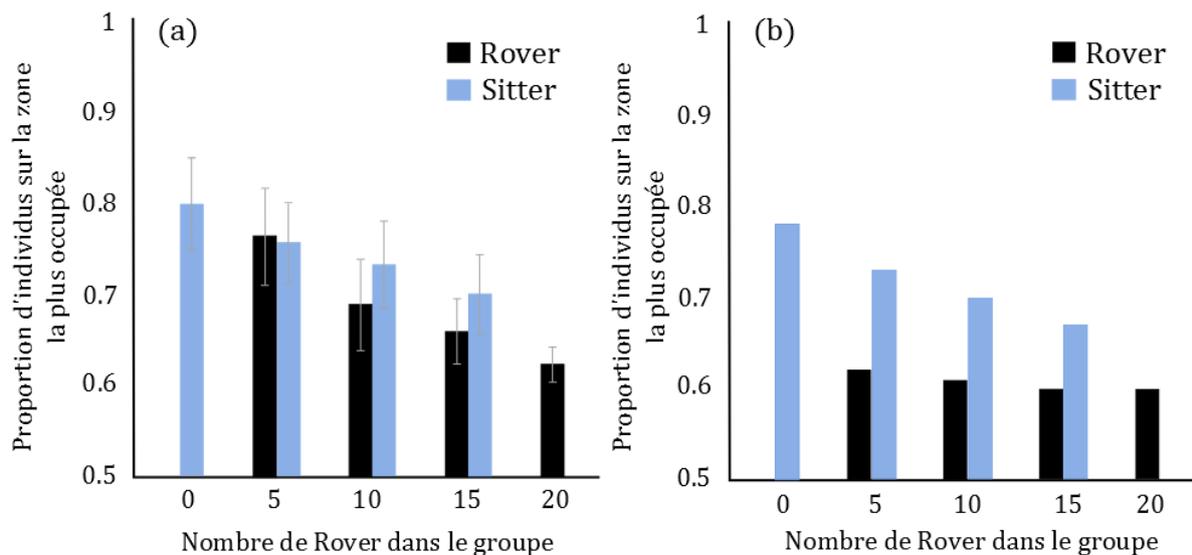


Figure 28 - Niveau d'agrégation des individus Rover et Sitter (nombre d'individus Rover ou Sitter sur la zone la plus occupée / nombre total d'individus Rover et Sitter) en fonction de leur proportion dans un groupe de 20 individus selon (a) les résultats expérimentaux et (b) les simulations.

4. Discussion

L'étude des interactions interindividuelles entre variants génétiques au sein d'un groupe et des comportements collectifs qui en découlent ont rarement été étudiés et particulièrement chez les espèces non-sociales formant des groupes éphémères. De récentes études témoignent cependant de l'influence de la personnalité des individus sur les prises de décision à l'échelle du groupe (Dussutour *et al.* 2008; Planas-Sitjà *et al.* 2015) et notre de recherche apporte de nouveaux éléments génétiques pour la compréhension du processus d'agrégation et des informations intéressantes concernant les mécanismes et la signification fonctionnelle de la formation des agrégats. Dans le présent travail, nous avons étudié le comportement d'agrégation chez deux lignées de *Drosophila melanogaster* (Rover et Sitter) qui cohabitent dans leur environnement naturel. Nous avons analysé comment la taille du groupe et les interactions entre les individus de différentes lignées pouvaient affecter le comportement collectif.

Lorsqu'ils sont testés en groupes homogènes en présence d'une seule zone refuge, la probabilité individuelle de quitter la zone refuge diminue quand le nombre d'individus présents sur la zone augmente autant pour les individus Rover que Sitter. Ce résultat signifie que la formation des agrégats est influencée par le nombre d'individus. Pour de petites tailles de groupe, la probabilité de quitter la zone refuge est plus forte pour les individus Sitter que pour les individus Rover suggérant que l'initiation d'un agrégat pourrait être facilitée chez les individus Rover. Ce résultat est mis en évidence par le fait que les individus Rover ont tendance à passer en moyenne moins de temps dans l'arène que les individus Sitter et qu'ils rejoignent plus rapidement la zone refuge.

En présence de deux zones refuges, d'un côté les individus Sitter ont tendance à choisir la zone la plus occupée. De façon intéressante, ce choix est dépendant de la différence de densité sur les deux zones refuges et renforce par conséquent la tendance d'agrégation des drosophiles. D'un autre côté, les individus Rover ont aussi une légère tendance (60% du temps) à choisir la zone la plus occupée mais ce choix est indépendant de l'asymétrie de distribution des individus entre les deux zones refuges.

La concordance entre les résultats expérimentaux et les simulations est très élevée et montre que la variation du comportement collectif peut être expliquée par de simples paramètres. Les deux composantes prises en considération c'est-à-dire la probabilité des rejoindre une zone refuge et le choix de cette zone dépendant du nombre d'individus

CHAPITRE 2

présents conduits à deux stratégies avec des dynamiques différentes. Le choix des individus Sitter est progressif et conduit à un plus haut degré d'agrégation alors que le choix des individus Rover est plus rapide mais conduit à un plus faible niveau d'agrégation. Cette divergence du comportement d'agrégation est particulièrement observable pour des groupes de 20 individus ou plus. Ce résultat met en évidence une interaction entre les variations génétiques et l'environnement social sur un comportement collectif chez *Drosophila melanogaster*.

D'un point de vue écologique, ces deux stratégies peuvent conférer certains avantages pour les individus en fonction du contexte. Dans la nature, les lignées Rover et Sitter sont soumises à la sélection naturelle densité-dépendante (Sokolowski *et al.* 1997). Le phénotype Rover semble avantageux et est sélectionné dans des populations de forte densité, alors que le phénotype Sitter serait plus avantageux et est sélectionné dans des conditions de faible densité. Le comportement d'agrégation de ces deux lignées pourrait participer à cet effet. Sous haute densité de population le faible comportement d'agrégation des individus Rover favorise la dispersion et donc limite la compétition et la propagation des pathogènes (Prokopy et Roitberg 2001). Au contraire, dans une population de faible densité, la stratégie d'agrégation des individus Sitter pourrait faciliter les rencontres pour la reproduction et les interactions sociales.

Lorsque le groupe de drosophiles est composé d'individus des deux lignées Rover et Sitter, comme c'est le cas dans les populations naturelles (Sokolowski 1980; Sokolowski *et al.* 1997), le comportement collectif est fortement affecté par la proportion d'individus de chaque lignée. Plus il y a d'individus Rover dans le groupe, plus les individus rejoignent rapidement une zone mais l'asymétrie de distributions entre les deux zones refuges est faible. Ce résultat peut être expliqué intuitivement dans un premier temps par une complète indépendance de la dynamique des deux lignées et une réponse purement proportionnelle. Cependant, en regardant plus précisément le comportement des drosophiles de chaque lignée on peut remarquer des résultats très intéressants. Lorsque les individus Rover sont minoritaires, ils ont tendance à répondre comme les individus Sitter (avec une augmentation de leur tendance à s'agréger sur la zone la plus occupée). Lorsque les individus Sitter sont en minorité, ils ont tendance à se répartir de la même manière que les individus Rover avec une augmentation de leur vitesse à rejoindre une zone et une diminution de la probabilité de rejoindre la zone la plus occupées.

CHAPITRE 2

En se basant sur les deux premières expériences (en groupes homogènes avec une ou deux zones refuges), on a pu extraire des règles simples de décisions. Les deux principales différences entre les lignées sont la vitesse avec laquelle les individus rejoignent une zone refuge et l'attraction différentielle pour l'asymétrie de distribution entre ces deux zones. Nous proposons alors le scénario suivant basé sur l'interaction entre les deux lignées. Lorsque les individus Sitter sont en minorité, les individus Rover majoritaires sont distribués rapidement entre les deux zones refuges avec une faible asymétrie. Cette faible asymétrie de répartition des individus empêche les drosophiles Sitter de choisir la zone la plus occupée, et conduit à un faible profil d'agrégation. D'un autre côté, lorsque les individus Rover sont en minorité, les individus Sitter se distribuent progressivement de façon clairement asymétrique. Les drosophiles Rover faiblement attirés par la zone la plus occupée indépendamment du niveau d'asymétrie de répartition sont face à une situation clairement dissymétrique et ont tendance à s'agréger sur la zone la plus occupée. Le niveau d'agrégation des individus Rover devient alors plus élevé que dans un groupe homogène dans lequel l'asymétrie de distribution est toujours moins prononcée. De cette façon, la présence d'individus Rover peut réduire l'agrégation des individus Sitter et la présence d'individus Sitter peut augmenter le degré d'agrégation des individus Rover. Cette double interaction ne requiert pas de modulation particulière du comportement des individus en groupe mixte. Ce résultat est basé sur une dynamique différentielle d'agrégation qui interagit et affecte le comportement des individus de l'autre lignée et induit le comportement collectif observé.

Ces résultats montrent une évidente variation génétique du comportement d'agrégation et une interaction intriquée entre les dynamiques d'agrégation qui conduit au comportement collectif. Ce travail constitue une première approche pour la compréhension des bases génétiques du comportement d'agrégation chez la drosophile et de sa plasticité en fonction des variations environnementales. Le comportement d'agrégation est un pas indispensable vers plus de coopération et des prises de décisions collectives (Gadau et Fewell 2009). Par l'illustration des interactions entre les variations génétiques et l'environnement social sur le comportement d'agrégation, cette étude participe à la compréhension de l'évolution de ce comportement au sein des populations et prend part à la compréhension de l'évolution de la socialité dans le règne animal.

Références

- Allee Warder Clyde. 1931. *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. University of Chicago Press.
- Camazine S., Deneubourg JL., Franks NR., Sneyd J., Theraula G. et Bonabeau E. 2003. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton, N.J.; Oxford: Princeton University Press.
- Canonge S., Sempo G., Jeanson R., Detrain C. et Deneubourg JL. 2009. « Self-amplification as a source of interindividual variability: Shelter selection in cockroaches ». *Journal of Insect Physiology* 55 (11): 976-82.
- Cockburn Andrew. 2003. « Cooperative Breeding in Oscine Passerines: Does Sociality Inhibit Speciation? ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270 (1530): 2207-14.
- Duffy JE., Morrison CL. et Rios R.. 2000. « Multiple Origins of Eusociality among Sponge-Dwelling Shrimps (*Synalpheus*) ». *Evolution* 54 (2): 503-16.
- Dussutour A., Nicolis SC., Despland E. et Simpson SJ.. 2008. « Individual differences influence collective behaviour in social caterpillars ». *Animal Behaviour* 76 (1): 5-16.
- Foucaud J., Burns JG. et Mery F. 2010. « Use of Spatial Information and Search Strategies in a Water Maze Analog in *Drosophila Melanogaster* ». Édité par Troy Zars. *PLoS ONE* 5 (12): e15231.
- Foucaud J., Philippe AS., Moreno C. et Mery F. 2013. « A Genetic Polymorphism Affecting Reliance on Personal versus Public Information in a Spatial Learning Task in *Drosophila Melanogaster* ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 280 (1760): 20130588.
- Gadau J. et Fewell J. 2009. *Organization of Insect Societies: From Genome to Sociocomplexity*. Harvard University Press.
- Jahn-Eimermacher A., Lasarzik I. et Raber J. 2011. « Statistical analysis of latency outcomes in behavioral experiments ». *Behavioural Brain Research* 221 (1): 271-75.
- Jeanson R. et Deneubourg JL. 2007. « Conspecific Attraction and Shelter Selection in Gregarious Insects ». *American Naturalist* 170 (1): 47-58.
- Morrell LJ. et James R. 2008. « Mechanisms for Aggregation in Animals: Rule Success Depends on Ecological Variables ». *Behavioral Ecology* 19 (1): 193-201.
- Mougenot F., Combe M., et Jeanson R.. 2012. « Ontogenesis and dynamics of aggregation in a solitary spider ». *Animal Behaviour* 84 (2): 391-98.
- Parrish JK. et Edelstein-Keshet L. 1999. « Complexity, Pattern, and Evolutionary Trade-Offs in Animal Aggregation ». *Science* 284 (5411): 99-101.
- Planas-Sitjà I., Deneubourg JL., Gibon C. et Grégory Sempo G. 2015. « Group Personality during Collective Decision-Making: A Multi-Level Approach ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282 (1802): 20142515.
- Prokopy RJ. et Roitberg BD. 2001. « Joining and Avoidance Behavior in Nonsocial Insects ». *Annual Review of Entomology* 46 (1): 631-65.

CHAPITRE 2

- Sokolowski MB. 1998. « Genes for Normal Behavioral Variation: Recent Clues from Flies and Worms ». *Neuron* 21 (3): 463-66.
- Sokolowski MB. 2001. « Drosophila: Genetics Meets Behaviour ». *Nature Reviews Genetics* 2 (11): 879-90.
- Sokolowski MB., Pereira HS., et Hughes K. 1997. « Evolution of Foraging Behavior in Drosophila by Density-Dependent Selection ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94 (14): 7373-77.
- Sokolowski MB. 1980. « Foraging Strategies of Drosophila-Melanogaster - a Chromosomal Analysis ». *Behavior Genetics* 10 (3): 291-302.
- Sueur C., King AJ., Conradt L., Kerth G., Lusseau D., Mettke-Hofmann C., Schaffner CM., Williams L., Zinner D. et Aureli F. 2011. « Collective Decision-Making and Fission-fusion Dynamics: A Conceptual Framework ». *Oikos* 120 (11): 1608-17.
- Turner GF. et Pitcher TJ. 1986. « Attack Abatement: A Model for Group Protection by Combined Avoidance and Dilution ». *The American Naturalist* 128 (2): 228-40.
- West SA., Griffin AS. et Gardner A. 2007. « Social Semantics: Altruism, Cooperation, Mutualism, Strong Reciprocity and Group Selection ». *Journal of Evolutionary Biology* 20 (2): 415-32.

• CHAPITRE 3 •

Etude des interactions entre les
individus : variations entre 12
populations de *Drosophila melanogaster*

Résumé

Les interactions sociales entre les individus peuvent être très diverses et sont la base des comportements sociaux et de l'organisation sociale au sein d'une population. Etudier leurs variations au sein d'une espèce constitue un point important pour comprendre la diversité des comportements.

Dans ce troisième chapitre, on s'intéresse aux variations inter-populations des interactions entre les individus révélant quelques informations importantes sur les variations de l'organisation sociale des populations au sein d'une espèce. Grâce à un suivi vidéo, les interactions entre les individus sont comptabilisées et mesurées au sein de groupes de drosophiles issues de 12 populations différentes de l'espèce *Drosophila melanogaster*.

L'analyse des différents paramètres (nombre et durée des interactions, asymétrie des interactions, formation de groupe...) révèle une grande variation de l'organisation sociale en fonction des populations étudiées. Dans certaines populations les interactions sont nombreuses et de courtes durées alors que chez d'autres, les interactions sont peu nombreuses mais longues. Cette variation semble aussi corrélée à la formation ou non d'agrégats. L'étude du réseau d'interactions montre d'importantes variations de l'organisation sociale des individus et témoigne de la nécessité de prendre en considération les variations entre les populations pour l'étude des comportements d'une espèce. Au sein d'une même population, nos résultats montrent que les interactions ne sont pas toujours équivalentes entre les différents individus et sous-entendent une organisation hiérarchisée ou une variation de personnalité entre les individus. Ce chapitre est une première étape de l'étude des variations inter-populations. Des comparaisons génétiques entre populations constitueraient une approche intéressante pour compléter ce travail et étudier l'évolution de la socialité.

1 Introduction

Les interactions sociales entre individus traduisent une mise en contact de plus ou moins longue durée et peuvent être de nature très variable. Elles peuvent s'établir par exemple lors d'une agression dans un contexte de conflit, lors de la période de reproduction favorisant la rencontre et le choix de partenaires, ou simplement lors de l'échange d'informations, de substances ou de stimuli (Gervet 1965). Quelle que soit leur nature, les interactions sociales influencent le comportement des individus et sont indispensables à l'établissement de comportements sociaux comme ceux étudiés précédemment (utilisation de l'information sociale et agrégation). Les interactions sociales sont la base de toute évolution vers plus de coopération et de socialité et constituent donc un thème central de recherche pour comprendre l'évolution des comportements sociaux. La socialité est caractérisée par la présence d'un code associant des réponses comportementales précises à des stimulations apportées par des congénères (Grassé 1949). La richesse et la diversité de ce code chez les espèces sociales permet une étroite coordination entre les individus du groupe. Un tel code peut se retrouver chez les espèces non-sociales comme en témoignent les parades nuptiales observées lors de la période de reproduction chez de nombreuses espèces (Pliske 1975; Greenspan et Ferveur 2000; Scholes 2008). On note aussi des interactions agressives chez les drosophiles conduisant à la formation de relations de dominances. L'individu sorti perdant du conflit fuit davantage, évitant de nouvelles interactions avec l'individu dominant (Yurkovic *et al.* 2006). L'apprentissage social observé chez de nombreuses espèces comme les abeilles (Avarguès-Weber et Chittka 2014), les demoiselles (Wisenden *et al.* 1997) et autres insectes non coloniaux (Coolen *et al.* 2005)) met aussi en jeu de nombreuses interactions entre les individus. Ainsi, les interactions sociales peuvent être de nature et de degrés variables et témoigner du niveau de socialité des espèces.

Comme la plupart des comportements, les interactions sociales peuvent varier entre les individus sous l'influence de la plasticité des réponses phénotypiques aux variations environnementales et par l'évolution génétique de cette plasticité (Scheiner 1993). Les suivis de populations qui se sont multipliés pour comprendre les effets du changement climatique montrent que les modifications des traits phénotypiques affectant la fitness des individus résultent souvent d'une combinaison des variations génétiques et de la plasticité phénotypique (Charmantier *et al.* 2008; Gienapp *et al.* 2008; Van de Pol *et al.* 2012; Réale *et al.* 2003). Les différences de conditions environnementales dans lesquelles

CHAPITRE 3

évoluent les populations d'une espèce donnée sont donc source de variabilité des comportements et peuvent notamment affecter les interactions entre les individus et l'organisation sociale au sein des populations (Foster et Endler 1999). Si les comportements sociaux confèrent certains avantages dans un contexte particulier, ils peuvent devenir plus coûteux sous d'autres conditions. Dans un environnement très incertain par exemple, l'utilisation des informations sociales peut représenter un avantage considérable (Rieucou et Giraldeau 2011). Lorsque les ressources sont limitantes, les comportements agressifs et solitaires seront plus avantageux que la proximité et la vie en groupe (S. Chen *et al.* 2002). De la variabilité environnementale, il peut résulter une divergence génétique entre les populations qui peut même conduire à un phénomène de spéciation. Certains comportements comme la ponte peuvent varier en fonction des conditions écologiques du milieu et être sélectionnés. C'est le cas observé chez deux populations de salamandre en cours de spéciation dont les comportements de ponte (durée, quantité de larve...) diffèrent suivant le milieu, étang ou rivière (Caspers *et al.* 2014).

Par l'étude de 12 lignées de *Drosophila melanogaster* récoltées au sein de populations très diverses, ce chapitre constitue une approche nouvelle pour comprendre l'étendue de la diversité d'un comportement très simple, les interactions sociales entre les individus. Les expériences en laboratoire permettent de contrôler et maintenir des conditions environnementales similaires pour chaque lignée observée. On s'attend ainsi à observer non pas la plasticité phénotypique entre les populations, mais principalement le résultat d'une différence génétique.

Une méthode relativement récente a été mise en place pour étudier l'organisation sociale et les interactions entre les individus : l'analyse des réseaux sociaux (Wolf *et al.* 2011). Par cette analyse, la position de chaque individu au sein de la structure sociale peut être déterminée, révélant les relations et les interactions sociales entre les différents individus. L'analyse des réseaux sociaux est une méthode très efficace pour mettre en évidence l'hétérogénéité des relations au sein d'un groupe ou d'une population (Krause *et al.* 2009). Grâce à une analyse des réseaux sociaux, on cherche à déterminer l'étendue des variations des interactions sociales à différentes échelles, entre les individus des différentes populations soulignant une variabilité intra-population mais aussi entre les populations. L'analyse de suivi vidéo nous permet de quantifier les interactions pour chaque individu et d'évaluer l'organisation sociale qui en découle.

CHAPITRE 3

Cette étude constitue simplement une mise en lumière de la diversité des interactions sociales et de l'organisation sociale des groupes de drosophile et ouvre de nombreuses perspectives d'étude sur les causes de ces divergences.

2 Matériel et méthodes

2.1 Les différentes populations de *Drosophila melanogaster* étudiées

Les 12 populations utilisées constituent un échantillonnage complètement aléatoire de différentes populations de *Drosophila melanogaster* incluant des lignées naturelles et des lignées sélectionnées en laboratoire.

- CantonS : lignée de laboratoire la plus communément utilisée pour les études sur la drosophile.
- Cayenne : lignée naturelle collectée dans une population de Cayenne (Guyane).
- Chavroches : lignée naturelle collectée dans une population du centre de la France (à Chavroches dans l'Allier).
- Comores : lignée naturelle collectée dans une population des îles Comores.
- Cotonou : lignée naturelle collectée dans une population de Cotonou (au Bénin).
- Delhi : lignée naturelle collectée dans une population de New Delhi (en Inde).
- Ef : lignée naturelle collectée dans une population en Ethiopie.
- Gally : lignée naturelle collectée dans une population à proximité de Paris (France).
- Iso1 : lignée de laboratoire utilisée initialement pour décrire *Drosophila melanogaster*.
- Rover : lignée de laboratoire sélectionnée pour sa forte activité de PKG (polymorphe du gène *foraging*) et son comportement très actif de recherche de nourriture.
- Sitter : lignée de laboratoire, second morphe associé au polymorphisme du gène *foraging* sélectionné pour sa plus faible activité de PKG et son comportement sédentaire et grégaire lors de la recherche de nourriture.
- Taï : lignée naturelle collectée dans une population en Côte d'Ivoire.

L'ensemble de ces 12 lignées est élevé dans des conditions identiques telles que celles décrites dans l'introduction de cette thèse.

2.2 Protocole expérimental

Afin de visualiser les interactions sociales entre les individus, les drosophiles femelles sont placées en groupe de 8 dans une arène blanche semi-opaque de 10 centimètres de diamètre et 3 millimètres de hauteur recouverte par une plaque de verre transparent (Figure 29). Grâce à sa forme, ce dispositif expérimental basé sur le procédé développé par Simon et Dickinson (2010) facilite le suivi des drosophiles en limitant les possibilités de superposition des individus dans l'arène. L'utilisation de 4 arènes identiques permet de tester simultanément 4 lignées de drosophiles. Chaque arène est filmée grâce à des caméras infrarouges (Guppy pro, technologies de vision Allied) pendant 1 heure. Chaque film est ensuite analysé à l'aide du logiciel libre C-trax 0.3.7 (Branson et al. 2009) permettant de collecter pour chaque drosophile, 10 positions par seconde. Ces méthodes de suivi n'étant pas toujours fiable à 100%, les erreurs sont corrigées grâce à l'outil « fixerrors » du logiciel matlab 7.11.0 (C-trax-allmatlab version 0.2.11).

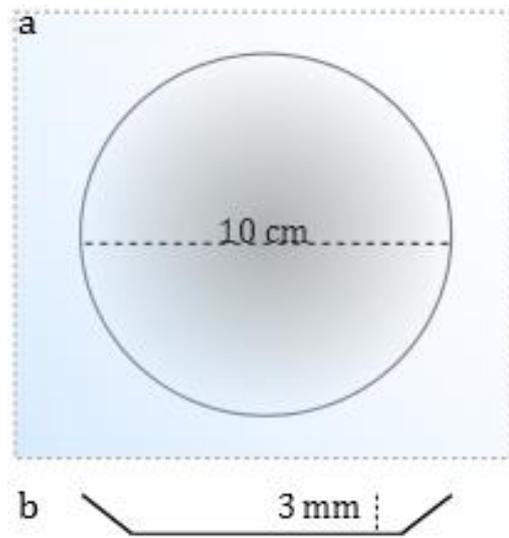


Figure 29 - Schéma du dispositif expérimental d'étude des interactions. (a) arène recouverte de la plaque en verre, vue du dessus. (b) vue latérale.

Afin d'éviter tout effet de période (matin *versus* après-midi par exemple) ou d'arène, les différentes lignées sont testées aléatoirement dans chacune des 4 arènes et à différentes heures de la journée. Les expériences ont été menées sous lumière artificielle entre 9 heures et 19 heures dans une salle à 23 degrés privée de la lumière naturelle extérieure. Entre chaque test, les arènes sont toutes nettoyées à l'eau claire. Pour ces expériences, seules les femelles âgées de 7 jours ont été utilisées mais contrairement aux expériences précédentes, leurs ailes n'ont pas été coupées préalablement. Au total, 20 réplicats ont été effectués pour chaque lignée de drosophiles.

2.3 Analyse des interactions sociales

Grâce au développement d'un code spécifique automatisé sous le logiciel R, l'analyse des données spatiales des drosophiles a permis de mettre en évidence les interactions entre les individus. Une interaction est déterminée par la proximité entre les drosophiles et la

CHAPITRE 3

durée du contact. Pour toute analyse, les 5 premières minutes d'enregistrement ont été supprimées afin d'éviter de prendre en considération la possible anxiété des individus au cours de la période d'adaptation à ce nouvel environnement qui peut influencer leur comportement. A chaque pas de temps, la distance entre chaque individu a été calculée. En intégrant des contraintes temporelles et spatiales, on définit la présence d'une interaction lorsque (1) la distance entre deux individus (plus précisément le centre de ces deux individus) est plus petite ou égale à la longueur moyenne de leur corps et (2) lorsque le temps passé à proximité dure au minimum 1 seconde. L'analyse permet aussi de déterminer le sens de l'interaction, c'est-à-dire quel individu initie l'interaction et quel individu la reçoit. Afin de discriminer l'initiateur du receveur, nous avons estimé la vitesse moyenne des individus pendant les quatre pas de temps précédant chaque contact ; l'initiateur est alors défini comme étant l'individu le plus rapide des deux impliqués dans le contact. Ces données permettent d'étudier l'organisation et la dynamique du groupe et apportent quelques précisions quant au phénomène d'agrégation chez ces différentes populations de drosophiles observées.

2.4 Analyses statistiques

L'analyse des variations des interactions au cours du temps et entre les différentes lignées étudiées a été effectuée grâce à un Modèle Linéaire Généralisé avec une distribution Poisson.

3 Résultats

Ce dernier chapitre a été ajouté tardivement à ce travail de thèse suite à l'obtention de résultats prometteurs. Il n'a pas pu faire l'objet d'une analyse approfondie, mais on peut retrouver les premiers éléments de comparaisons graphiques et statistiques mettant en évidence l'intérêt et le grand potentiel de cette étude.

3.1 Les interactions sociales entre les individus

Le nombre d'interactions établies au sein d'un groupe de 8 drosophiles varient considérablement entre les différentes lignées observées (effet lignée : $X^2 = 9626.247$; ddl = 11 ; $P < 10^{-3}$; [Figure 30](#)). On note aussi une variation inter-population de la durée de ces interactions (effet lignée : $X^2 = 19943$; ddl = 11 ; $P < 10^{-3}$) et une corrélation entre le nombre d'interactions et leur durée ($\rho = -0.588$; $t = -2.303$, ddl = 10 ; p-value = 0.044).

CHAPITRE 3

Dans certaines lignées (Sitter, Taï, CantonS, Chavroches et Comores), les interactions sont peu nombreuses mais de plus longues durée. Au contraire, d'autres lignées telles que Cotonou, Ef, Delhi, Iso1 et Gally montrent un grand nombre d'interactions, mais de courtes durées.

Deux exceptions se distinguent de ces deux lots, d'un côté les individus Rover semblent faire peu d'interactions et de courte durée alors que les individus de type Cayenne expérimentent de nombreuses interactions de longues durées ([Figure 31](#)).

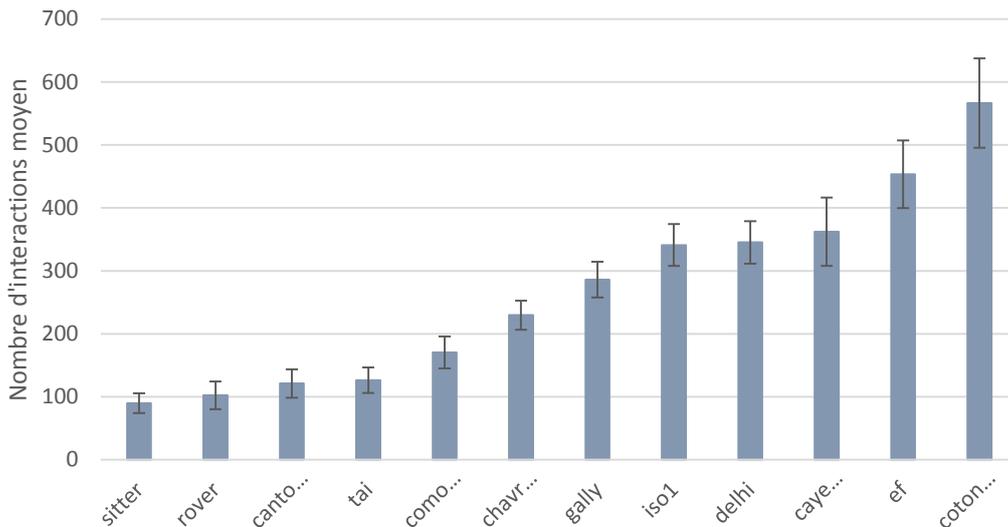


Figure 30 - Variation du nombre d'interactions entre les 12 lignées. Il s'agit du nombre moyen d'interactions initiées au sein d'un groupe de 8 drosophiles pendant 55 minutes.

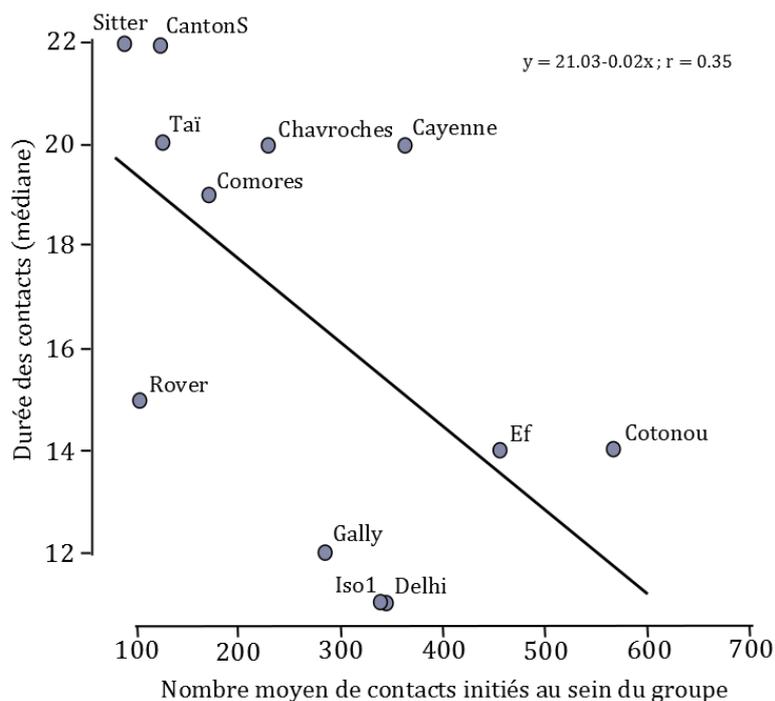


Figure 31 - Durée des interactions en fonction du nombre d'interactions chez les différentes lignées.

3.2 L'organisation sociale au sein des groupes

Dans un groupe, tout le monde n'interagit pas avec tout le monde de la même façon et la structure de l'organisation sociale peut parfois être complexe reflétant les différences entre les individus au niveau du nombre d'interactions auxquelles ils participent. Les réseaux sociaux peuvent mettre en évidence la manière dont un individu peut être central ou en périphérie du groupe ou encore la formation de sous-unité (Krause *et al.* 2007).

Afin de comprendre l'organisation du réseau d'interactions au sein des différents groupes de drosophiles, on s'est intéressé à la différence entre le nombre d'interactions produites par un individu et le nombre d'interactions qu'il reçoit. Le calcul du coefficient de dissymétrie (skewness) permet d'évaluer grossièrement le sens des interactions. Ce coefficient mesure l'asymétrie de la distribution d'une variable, ici la différence entre les interactions produites et reçues par un individu. De manière générale, un coefficient de dissymétrie positif indique une distribution décalée à gauche de la médiane et une queue de distribution des valeurs plus étalée à droite (valeurs hautes). Ce coefficient est négatif si la queue de distribution des valeurs est plus importante à gauche (valeurs basses) et indique une distribution décalée à droite de la médiane (Figure 32). Lorsque la distribution des valeurs est parfaitement symétrique, le coefficient est nul.

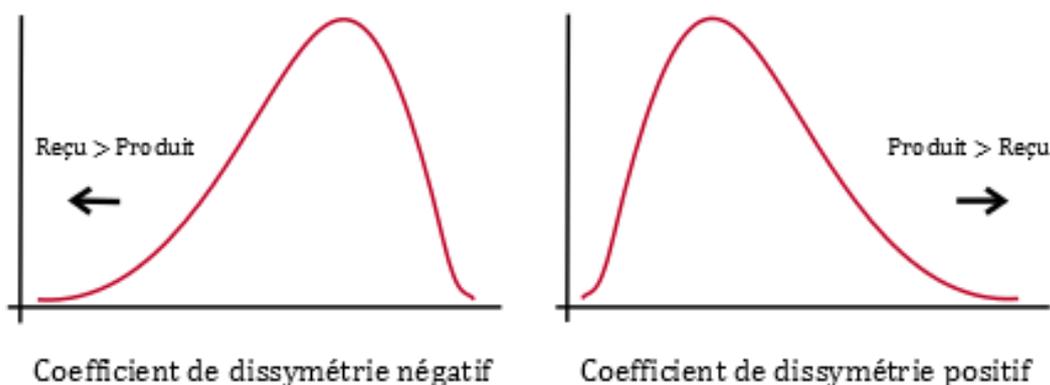


Figure 32 - Schéma explicatif des coefficients de dissymétrie (skewness)

Dans le cas présent, lorsque le coefficient de dissymétrie est positif, cela signifie que la majorité des individus reçoivent les interactions mais que seulement une minorité d'individus en produit beaucoup. Autrement dit, quelques individus seulement initient ces interactions, mais ils interagissent de manière égale avec l'ensemble des individus.

Lorsque le coefficient de dissymétrie est négatif en revanche, cela signifie que la plupart des individus envoient beaucoup d'interactions mais que seulement une minorité de ces

CHAPITRE 3

individus en reçoivent beaucoup. Autrement dit, tous les individus initient quelques interactions, mais la majorité de ces interactions sont dirigées vers un petit nombre d'individus.

Lorsque le coefficient est nul, alors l'ensemble des individus interagissent de manière équivalente les uns avec les autres.

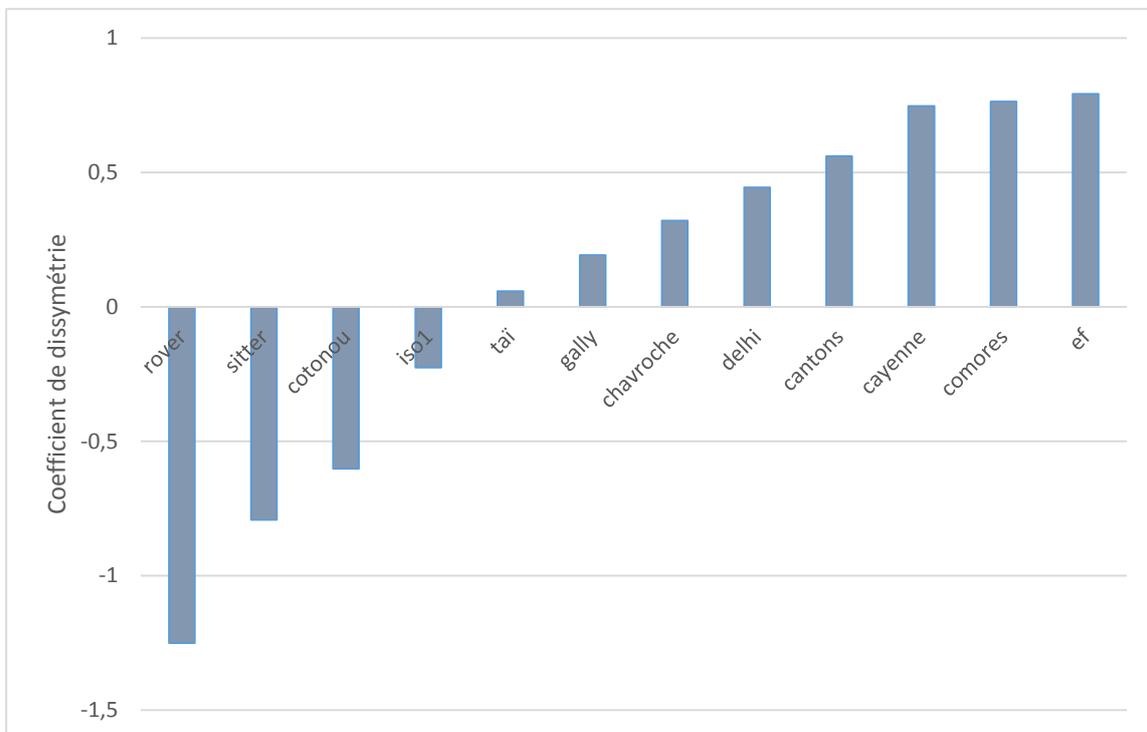


Figure 33 - Représentation graphique du coefficient de dissymétrie chez les différentes lignées

D'après la [figure 33](#), on observe une grande variation du coefficient de dissymétrie témoignant de la variation de l'organisation sociale au sein des différents groupes. Pour les lignées Rover, Sitter et Cotonou, le coefficient de dissymétrie est fortement négatif suggérant que quelques individus seulement reçoivent les interactions observées. Dans le cas des lignées Iso1, Tai et Gally, le coefficient est proche de zéro laissant supposer que les interactions sont réparties de manière égale entre les différents individus du groupe. En revanche, pour les lignées Chavroche, Delhi, CantonS, Cayenne, Comores et Ef, le coefficient de dissymétrie positif montre que les interactions reçues par les différentes drosophiles sont souvent initiées par les mêmes individus. On note donc que l'organisation sociale diffère entre les lignées de *Drosophila melanogaster* étudiées mettant en avant la possibilité d'une variation de personnalité entre les individus au sein de certaines lignées.

3.3 L'agrégation au sein des différents groupes

La formation de clusters (groupes) au sein d'un groupe peut refléter le niveau d'agrégation des individus. Un individu est considéré comme appartenant à un cluster lorsque la distance qui le sépare d'au moins un autre individu du cluster est inférieure à 1 cm. Par exemple les individus A, B et C forment un même cluster si les distances A-B et B-C (ou A-C) sont inférieures à 1 cm. Plus le nombre de clusters est élevé plus les individus se dispersent ([Figures 34 et 35](#)). Un petit nombre de clusters en revanche témoigne de regroupements plus importants des individus.

On note que la formation de groupes est un paramètre très variable entre les différentes populations (effet lignée : $X^2 = 182.72$; ddl = 11 ; $P < 10^{-3}$). On remarque que les individus des lignées Iso1 et Gally se dispersent aléatoirement dans l'arène (8 clusters de 1 individu en moyenne) tandis que les individus des lignées Sitter, Chavroches, Comores et Cayenne forment en moyenne 4 clusters avec un groupe majoritaire composé en moyenne de 4 à 5 individus.

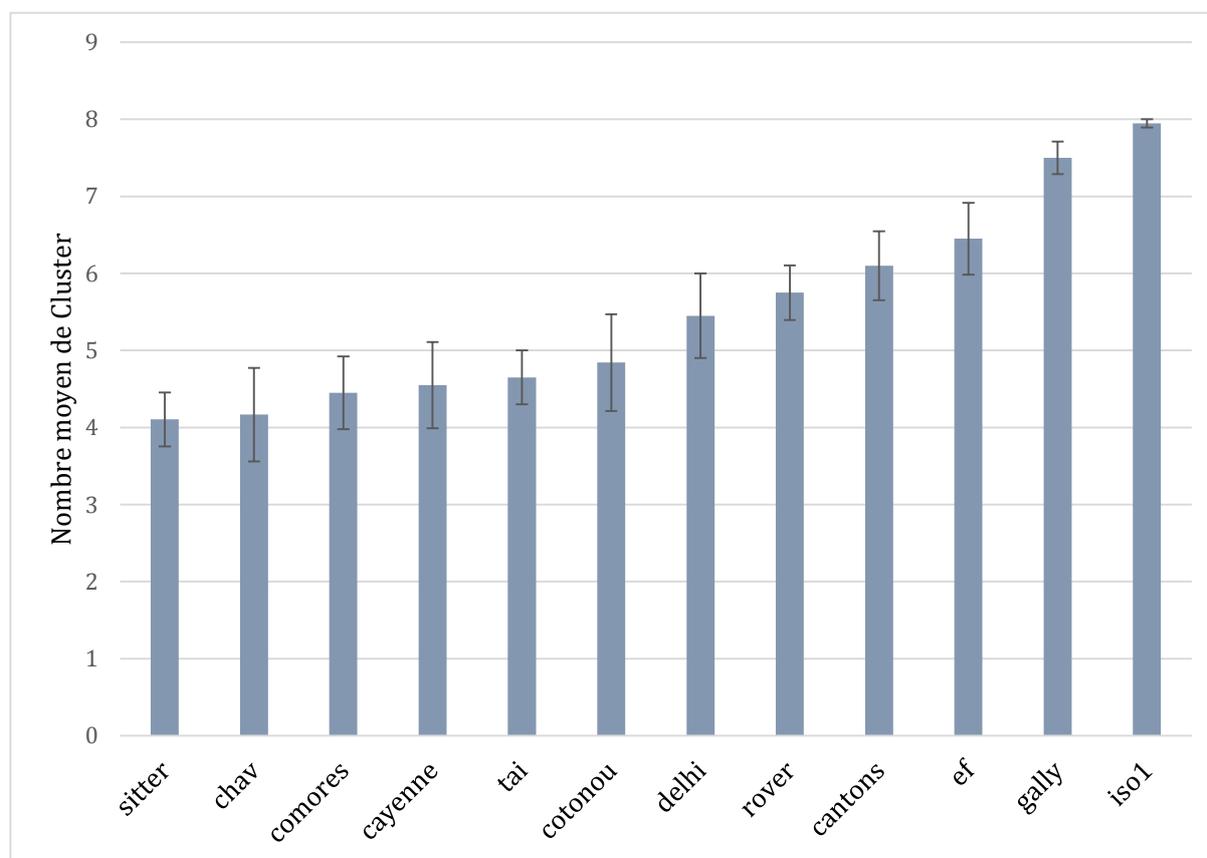


Figure 34 - Nombre moyen de Clusters formés pour les différentes lignées après 50 minutes d'expérience. Plus le nombre de clusters est faible, plus les individus sont regroupés.

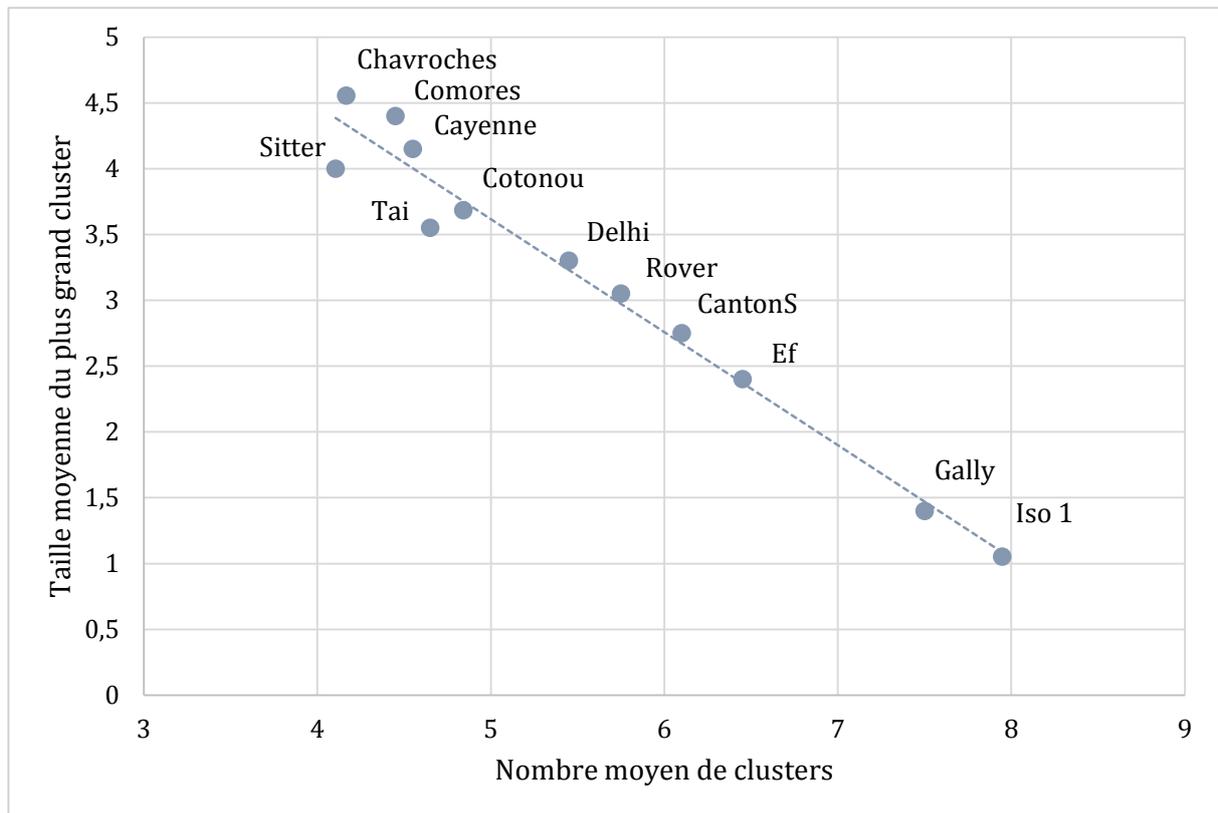


Figure 35 – Corrélation entre le nombre maximal d'individus par cluster et le nombre moyen de clusters pour chaque population.

5. Discussion

Cette étude montre une importante variation inter-populations des comportements d'agrégation et d'interactions sociales entre les individus. Deux stratégies principales semblent ressortir de nos observations. Dans un premier cas, les individus forment des groupes, interagissent peu mais par des interactions de longues durées. Dans le second cas, les individus semblent plus solitaires mais interagissent beaucoup plus régulièrement par des interactions de courtes durées.

L'organisation sociale au sein des espèces peut être très variable (Lott 1984). Les interactions sociales entre les individus peuvent varier au sein d'une même population en fonction du contexte social et environnemental et cette plasticité peut occasionner à la fois coûts et bénéfices selon le contexte. On comprend alors que des populations établies dans des environnements divergents puissent subir des pressions de sélections différentes et favoriser le maintien d'un comportement au détriment d'un autre. On peut supposer que dans une population de drosophiles de faible densité, les rencontres étant plutôt rare, l'agrégation est un comportement favorable à la rencontre entre individus

CHAPITRE 3

pour la reproduction ou la prise de nourriture. Par la formation de groupe, les interactions de longues durées peuvent être favorisées. A l'inverse, dans une population de drosophiles de forte densité, les rencontres sont facilitées par une plus forte probabilité. Les interactions peuvent alors être nombreuses mais de courtes durées. La vie solitaire ne constitue plus un coût puisque la rencontre de partenaire est facilitée par la forte probabilité de rencontre. Au contraire, un regroupement peut devenir désavantageux suite au partage des ressources et à la propagation des pathogènes. Afin de déterminer les processus adaptatifs et les mécanismes de maintien de ces comportements divergents entre populations, des études complémentaires sur l'environnement social et l'habitat des différentes populations est indispensable.

L'étude de l'organisation des interactions entre les individus montrent aussi une variation au sein même des populations. Dans certaines populations, les interactions sont asymétriques, ce qui signifie que dans certains cas, quelques individus initient davantage d'interactions sans préférence pour le receveur, dans d'autres cas, tous les individus initient des interactions mais dirigées vers quelques individus bien précis. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ce résultat. La première suppose une variation de personnalité ou de tempérament des individus au sein du groupe (Trillmich et Hudson 2011; Planas-Sitjà *et al.* 2015). La personnalité est définie comme un comportement individuel répétable dans le temps et les diverses situations (Réale *et al.* 2007). De par la différence de leur personnalité, les individus peuvent interagir différemment entre eux. La seconde hypothèse qui peut être complémentaire de la première consiste à supposer la présence d'une hiérarchie au sein du groupe constitué alors d'individus dominants et dominés. Dans ce cas, les individus dominants pourraient par exemple initier davantage d'interactions ou constituer le noyau du réseau d'interactions. Enfin selon une dernière hypothèse, certains individus pourraient simplement être plus actifs que d'autres et initier ainsi plus d'interactions. Une étude plus approfondie des résultats des réseaux sociaux est indispensable pour déterminer l'organisation sociale des groupes et le statut des individus au sein de ces groupes.

Par l'étude des variations comportementales entre populations d'une même espèce, ce travail est une première approche pour comprendre les causes potentiellement adaptatives des différences entre les individus. Les divergences entre populations sont relativement récentes et permettent d'étudier l'évolution des individus dans le contexte environnemental où elle a probablement lieu (Arnold 1992). L'étude de l'écologie des milieux dans lesquels ces populations évoluent pourraient apporter de précieuses

CHAPITRE 3

informations sur les contextes de divergences des comportements. L'étude d'un comportement sous des conditions identiques comme c'est le cas dans ce travail, témoigne de variations génétiques entre les populations (Foster et Endler 1999). Les comparaisons entre populations offrent la possibilité de comprendre les divergences comportementales et d'étudier les interactions entre les gènes et l'environnement sur la mise en place de ces comportements différents au sein des populations. Une approche génétique permettrait de déterminer les variations entre les 12 lignées considérées, premier pas pour l'étude de l'évolution génétique des comportements observés.

Références

- Arnold Stevan J. 1992. « Behavioural variation in natural populations. VI. Prey responses by two species of garter snakes in three regions of sympatry ». *Animal Behaviour* 44 (4): 705-19.
- Avarguès-Weber A. et Chittka L. 2014. « Observational Conditioning in Flower Choice Copying by Bumblebees (*Bombus terrestris*): Influence of Observer Distance and Demonstrator Movement ». *PLoS ONE* 9 (2): e88415.
- Branson K., Robie AA., Bender J., Perona P. et Dickinson MH. 2009. « High-Throughput Ethomics in Large Groups of *Drosophila* ». *Nature Methods* 6 (6): 451-57.
- Caspers BA., Steinfartz S. et Krause ET. 2014. « Larval Deposition Behaviour and Maternal Investment of Females Reflect Differential Habitat Adaptation in a Genetically Diverging Salamander Population ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69 (3): 407-13.
- Charmantier A., McCleery RH., Cole LR., Perrins C., Kruuk LEB. et Sheldon BC. 2008. « Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a Wild Bird Population ». *Science* 320 (5877): 800-803.
- Chen S., Lee AY., Bowens NM., Huber R. et Kravitz EA. 2002. « Fighting Fruit Flies: A Model System for the Study of Aggression ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99 (8): 5664-68.
- Coolen I., Dangles O. et Casas J. 2005. « Social Learning in Noncolonial Insects? ». *Current Biology* 15 (21): 1931-35.
- Foster SA. et Endler JA. 1999. *Geographic Variation in Behavior: Perspectives on Evolutionary Mechanisms: Perspectives on Evolutionary Mechanisms*. Oxford University Press.
- Gervet J. 1965. « L'interaction entre individus dans un groupement animal. Essai de classification ». *L'année psychologique* 65 (2): 397-410.
- Gienapp P., Teplitsky C., Alho JS, Mills JA. et Merilä J. 2008. « Climate Change and Evolution: Disentangling Environmental and Genetic Responses ». *Molecular Ecology* 17 (1): 167-78.
- Grassé Pierre-Paul. 1949. *Les insectes et leur univers: conférence faite au Palais de la Découverte le 27 mai 1944*. [Alençon]
- Greenspan RJ. et Ferveur JF. 2000. « Courtship in *Drosophila* ». *Annual Review of Genetics* 34: 205-32.
- Krause J., Croft DP. et James R. 2007. « Social Network Theory in the Behavioural Sciences: Potential Applications ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 62 (1): 15-27.
- Krause J., Lusseau D. et James R. 2009. « Animal Social Networks: An Introduction ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63 (7): 967-73.
- Lott Df. 1984. « Intraspecific Variation in the Social-Systems of Wild Vertebrates ». *Behaviour* 88: 266-325.

CHAPITRE 3

- Planas-Sitjà I, Deneubourg JL, Gibon C. et Sempo G. 2015. « Group Personality during Collective Decision-Making: A Multi-Level Approach ». *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282 (1802): 20142515.
- Pliske Te. 1975. « Courtship Behavior of Monarch Butterfly, *Danaus-Plexippus L* ». *Annals of the Entomological Society of America* 68 (1): 143-51.
- Réale D., McAdam AG., Boutin S. et Berteaux D. 2003. « Genetic and plastic responses of a northern mammal to climate change. » *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270 (1515): 591-96.
- Réale D., Reader SM., Sol D., McDougall PT. et Dingemanse NJ. 2007. « Integrating Animal Temperament within Ecology and Evolution ». *Biological Reviews* 82 (2): 291-318.
- Rieucau G. et Giraldeau LA. 2011. « Exploring the Costs and Benefits of Social Information Use: An Appraisal of Current Experimental Evidence ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 366 (1567): 949-57.
- Scheiner SM. 1993. « Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity ». *Annual Review of Ecology and Systematics* 24 (1): 35-68.
- Scholes Edwin. 2008. « Structure and Composition of the Courtship Phenotype in the Bird of Paradise *Parotia Lawesii* (Aves : Paradisaeidae) ». *Zoology* 111 (4): 260-78.
- Simon JC. et Dickinson MH. 2010. « A New Chamber for Studying the Behavior of *Drosophila* ». *PLoS ONE* 5 (1): e8793.
- Trillmich F. et Hudson R. 2011. « The Emergence of Personality in Animals: The Need for a Developmental Approach ». *Developmental Psychobiology* 53 (6): 505-9.
- Van de Pol M., Osmond HL. et Cockburn A. 2012. « Fluctuations in Population Composition Dampen the Impact of Phenotypic Plasticity on Trait Dynamics in Superb Fairy-Wrens ». *The Journal of Animal Ecology* 81 (2): 411-22.
- Wisenden BD., Chivers DP. et Smith RJF. 1997. « Learned Recognition of Predation Risk by *Enallagma Damsely* Larvae (Odonata, Zygoptera) on the Basis of Chemical Cues ». *Journal of Chemical Ecology* 23 (1): 137-51.
- Wolf JBW., Traulsen A. et James R. 2011. « Exploring the Link between Genetic Relatedness r and Social Contact Structure k in Animal Social Networks. » *The American Naturalist* 177 (1): 135-42.
- Yurkovic A., Wang O., Basu AC. et Kravitz EA. 2006. « Learning and Memory Associated with Aggression in *Drosophila Melanogaster* ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (46): 17519-24.

DISCUSSION GENERALE

Discussion générale

Grâce à ces travaux de recherche, nous avons pu mettre en évidence la variation de comportements sociaux chez la drosophile. L'utilisation des informations sociales, les interactions sociales et l'agrégation se révèlent être des comportements représentatifs de la socialité des individus. En abordant cette thématique chez deux lignées de drosophiles, nous avons pu identifier l'influence des variations génétiques des individus en interaction avec leur environnement social sur ces différents comportements. Nous avons donc atteint nos objectifs principaux qui étaient de mettre en évidence une variabilité des comportements sociaux et de déterminer les facteurs potentiels, à l'origine de ces variations : la plasticité et les variations génétiques.

Au cours de cette discussion seront évoqués les résultats obtenus et leurs apports pour la problématique d'étude des variations des comportements mais aussi les perspectives envisageables à la suite de ces travaux.

1. Influences génétiques et environnementales sur la variation d'utilisation des informations

Les informations utilisées par les individus sont la clé de l'adaptation de leurs comportements et de leurs prises de décisions. La plupart des études se focalisent sur les effets de l'environnement social et physique des individus pour étudier la variation de l'utilisation des informations et montrent une variation de la balance entre les coûts et bénéfices associés à l'utilisation de l'une ou l'autre forme d'informations (Rieucan et Giraldeau 2011; Dall *et al.* 2005; Simons 2004; Giraldeau *et al.* 2002). En intégrant une variation génétique dans notre étude, nous avons pu montrer que l'apprentissage et l'utilisation des informations sociales ne variaient pas uniquement en fonction du contexte environnemental et des coûts et bénéfices associés mais aussi sous une influence génétique en interaction avec l'environnement social. Ces nouveaux résultats soulignent la nécessité d'étudier les gènes impliqués dans ces stratégies d'utilisation des informations qui peuvent altérer les coûts et bénéfices associés et par conséquent entraîner une variation interindividuelle des comportements.

Cette étude montre que l'utilisation des informations personnelles et sociales est plus complexe qu'un simple choix entre deux options mais résulte plus en une combinaison d'informations. La mise en évidence de cette combinaison d'informations témoigne des

DISCUSSION

limites de la classification des stratégies d'utilisation des informations. Les mécanismes sous-jacent à la gestion des capacités cognitives de l'intégration de ces informations restent inconnus et constituent une perspective très intéressante pour comprendre les stratégies d'utilisation des informations.

La variation génétique considérée dans notre étude n'est pas strictement associée à l'apprentissage et l'utilisation de l'une ou l'autre forme d'informations puisque les individus des deux lignées sont capables d'utiliser les deux sources d'informations. Ces travaux de recherche montrent non pas une variabilité interindividuelle des capacités d'apprentissage social mais des stratégies de son utilisation. La variation génétique impacte la plasticité de ce comportement qui aboutit alors à une variation complexe de l'équilibre entre l'utilisation des informations personnelles et sociales. Autrement dit, la variation génétique n'affecte pas tant la capacité d'apprentissage et d'utilisation des informations personnelles et sociales par les individus mais plutôt leur utilisation relative en fonction du contexte environnemental. On peut supposer que les différentes stratégies d'apprentissage et d'utilisation des informations peuvent être en lien avec le mode de vie des individus. La nature fortement pléiotropique avérée du gène étudié pourrait être associée à une différence de mode de vie (solitaire *versus* grégaire ou social *versus* non-social) et ainsi favoriser l'utilisation d'une forme d'information au détriment de l'autre. Un individu très actif et solitaire qui par son mode de vie se déplace régulièrement au sein de son habitat peut être amené à apprendre et utiliser davantage d'informations personnelles qu'un individu sédentaire et grégaire pour qui l'information sociale sera plus accessible. Cette expérience en laboratoire ne permet pas une analyse exhaustive des informations utilisées mais donne un aperçu de la complexité et de l'interaction entre les informations potentiellement prises en compte par les individus dans leur environnement. Notre étude met en lumière l'interdépendance des influences génétiques et environnementales conduisant à une grande variabilité des comportements.

Cependant, si notre étude semble montrer une variation de l'effet de la taille du groupe sur les individus Rover et Sitter, la modification du dispositif expérimental entre les deux expériences constitue un obstacle à l'établissement de comparaisons précises et de conclusions. La mise en place du fil chauffant à la place du talc pour empêcher les drosophiles de sortir de l'arène apparaissait comme une amélioration du dispositif, mais entraîne finalement un renforcement négatif trop important et stressant pour les individus pour observer les variations de leurs comportements. Il faut donc rester

DISCUSSION

prudent quant aux conclusions tirées de cette expérience qui devrait être réitérée dans de bonnes conditions.

Par ailleurs, nous avons pu montrer l'importance de l'information sociale dans un processus de recherche spatiale améliorant fortement les performances individuelles, mais notre étude ne permet pas de déterminer quelles informations sont prises en compte précisément (indices, communication, intensité, qualité...) ni si cette source d'information peut varier en fonction des paramètres génétiques et environnementaux. Il serait intéressant d'étudier les différents canaux sensoriels potentiellement mis en cause dans ces transferts d'information. Notamment, plonger l'arène dans l'obscurité permettrait de tester le rôle du canal visuel dans l'utilisation de l'information sociale. D'autre part, si le rôle plus important des informations sociales pour les individus Sitter par rapport aux individus Rover est avéré, la question d'une différence de perception et/ou de production des informations entre les individus Rover et Sitter reste aussi entière. La perception des substances chimiques peut varier d'un individu à l'autre en termes d'intensité ou de seuil de détection par exemple et des études ont montré qu'une proportion significative de la variance de la perception des odeurs était héritable (Logan 2014). De la même manière la perception visuelle des individus peut varier sous le contrôle de certains gènes (Heisenberg et Wolf 1984) et engendrer des réponses comportementales variables. D'un autre côté, la production de l'information et notamment la production de phéromones qui jouent un rôle primordial dans la communication chez la drosophile varie sous l'influence génétique (Ferveur 2005). Une différence de production et de perception des informations entre les drosophiles Rover et Sitter associées à un polymorphisme génétique constitue donc une hypothèse importante pour comprendre la variation de leurs comportements. Une expérience supplémentaire faisant intervenir des groupes mixtes d'individus Rover et Sitter permettrait de départager les rôles relatifs de la production et de la perception des informations sociales par les individus. Etudier la variation de la source d'information apparaît comme une perspective indispensable pour appréhender la question des transferts d'informations au sein d'un groupe.

Nos résultats ouvrent la voie à une multitude de nouvelles questions sur les variations des sources d'informations et de leur utilisation. Entre autre, il serait très intéressant d'élargir ce travail en se penchant sur les interactions interspécifiques lors de l'utilisation des informations sociales (Dawson et Chittka 2012; Seppänen *et al.* 2007). Certaines espèces cohabitent et peuvent constituer une source d'information entre elles. Cette étude supplémentaire pourrait apporter de précieux éléments sur les variations des sources

DISCUSSION

d'informations, leur discrimination et leur importance relative dans les prises de décision des individus.

2. La variation du comportement d'agrégation : influence des variations interindividuelles sur un comportement collectif

Le second chapitre de cette thèse met en lumière le comportement grégaire des drosophiles. En présence de deux zones refuges, deux drosophiles s'agrègent plutôt que d'occuper chacune une zone. En témoigne aussi la probabilité de quitter une zone refuge qui est inversement proportionnelle au nombre d'individus présents sur cette zone. L'agrégation est un phénomène très répandu et très étudié sous différents aspects ; les chercheurs se sont intéressés aux mécanismes sous-jacents au regroupement des individus tels que les phéromones d'agrégation, l'interattraction des individus mais aussi aux facteurs à l'origine de l'agrégation (prédation, coopération...) et aux coûts et bénéfices associés à ce comportement. Grâce à notre étude, nous avons pu tout d'abord mettre en évidence une variation interindividuelle du comportement d'agrégation au sein d'une espèce sous l'influence d'un facteur génétique. La variation génétique affecte la dynamique du processus d'agrégation. D'un côté les individus Rover s'agrègent rapidement sans importance relative pour le nombre d'individus présents sur la zone. D'un autre côté, les individus Sitter sont plus lents dans leur processus d'agrégation mais montrent une plus forte attractivité pour le groupe le plus dense. Ces résultats montrent une variation du degré de socialité des individus au sein d'une même espèce.

Mais notre étude va plus loin en s'intéressant à la variation de la composition génétique du groupe. Pour étudier les effets de l'environnement social sur le comportement des individus, la plupart des chercheurs utilise la variation de la taille du groupe ou l'isolement *versus* groupe (Maleszka *et al.* 2009) mais la composition génétique du groupe est rarement prise en considération. La plupart des études considère qu'un groupe est composé d'individus identiques et interchangeables. Cette simplification qui peut être vrai dans certains cas permet de déterminer une dynamique globale du groupe. Mais les individus peuvent différer en termes de sexe, de taille, de morphologie ou même de personnalité (Dussutour *et al.* 2008; Trillmich et Hudson 2011). Ces variations interindividuelles généralement pilotées par des variations génétiques peuvent entraîner des variations de réponses comportementales. Nos résultats suggèrent que les différences de décisions collectives engendrées peuvent dépendre du ratio d'individus présents dans

DISCUSSION

le groupe. Sans engendrer de changement individuel du comportement, la composition du groupe peut entraîner des variations de la dynamique collective. Nos résultats témoignent de la nécessité de prendre en compte les variations interindividuelles au sein d'un groupe pour appréhender au mieux un comportement collectif.

Nos résultats fournissent de précieux éléments pour la compréhension théorique des règles qui gouvernent les comportements collectifs tels que l'agrégation, mais résultant d'expérience en laboratoire, il faut rester prudent quant à leur interprétation. En utilisant la température comme renforcement négatif, nos expériences restent pertinentes d'un point de vue écologique. Mais il serait intéressant de compléter ces résultats par l'observation de la répartition des individus dans un espace naturel ou semi-naturel en créant l'hétérogénéité environnementale présente dans l'environnement naturel des drosophiles.

3. Variations inter-populations de l'organisation sociale

Le troisième et dernier volet de cette thèse a permis de mettre en évidence la variation de l'organisation sociale de différentes populations de drosophiles de l'espèce *Drosophila melanogaster* issues de milieux géographiquement et écologiquement éloignés les uns des autres.

En éthologie, les recherches sur les changements évolutifs et les adaptations se basent généralement sur des variations interspécifiques pour lesquels les caractéristiques des comportements sont tirées de l'observation d'une unique population mais sont supposées représenter invariablement l'espèce (Foster et Endler 1999). Nos résultats, en accord avec les études de génétiques quantitatives démontrent pourtant une variation des caractères entre populations qui pourrait être en lien avec une variation géographique (Endler 1986) ou écologique des milieux de vie. Comme la plupart des caractères phénotypiques, les traits comportementaux peuvent varier géographiquement et cette variation s'avère souvent être le résultat d'une différenciation génétique (Foster 1999).

Nos résultats constituent une première approche qui nécessite d'être approfondie par une étude phylogénétique des populations pour comprendre l'évolution de ces variations inter-populations des comportements et qui apporterait un aperçu du mécanisme de l'évolution des comportements sociaux. La faible durée de divergence entre des populations d'une même espèce constitue un atout pour étudier les causes environnementales et génétiques à l'origine de la variation phénotypique. La diversité des

DISCUSSION

organisations sociales observées au sein de l'espèce *Drosophila melanogaster* suggère une variation des conditions environnementales qu'il reste encore à déterminer et qui pourrait apporter de précieux indices sur les conditions d'évolution de ces comportements.

L'étude des modes de vie et de l'écologie des milieux de vie de ces espèces constitue donc une perspective importante afin de comprendre l'origine de ces variations et leurs possibles conséquences adaptatives. Une variation des densités de populations pourraient expliquer les variations en termes de fréquence et de durée des interactions et la formation de cluster. Mais au stade des études actuelles, il s'agit là d'une simple hypothèse explicative qui nécessite de plus amples recherches.

Si nos résultats suggèrent une composante génétique de la variation des interactions entre les individus, il serait intéressant d'établir plus précisément ce lien. Une première approche pourrait consister à réaliser des croisements entre les populations naturelles aux comportements les plus extrêmes (beaucoup d'interactions – CantonS et Ef - *versus* très peu d'interactions – Taiï et Comores) afin de mettre en évidence de possibles effets de dominance / récessivité des comportements.

A une échelle plus petite, l'analyse préliminaire des réseaux sociaux montre une asymétrie de distribution des interactions au sein de certaines populations et permet d'introduire le concept de variation tempérament au sein d'un groupe. Le tempérament ou personnalité comprend des traits de caractères tels que l'agressivité, l'évitement, la témérité, la timidité ou encore la socialité. Le tempérament des individus peut affecter leur façon d'interagir avec leur environnement ou avec d'autres congénères, mais aussi face aux prédateurs ou à la compétition. Certains phénotypes de tempérament peuvent être favorisés dans certaines conditions écologiques au détriment d'autres phénotypes. L'étude du tempérament des individus peut apporter de nouveaux éléments de réponse pour comprendre la dynamique d'un groupe ou d'une population et leur organisation sociale. Le tempérament et plus précisément la socialité des individus peut être influencée par des paramètres génétiques comme le suggèrent les résultats comparatifs des interactions au sein des deux lignées Rover et Sitter, et leur comportement d'agrégation divergent, mais aussi par l'environnement des individus. Environnement et génétique peuvent tout deux influencer le développement des réseaux neuronaux et il serait très intéressant d'étudier l'effet d'un appauvrissement social au cours du développement des individus à un stade juvénile sur la socialité de ces individus.

DISCUSSION

L'analyse des réseaux d'interactions pour comprendre l'organisation sociale au sein d'un groupe est une méthode en plein développement et semble très prometteuse. Les résultats de cette expérience nécessitent une analyse plus approfondie des réseaux d'interaction afin de compléter les résultats présentés ici.

4. L'implication du polymorphisme du gène *foraging*

La variation du comportement d'agrégation et de l'utilisation des informations sociales entre les deux lignées Rover et Sitter soutient l'hypothèse de l'implication de ce polymorphisme dans le degré de socialité des individus. D'après nos résultats, on peut supposer que les individus dits « Sitter » présentent des caractéristiques plus sociales que les individus « Rover ». Les connaissances importantes sur ce polymorphisme génétique nous ont permis de formuler des hypothèses quant aux avantages conférés par les stratégies divergentes des individus Rover et Sitter. Par leur comportement moins grégaire, les individus Rover sélectionnés sous des conditions de forte densité (M. B. Sokolowski, Pereira, et Hughes 1997) favoriseraient la dispersion et limiterait la compétition pour les ressources et la propagation des pathogènes. Leur comportement alors plus solitaire pourrait être favorisé par le développement de capacité cognitive individuelle et l'utilisation d'informations personnelles. D'un autre côté, par son comportement fortement grégaire et sa sensibilité pour les informations sociales, le phénotype Sitter sélectionné sous des conditions de faible densité favoriserait les rencontres entre les individus notamment pour la reproduction et pourrait alors favoriser l'utilisation des informations sociales.

Cependant, nos études se sont limitées à comparer deux lignées sélectionnées Rover (for^R) et Sitter (for^S) qui peuvent différer sur d'autres critères que le gène *foraging*. Dès lors, non certains de pouvoir attribuer tout le mérite de ces variations au polymorphisme du locus *foraging*, il serait intéressant de compléter ces résultats par l'analyse de mutants tels que for^{S2} , individu Rover dont l'allèle for^R est muté en for^S afin de déterminer précisément le rôle de cette séquence génétique dans les variations comportementales observées. Si des études complémentaires sont nécessaires pour conclure sur le rôle spécifique du gène *foraging* dans ces variations comportementales, il n'en reste pas moins intéressant de constater la variation concordante des comportements entre les deux lignées Rover et Sitter sélectionnées. Nos résultats témoignent de l'importance de ce polymorphisme et de la nécessité d'approfondir les recherches tant au niveau moléculaire

DISCUSSION

que neuronale afin de comprendre ses effets et d'expliquer la diversité de son implication dans les réponses physiologiques et comportementales.

L'importance de la protéine kinase dépendante de la c-GMP (PKG) dans la modulation des phénotypes comportementaux a été clairement établie ces dernières décennies (Reaume et Sokolowski 2009). Les diverses études convergent pour dire que la PKG est une molécule signal aux influences multiples sur les comportements. L'étude de son rôle dans la variation des comportements sociaux semble une perspective prometteuse.

D'autre part, l'utilisation de la méthode GAL4-UAS d'expression dirigée de gènes (technique standard utilisée chez la drosophile pour exprimer un gène d'intérêt dans un tissu spécifique comme les régions neuronales (Brand et Perrimon 1993)) permettrait de déterminer les bases neuronales des processus cognitifs tels que l'apprentissage et l'utilisation des informations sociales et l'influence du polymorphisme génétique sur les différentes régions neuronales.

La séquence d'ADN correspondant au gène *foraging* bien conservée entre différentes espèces (Reaume et Sokolowski 2011) semble affecter des catégories de comportements similaires entre les différents taxons. L'étude de ce polymorphisme, d'un point de vue génétique, moléculaire et neuronal semble un point de départ très intéressant pour appréhender l'évolution des comportements sociaux dans le règne animal.

5. Conclusion

Ce travail de thèse a permis de mettre en évidence différents niveaux de variations des comportements sociaux sous l'influence des interactions entre variations génétiques et environnement social. Il est important de noter l'implication des variations interindividuelles dans l'élaboration et la variation des comportements collectifs. Les réseaux sociaux au sein d'un groupe ou d'une espèce peuvent contraindre par des décisions et des comportements individuels, le comportement et l'organisation sociale du groupe. Ce travail de thèse souligne la diversité du répertoire social de la drosophile et les avancées en termes de manipulation génétiques, neurobiologique et d'études comportementales en font un modèle privilégié pour poursuivre sur cette problématique.

Références

- Brand AH. et Perrimon N. 1993. « Targeted Gene Expression as a Means of Altering Cell Fates and Generating Dominant Phenotypes ». *Development (Cambridge, England)* 118 (2): 401-15.
- Dall SRX., Giraldeau LA., Olsson O., McNamara JM. et Stephens DW. 2005. « Information and its use by animals in evolutionary ecology ». *Trends in Ecology & Evolution* 20 (4): 187-93.
- Dawson EH. et Chittka L. 2012. « Conspecific and Heterospecific Information Use in Bumblebees ». *PLoS ONE* 7 (2): e31444.
- Dussutour A., Nicolis SC., Despland E. et Simpson SJ. 2008. « Individual differences influence collective behaviour in social caterpillars ». *Animal Behaviour* 76 (1): 5-16.
- Endler John A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press.
- Ferveur JF. 2005. « Cuticular Hydrocarbons: Their Evolution and Roles in Drosophila Pheromonal Communication ». *Behavior Genetics* 35 (3): 279-95.
- Foster Susan A. 1999. « The geography of behaviour: an evolutionary perspective ». *Trends in Ecology & Evolution* 14 (5): 190-95.
- Foster Susan A. et Endler JA. 1999. *Geographic Variation in Behavior : Perspectives on Evolutionary Mechanisms: Perspectives on Evolutionary Mechanisms*. Oxford University Press.
- Giraldeau LA., Valone TJ. et Templeton JJ. 2002. « Potential Disadvantages of Using Socially Acquired Information ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 357 (1427): 1559-66.
- Heisenberg M. et Wolf R. 1984. « Vision in Drosophila. Genetics of Microbehaviour. », ix + 250 pp.
- Kendal RL., Coolen I., van Bergen Y. et Laland KN. 2005. « Trade-Offs in the Adaptive Use of Social and Asocial Learning ». In *Advances in the Study of Behavior*, édité par Charles T. Snowdon, Timothy J. Roper, H. Jane Brockmann, and Marc Naguib Peter J. B. Slater, 35:333-79. Academic Press.
- Logan DW. 2014. « Do You Smell What I Smell? Genetic Variation in Olfactory Perception ». *Biochemical Society Transactions* 42 (4): 861-65.
- Maleszka J., Barron AB., Helliwell PG. et Maleszka R. 2009. « Effect of Age, Behaviour and Social Environment on Honey Bee Brain Plasticity ». *Journal of Comparative Physiology A* 195 (8): 733-40.
- Reaume CJ. et Sokolowski MB. 2009. « cGMP-Dependent Protein Kinase as a Modifier of Behaviour ». *Handbook of Experimental Pharmacology*, n° 191: 423-43.
- Reaume C. et Sokolowski MB. 2011. « Conservation of Gene Function in Behaviour ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 366 (1574): 2100-2110.
- Rieucau G. et Giraldeau LA. 2011. « Exploring the Costs and Benefits of Social Information Use: An Appraisal of Current Experimental Evidence ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 366 (1567): 949-57.
- Seppänen JT., Forsman JT., Mönkkönen M. et Thomson RL. 2007. « Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics ». *Ecology* 88 (7): 1622-33.
- Simons Andrew M. 2004. « Many wrongs: the advantage of group navigation ». *Trends in Ecology & Evolution* 19 (9): 453-55.

DISCUSSION

- Sokolowski MB., Pereira HS. et Hughes K. 1997. « Evolution of Foraging Behavior in *Drosophila* by Density-Dependent Selection ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94 (14): 7373-77.
- Templeton JJ. et Giraldeau LA. 1996. « Vicarious Sampling: The Use of Personal and Public Information by Starlings Foraging in a Simple Patchy Environment ». *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38 (2): 105-14.
- Trillmich F. et Hudson R. 2011. « The Emergence of Personality in Animals: The Need for a Developmental Approach ». *Developmental Psychobiology* 53 (6): 505-9.

ANNEXES

1. Expériences supplémentaires

1.1 Différence de production ou de perception des informations sociales

Afin de tester une potentielle différence de production et/ou de perception d'informations sociales par les individus Rover et Sitter, une expérience supplémentaire a été mise en place.

1.1.1 Protocole expérimental

Cette expérience a nécessité l'utilisation du Heat Maze dont la bordure a été recouverte de talc et présentant 1 zone froide à 23°C et le reste de l'arène chauffé à 38°C. Dans un premier temps des groupes de drosophiles composés exclusivement de 6 individus Rover ou 6 individus Sitter sont placés dans l'arène pendant la durée nécessaire à leur regroupement sur la zone refuge. Lorsque les 6 drosophiles forment un groupe stable sur la zone refuge, une 7^{ème} drosophile Rover ou Sitter marquée d'un point de couleur sur le thorax est introduite dans l'arène. Un individu Rover ou Sitter peut donc se retrouver en présence d'un groupe d'individus Rover ou Sitter. Cette expérience a été réalisée 50 fois. Par le calcul du temps mis par la drosophile pour rejoindre le groupe (temps de latence), l'objectif de cette étude est de déterminer si les individus Rover ou Sitter diffèrent dans leur production d'informations sociales (variation en fonction de la composition du groupe) ou dans leur perception de ces informations (variation en fonction de la lignée de l'individu).

Les résultats ont été analysés statistiquement par une ANOVA.

1.1.2 Résultats

Les résultats ne montrent pas de différences significatives du temps de latence entre les individus Rover et Sitter pour rejoindre le groupe (Effet de la lignée de l'individu : $F_{1,374} = 0.259$; $P = 0.611$). En revanche, on note que les individus rejoignent plus rapidement un groupe composé d'individus Sitter qu'un groupe composé d'individus Rover (Effet de la composition du groupe : $F_{1,374} = 5.008$; $P = 0.026$; [Figure 36](#)). Ce résultat penche en faveur de l'hypothèse selon laquelle les individus Sitter produiraient davantage d'indices sociaux favorisant la vitesse de localisation du groupe par les individus. Mais ce résultat peut aussi s'expliquer par une différence d'agressivité ou de compétitivité entre les individus Rover

ANNEXES

et Sitter. Notons que malgré la tendance observée, l'effet de la composition du groupe est surtout valable pour les drosophiles Rover et n'est pas significatif pour les individus Sitter (Rover : $F_{1,180} = 4.115$; $P = 0.044$; Sitter : $F_{1,192} = 1.353$; $P = 0.246$). Cette différence pourrait s'expliquer par le fait que les individus Sitter seraient plus sensibles aux stimuli produits par les individus Rover et Sitter et percevraient davantage ces indices sociaux même s'ils étaient produits en plus faible intensité par les individus Rover.

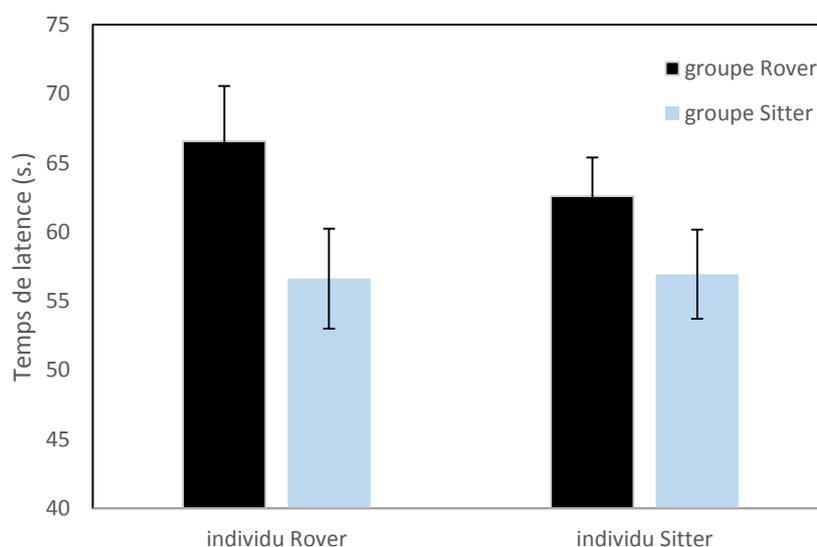


Figure 36 - Temps (moyenne) mis par un individu Rover ou Sitter pour rejoindre un groupe d'individus Rover ou Sitter (N=50).

1.2 Rejoindre un groupe de Rover ou de Sitter : expérience à choix binaire

Dans une seconde expérience, les drosophiles Rover et Sitter sont placées dans un contexte de choix binaire dans lequel elles peuvent rejoindre un groupe composé d'individus Rover ou un groupe composé d'individus Sitter.

1.2.1 Protocole expérimental

Pour cette expérience, l'arène du Heat maze est entourée d'un fil chauffant à 50°C, elle est équipée de deux zones refuges à 23 °C (le reste de l'arène étant chauffé à 40°C). Un groupe de 6 drosophiles Rover et un groupe de 6 drosophiles Sitter sont placées simultanément dans l'arène chacun au niveau d'une zone refuge. Deux cercles de métal entourent ces zones afin d'empêcher les drosophiles Rover et Sitter de se mélanger dans l'arène. Lorsque les deux groupes de drosophiles sont stabilisés sur les zones refuges, les cercles sont supprimés et une drosophile Rover ou Sitter marquée d'un point de couleur sur le

ANNEXES

thorax est introduite dans l'arène à équidistance des deux groupes de drosophiles. Afin de limiter tout biais d'orientation, les groupes de Rover et Sitter sont placés alternativement sur l'une ou l'autre zone refuge. Le choix des individus est noté ainsi que le temps mis pour rejoindre un groupe ou l'autre. Cette expérience a été réalisée 100 fois.

1.2.2 Résultats

Face à un choix binaire, les individus Rover et Sitter rejoignent indifféremment un groupe composé d'individus Rover ou un groupe composé d'individus Sitter. On note que globalement, dans 50 % des cas l'individu rejoint un groupe Rover et dans 50% des cas il rejoint un groupe Sitter ([Figure 37](#)). Cette observation ne corrobore pas l'hypothèse selon laquelle les individus Rover pourraient être plus agressifs dans quel cas les individus devraient rejoindre préférentiellement le groupe d'individus Sitter.

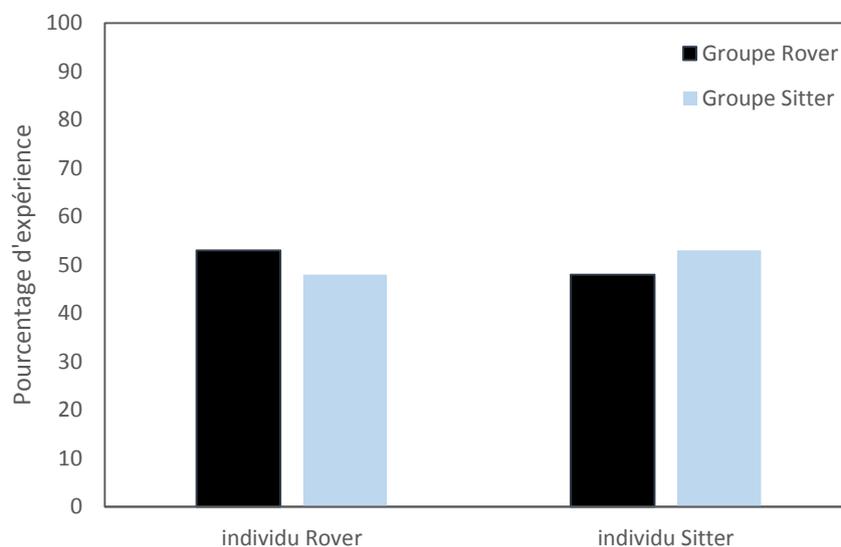


Figure 37 - *Choix des individus Rover et Sitter pour rejoindre un groupe composé d'individus Rover ou Sitter.*

Dans cette expérience à choix binaire, les individus Rover et Sitter rejoignent aussi rapidement un groupe d'individus Rover qu'un groupe d'individus Sitter (effet de la composition du groupe : $F_{1,200} = 1.152$; $P = 0.284$; [Figure 38](#)). En revanche, les individus Sitter sont plus rapides pour rejoindre un groupe quel qu'il soit (effet de la lignée de l'individu : $F_{1,200} = 5.334$; $P = 0.022$).

Les résultats de cette seconde expérience sont en accord avec l'hypothèse selon laquelle les individus Sitter pourraient être plus sensibles aux stimuli produits par les groupes d'individus Rover et Sitter. On peut aussi supposer que les individus Sitter sont plus sensibles aux informations sociales et utilisent la présence de congénères comme une

ANNEXES

information importante tandis que les individus Rover accorderaient moins de crédit à cette source d'informations.

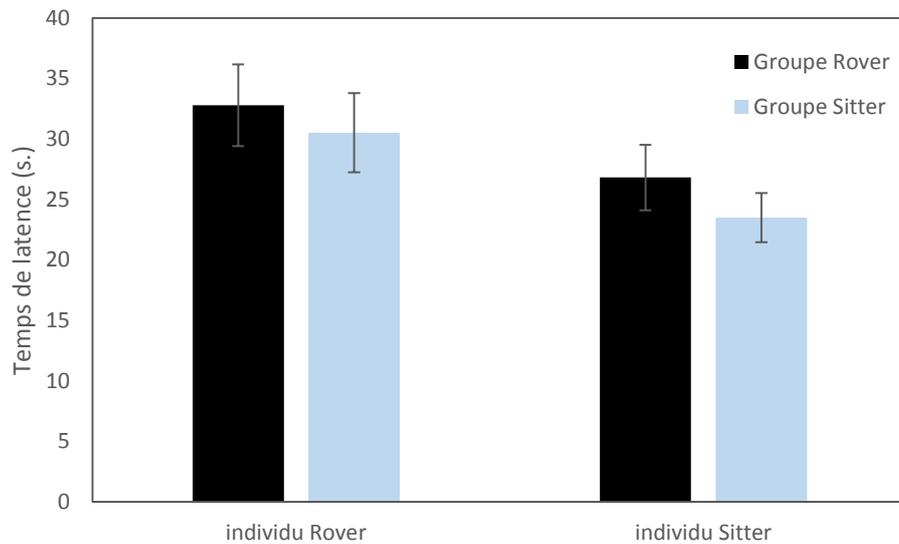


Figure 38 - Temps moyen mis par les individus Rover et Sitter pour rejoindre le groupe en fonction de leur choix (groupe Rover ou Sitter).

1.3 Discussion

D'après l'ensemble de ces résultats, il semble que la variation des comportements des individus résulte d'une combinaison de facteurs et qu'il est difficile de départager les hypothèses émises à partir de ces expériences additionnelles. Les présents résultats suggèrent à la fois une variabilité de production d'informations par les individus Rover et Sitter (expérience 1) et une variation de la perception de ces informations soit par une différence d'intérêt pour les informations sociales soit par une différence de sensibilité aux stimuli produits (expérience 2). De manière générale, il semble que les individus Sitter soient à la fois meilleurs producteurs d'indices sociaux et meilleurs percepteurs de ces mêmes indices.

Cependant, une modification du dispositif expérimental entre ces deux expériences perturbe les conclusions susceptibles d'être formulées. Le fil chauffant utilisé lors de la seconde expérience à la place du talc pour empêcher la sortie des drosophiles de l'arène entraîne un renforcement négatif trop important. On note d'ailleurs que les temps de latence pour rejoindre un groupe sont fortement réduits par rapport à la première expérience (entre 55 et 70 secondes pour la première expérience ; entre 20 et 35 pour la seconde). La rapidité avec laquelle les drosophiles Sitter rejoignent un groupe pourrait

ANNEXES

alors être attribuée à une plus forte sensibilité à la chaleur plutôt qu'aux informations sociales produites. De la même façon, l'absence de choix entre les deux groupes Rover et Sitter peut résulter d'un renforcement négatif trop important entraînant un stress supplémentaire pour les individus. Il semble nécessaire de refaire cette expérience en supprimant le fil chauffant du dispositif afin de tirer des conclusions intéressantes et fiables.

Une information importante ressort de la première expérience en revanche et montre que les individus Rover et Sitter rejoignent plus rapidement un groupe composé d'individus Sitter. On suppose alors une production plus importante de signaux ou d'indices sociaux par les individus Sitter ou un comportement plus « accueillant » que celui des individus Rover. En se basant uniquement sur cette première expérience, il ne semble pas y avoir de différence de perception de la présence du groupe par les individus Rover et Sitter.

2 Article publié

1 PROCEEDINGS
2 OF
3 THE ROYAL SOCIETY B

4
5
6
7
8
9 rspb.royalsocietypublishing.org

10
11
12
13
14
15 Research



16
17 **Cite this article:** Foucaud J, Philippe A-S,
18 Moreno C, Mery F. 2013 A genetic
19 polymorphism affecting reliance on personal
20 versus public information in a spatial learning
21 task in *Drosophila melanogaster*. Proc R Soc B
22 20130588.

23 <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.0588>

24
25
26
27
28 Received: 6 March 2013

29 Accepted: 19 March 2013

30
31
32
33
34 **Subject Areas:**

35 cognition, evolution

36
37 **Keywords:**

38 spatial learning, *Drosophila*, information use,
39 social interaction, genetic polymorphism
40 (foraging gene)

41
42
43
44 **Author for correspondence:**

45 Julien Foucaud

46 e-mail: julien.foucaud@legs.cnrs-gif.fr

47
48
49
50
51
52
53
54
55
56 †These authors contributed equally to this
57 study.



A genetic polymorphism affecting reliance on personal versus public information in a spatial learning task in *Drosophila melanogaster*

Julien Foucaud[†], Anne-Sophie Philippe[†], Celine Moreno and Frederic Mery

Laboratoire Evolution, Génomes et Spéciation, UPR-CNRS 9034, Gif/Yvette, France

Organisms that face behavioural challenges can use different types of information to guide their decisions. First, they can use the personal information they sample in their environment. Second, they can use the inadvertent social information provided by the behaviour of conspecifics or heterospecifics (i.e. public information). Currently, little is known about the interaction between genetic variation and the use of personal versus public information in natural populations. Here, we investigated whether a natural genetic polymorphism affects the use of personal versus public information in a spatial learning task in *Drosophila melanogaster*. We found that genetic variation at the *foraging* locus interacts with social context during spatial learning. While both allelic variants are able to use personal and public information to improve their navigation during 10 training trials, a probe trial revealed that individuals carrying the *for*^R (rover) allele rely mainly on personal information, whereas individuals carrying the *for*^S (sitter) allele either use or display more public information than rovers. Accordingly, transfer of social information is more important in groups of sitters than in groups of rovers. These results suggest that a positive feedback loop can occur between alleles promoting group living, such as *for*^S, and the use and/or display of public information, ultimately providing the opportunity for the joint evolution of sociality and cultural traits.

1. Introduction

Learning, defined as a modification of behaviour with experience, appears as an adaptive and widespread process in animals. Learning allows individuals to face environmental heterogeneity in both space and time [1]. The genetic basis of variation in learning ability among closely related species and populations of the same species is an important avenue for research. Brains are complex machines that rely on the coordinated expression of vast genetic networks, both during development and throughout life [2–4]. Apart from genetic considerations, environmental factors are also critical to the process of learning. In particular, the social context in which a memory task is acquired or performed can significantly influence learning performance [5,6]. Social interaction with conspecifics or heterospecifics can provide useful information during the learning process. Instead of directly sampling their physical environment and acquiring personal information [7], individuals can gain information from others or provide social information to others, i.e. share social information [8]. Social information can be provided by conspecifics in the form of direct communication between individuals, but also as inadvertent social information, produced in the course of their own activities. When this inadvertent social information provides some cues about the quality of an environmental parameter, it is termed public information [7]. Public information may significantly reduce learning costs, such as adverse trial-and-error outcomes [9]. In some social species, including humans, an inability to benefit from social interactions can be severely deleterious (e.g. autism [10]). How genetic

© 2013 The Author(s) Published by the Royal Society. All rights reserved.

64 factors and the social environment interact to influence
 65 learning, however, has been poorly investigated [10,11]. In
 66 particular, little is known about genetic variation in the rela-
 67 tive use of public versus personal information. A plausible
 68 hypothesis is that genes favouring social interactions or
 69 group living may influence the proportion of social versus
 70 personal information used in the course of memory acqui-
 71 sition or retrieval. An increase in the number and diversity
 72 of social interactions could provide the basis for selection
 73 on the reliance on social information.

74 In this study, we use *Drosophila melanogaster* as a model
 75 system to investigate how genetic and social environmental
 76 factors interact during a spatial learning task. Our work is
 77 based on a well-characterized behavioural polymorphism
 78 that is due to a single biallelic gene in *D. melanogaster*. The
 79 *foraging* locus (*for*) encodes a cGMP-dependent protein
 80 kinase (PKG). It has two allelic variants—rover and sitter—
 81 that are distinguished by significant food-related behavioural
 82 differences in individual larvae and adults. Rovers bear at
 83 least one dominant *for^R* allele and have higher PKG levels
 84 than sitters. Sitters are homozygous for the recessive *for^S*
 85 allele [12]. Variation in PKG activity has been found to
 86 affect a wide range of behavioural and physiological
 87 responses [13,14]. Individual rovers leave food patches
 88 readily and explore more food patches, whereas sitters tend
 89 to aggregate and remain on food patches [15–17]. Con-
 90 sequently, sitters are expected to experience significantly
 91 more social interactions and, therefore, could be more sensi-
 92 tive to these interactions than rovers. In other species, the
 93 homologous *for* gene in ants and bees has been shown to
 94 regulate socially mediated foraging [18–20].

95 To test for a putative interaction between the *foraging* locus
 96 and social interaction in the context of learning, we used a
 97 spatial learning task recently developed for *D. melanogaster*
 98 [21,22]. In this task, individuals or groups of flies are trained
 99 to locate an invisible safe zone of optimal temperature within
 100 an aversively heated arena by using visual pattern cues on
 101 the walls or by observing the behaviour of other individuals.
 102 This task can be seen as the invertebrate version of the popular
 103 Morris water maze used in mammalian studies of cognitive
 104 defects and spatial memory [23,24]. Previous work showed
 105 that individuals [21] or groups of flies [22] can access the safe
 106 zone with increased efficiency over repeated trials and can
 107 use visual cues—such as geometrical patterns—to locate their
 108 position. To investigate the potential differential impact of
 109 social interaction between *for* genetic variants, we compared
 110 the reliance on public versus personal information in rovers
 111 and sitters by manipulating the information available to them.

115 2. Material and methods

116 (a) Fly strains

117 We used *D. melanogaster* rover (*for^R*) and sitter (*for^S*) natural alle-
 118 lic variants of the *foraging* (*for*) gene [16,25] kindly provided by
 119 M. B. Sokolowski. Flies were cultured on standard medium
 120 and always kept in groups at $22 \pm 2^\circ\text{C}$. To prevent escape from
 121 the arena during the experiments, 3- to 7-day-old adult female
 122 flies were anaesthetized on ice and their wings were clipped
 123 12–24 h before they were introduced to the heat maze. Before
 124 the experiment, all individuals were maintained in small
 125 groups (less than 20 individuals) on standard yeast–cornmeal
 126 agar food under a 12 L : 12 D cycle at room temperature.

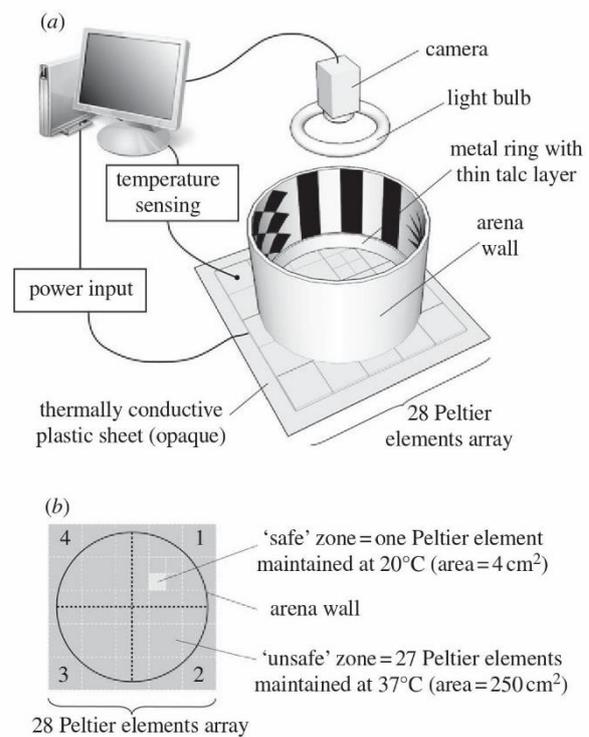


Figure 1. Spatial learning experimental device and study design. (a) Schematic of the 'heat maze' apparatus. The floor of the maze consists of 28 Peltier elements below an opaque, thermally conductive plastic sheet. The temperature of each of the 28 Peltier elements is individually monitored and maintained at the desired level (precision to less than 1°C). Wall patterns provide spatial cues. The paths of flies are video-tracked using a USB camera and computer software. (b) Heat reinforcement of the maze.

116 (b) Spatial learning apparatus

117 We used a previously developed assay to decipher search strategies in *D. melanogaster* [21]. The 'heat maze' apparatus is an 18 cm diameter arena with a 5 cm high metal ring at its base that is covered by a thin layer of talc to prevent flies from escaping (figure 1a). This metal ring was surrounded by a 20 cm high, circular wall made of blank white paper that we used to display visual cues (four geometrical patterns, one per quadrant).

118 The flies' task was to reach a safe zone in an otherwise negatively reinforced environment, similar to the Morris water maze used in vertebrate studies [24,26]. The negative reinforcement in this case was elevated temperature. To keep the design simple and to control floor temperature in the area, we chose to use an array of 28 Peltier elements (arranged in a 5×5 grid; 24 measured 4×4 cm and four measured 2×2 cm; figure 1b). The surface temperature of each Peltier element was directly related to the amount of electrical power applied and was finely tuned via computer-control, assuring precision of less than 1°C . For 27 of the Peltier elements, the temperature was set to 37°C —a non-lethal negative reinforcement demonstrated in previous experiments that used this and other learning paradigms [27]. We used the remaining Peltier element (a small 2×2 cm Peltier) as the safe zone—equivalent to the platform in the Morris water maze—and set its surface temperature to a permissive 20°C . The 18 cm diameter arena thus consisted of a large 'unsafe' 37°C zone of approximately 250 cm^2 and a 'safe' 20°C platform of 4 cm^2 (figure 1). On top of this array of Peltier elements, we laid a thermally conductive plastic sheet as a floor surface. This surface allowed us to remove potential odour cues simply by washing the floor surface, to set up a very steep

temperature gradient between the safe and unsafe zones, and to ensure that safe and unsafe zones were visually and texturally indistinguishable. The whole heat maze apparatus was placed in a 60 × 60 × 60 cm wooden box to block more distant visual cues. Air temperature within the box was 28°C ± 1°C.

Flies were trained over several trials—either alone or in groups of 10 flies—to become more efficient at locating the safe zone (see below). When alone, flies had access only to personal information—associating wall patterns to the position of the safe zone. When in groups, each fly could use the wall-pattern cues and/or inadvertent social cues provided by the other flies' positions and movements.

To record the flies' positions, we placed a commercial web camera and a circular light bulb on top of the apparatus (figure 1a). We video-tracked each fly's position using ETHOVISION XT v. 8 (Noldus, Wageningen, The Netherlands). All data were deposited in the Dryad repository at <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.kt09v>.

(c) Data analysis

For each foraging trial, we recorded the time required for each individual (a solitary fly trained alone or an individual member of a group) to access the safe zone at each trial as a measure of spatial learning performance.

We fitted Cox regression models to determine whether trial number (continuous variable), social environment (group or alone) or line (rover or sitter) correlated with the latency to first detect the safe zone (assumed when a fly spent at least 10 consecutive seconds on the safe zone). Fitting Cox models allowed us to apply a ceiling value, which permitted those animals that did not reach the safe zone to be included in the analyses as 'censored' data points without distorting the results, as would occur if ceiling values were included in a standard regression analysis. The Cox model has the additional advantage that it does not make any assumptions about the underlying distribution of latencies [28]. All Cox models were assessed to ensure that they obeyed the assumption that hazards were proportional across trials. We fitted a frailty (random) effect allowing for within-individual or group correlations in latency.

3. Experiment 1: learning alone versus learning in groups

In this experiment, we trained adult rover or sitter flies—either individually or in groups—to improve their efficiency at accessing the safe zone over successive training trials. Our first goal was to determine whether rover and sitter flies differ in how much they improve their performance in locating the safe zone over successive training trials, both when they are alone and when they are in a group. Our second goal was to investigate whether this improvement was essentially based on the personal information provided by wall-pattern cues (by providing a final trial where wall-patterns cues were rotated) or was facilitated by the social information provided by the presence of conspecifics (by comparing performance alone and in groups), and whether the two fly strains differed in what type of cues they preferably rely on.

(a) Experiment 1: methods

This experiment consisted of two phases: the training phase and the probe phase.

(i) Training phase

During the training phase, flies were subjected to 10 consecutive, 5 min trials during which the position of the wall patterns remained constant (figure 1c). Flies could therefore improve how quickly they detected the safe zone over trials by using the personal information provided by wall-pattern cues and/or the social information provided by the location and behaviour of conspecifics (in group treatments). Additionally, if rovers and sitters differ in their response to the social context in which learning takes place, then we would expect to find a significant three-way interaction between the 'social environment', 'line' and 'trial' factors. At the beginning of each trial, the single fly or the group of flies was simultaneously released in any quadrant except the one containing the safe zone (anywhere in quadrants 2–4; figure 1b). At the end of each trial, all flies were removed from the arena by gentle aspiration. Each trial immediately followed the preceding one.

(ii) Probe phase

The second phase, or the probe phase, immediately followed the last training trial and consisted of a single 5 min trial. Just before the probe phase, we rotated the wall patterns by 180° but kept the position of the safe zone constant (figure 1c). Thus, if flies associated the position of the safe zone with the wall-pattern cues during the training phase, we would expect their performance to decrease during the probe phase. By contrast, we would expect little or no effect on performance if flies were mainly using social cues—updating information about the new location of the target would be influenced by group size [29,30]. At the beginning of the probe phase, flies trained in groups were simultaneously released in any single quadrant except the one containing the safe zone (quadrant 1) or its opposite quadrant (quadrant 3).

In total, 36 individual rovers, 36 individual sitters, 24 groups of 10 rovers and 24 groups of 10 sitters performed the spatial learning task. In order to prevent any bias owing to the visual cue, we alternated star and diamonds patterns as the cue in the quadrant that contained the safe zone.

(b) Experiment 1: results

(i) Training phase

During the first trial, sitters tended to detect the safe zone faster than rovers, both in groups and alone (Cox regression, line: hazard ratio (95% CI) = 1.6 (1.2–2.27), $p = 0.002$; social environment: hazard ratio (95% CI) = 0.8 (0.52–1.30), $p = 0.4$; line × social environment: hazard ratio (95% CI) = 0.81 (0.42–1.56), $p = 0.53$). The lack of significant effect of 'social environment' and of the interaction 'line × social environment' would suggest that, when naive, rovers and sitters are not particularly influenced by the presence of other flies on the safe zone—they are not differentially using social cues to detect the safe zone. As the number of trials increased, flies became more efficient at accessing the safe zone (Cox regression, trial: hazard ratio (95% CI) = 1.06 (1.05–1.08), $p < 10^{-3}$) and the time required to access this zone reached an asymptote after three to five trials (figure 2).

Importantly, this general pattern varied among lines and social environments (Cox regression, line × social environment × trial: hazard ratio (95% CI) = 0.84 (0.78–0.89), $p = 0.03$). In groups, both rovers and sitters improved their performance over trials (Cox regression, rover: hazard ratio

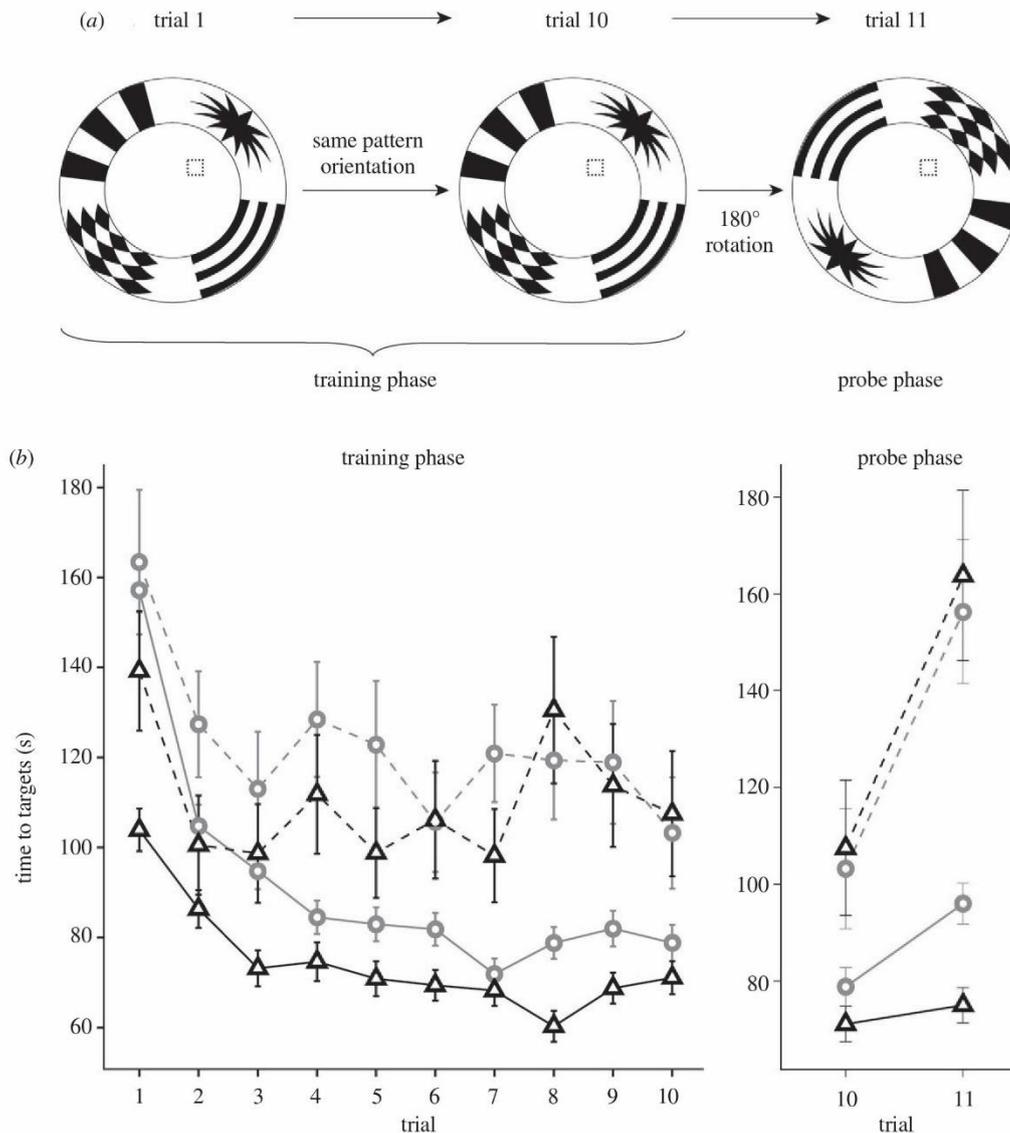


Figure 2. Experiment 1: learning alone versus learning in group. (a) Schematic of the experimental protocol. (b) Spatial learning performance of rovers and sitters trained alone and in groups, measured in time to locate the target. Rover and sitter performances are represented with grey circles and black triangles, respectively. Individuals performing the learning task in a group or alone are represented using plain and dashed lines, respectively.

(95% CI) = 1.07 (1.06–1.09), $p < 10^{-3}$; sitter: hazard ratio (95% CI) = 1.06 (1.05–1.08), $p < 10^{-3}$). Solitary rovers also became more efficient at finding the safe zone as the number of trials increased (Cox regression, rover: hazard ratio (95% CI) = 1.06 (1.02–1.1), $p = 0.003$), though the response was slightly slower than for flies trained in groups (Cox regression, social environment: hazard ratio (95% CI) = 0.73 (0.54–0.99), $p = 0.046$; social environment \times trial: hazard ratio (95% CI) = 0.97 (0.93–1.02), $p = 0.30$). However, despite a positive trend, solitary sitters never significantly improved their efficiency at finding the safe zone over time (Cox regression, sitter hazard ratio (95% CI) = 0.98 (0.94–1.02), $p = 0.51$) and they responded differently from those sitters trained in groups (Cox regression, social environment: hazard ratio (95% CI) = 0.79 (0.58–1.07), $p = 0.13$; social environment \times trial: hazard ratio (95% CI) = 0.90 (0.87–0.92), $p < 10^{-3}$). The hazard ratios for each trial were also never significantly different from the initial trial (Cox regression, comparison with trial 1, $p > 0.06$ for all trials 2–10).

(ii) Probe phase

Solitary rovers and sitters both exhibited a strong response to the rotation of wall patterns; they performed significantly worse during the probe trial than during the final training trial (figure 2; Cox regression, rover: hazard ratio (95% CI) = 0.37 (0.2–0.67), $p = 0.001$; sitter: hazard ratio (95% CI) = 0.35 (0.18–0.67) $p = 0.002$). Overall, these results suggest that, when alone, both natural genetic variants are able to use the information provided by visual cues to locate the safe zone, with an advantage for rovers; rovers progressively improved their ability to detect the safe zone over the first 10 trials. Rovers and sitters are thus capable of acquiring and retrieving physical information from the environment when this is the only type of information available.

Results differed significantly when learning took place in the presence of social cues. In groups, the response of rovers during the probe trial compared with the last training trial was similar to the response of rovers tested alone, i.e. groups of rovers

performed significantly worse during the probe phase than during their final training trial (Cox regression, group: hazard ratio (95% CI) = 0.70 (0.57–0.86), $p = 0.001$; comparison group versus alone: social environment: hazard ratio (95% CI) = 0.91 (0.65–1.2), $p = 0.3$; social environment \times trial: hazard ratio (95% CI) = 0.71 (0.4–1.25), $p = 0.24$). Interestingly, sitters tested in a group detected the safe zone as efficiently as in the preceding training trial, even though the visual wall-pattern cues had been rotated (figure 2; Cox regression: hazard ratio (95% CI) = 0.94 (0.78–1.12), $p = 0.72$). Sitters tended to respond differently to the rotation of the visual patterns depending on whether they were in a group or alone (comparison group versus alone: Cox regression: social environment: hazard ratio (95% CI) = 1.02 (0.83–1.04), $p = 0.09$; social environment \times trial: hazard ratio (95% CI) = 0.61 (0.33–1.1), $p = 0.051$). Despite a general trend, however, we could not detect a significant differential effect of the social environment (in group or alone) on how rovers and sitters respond to the change in visual cues (Cox regression: line \times social environment \times trial: hazard ratio (95% CI) = 0.56 (0.25–1.18), $p = 0.12$). These results would suggest that rovers mainly rely on wall-pattern visual cues to orient themselves, even in the presence of other flies. By contrast, sitters showed social facilitation during the learning process and, when in a group, social information was relatively more important for sitters than for rovers: the position of other flies mattered more to sitters than the position of the wall-pattern cues to locate the safe zone. Interestingly, when observing the first fly to access the safe zone (when no other flies were yet present), we found that the time required to access the safe zone increased between the final training phase and the probe phase in rover groups (ANCOVA with trial as covariate and group replicate as random factor; trial: $F_{1,21} = 3.8$, $p = 0.03$) but not in sitter groups ($F_{1,21} = 1.003$, $p = 0.5$). This suggests that sitter flies introduced in the maze may initially perform a distributed random search, independent of the wall patterns, that is then modified by social information provided by flies that progressively access the safe zone.

4. Experiment 2: use of pattern cues versus social cues during the probe trial

To measure the relative strength of the use of wall-pattern cues versus social cues, we performed an additional experiment using two heat maze apparatuses. In this experiment, focal flies were forced into conflict between using their personal information and using the social cues provided by the group during the probe trial.

(a) Experiment 2: methods

Two groups of flies (either two groups of rovers or two groups of sitters) were first trained simultaneously using the previously described training phase. One group was trained to locate the safe zone facing the star wall pattern; the other group was trained to locate the safe zone facing the diamond wall pattern (i.e. the opposite pattern in the arena; figure 3a). In each group, a single (focal) fly was marked on the thorax with a small dot of acrylic paint. The foraging activity of only this focal fly was video-tracked for each trial. At the end of the training phase, all flies were removed from the arena, all non-marked flies were released into their respective arena and the two marked

flies were swapped from their initial arena into the other arena. Another trial was then performed without rotating the wall pattern. Thus, the position of the wall pattern no longer predicted the position of the safe zone for the focal fly, but it did for the other flies in the group. Fifty replicates were performed for each line.

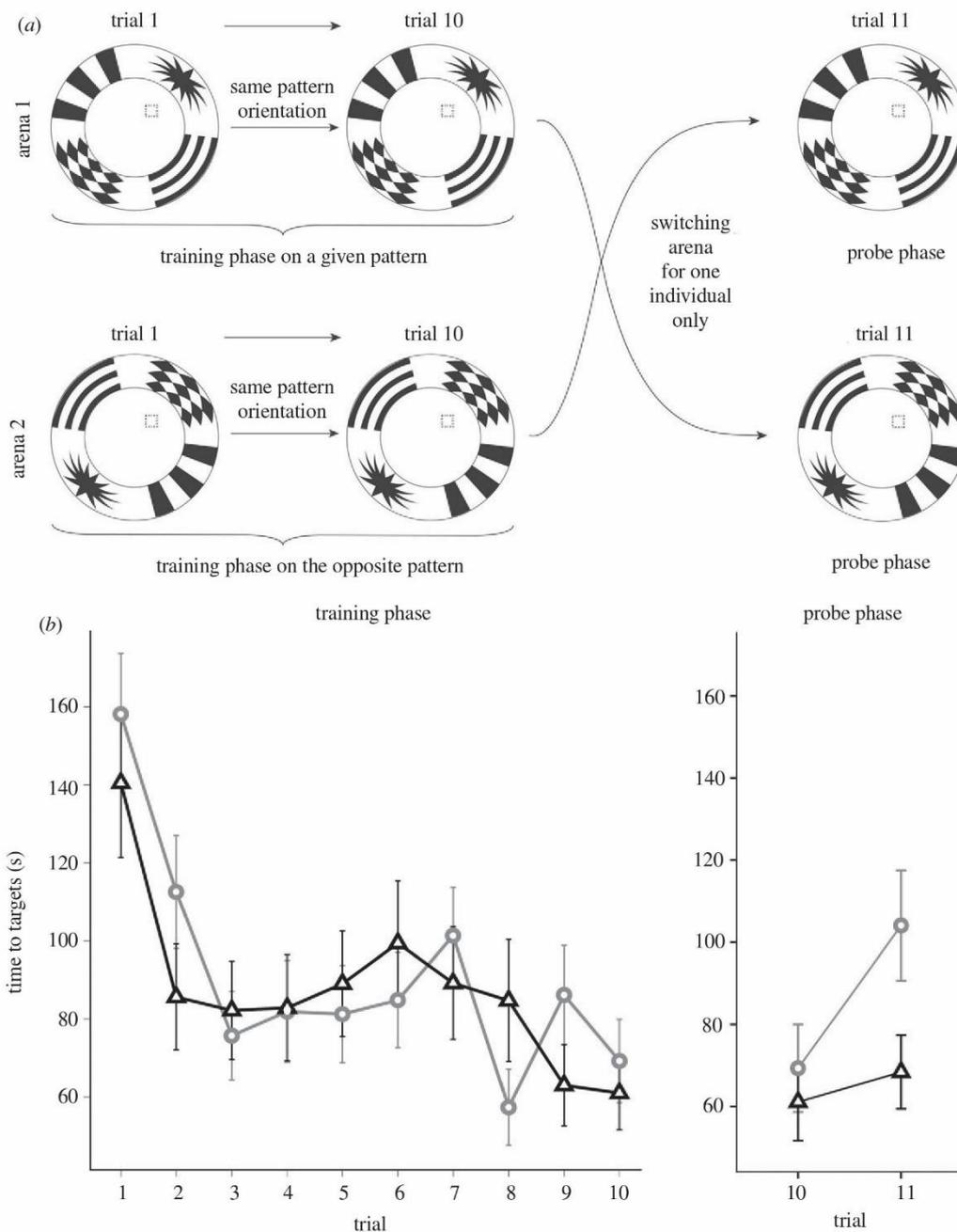
From the results of experiment 1, the prediction for experiment 2 was that sitter focal flies would be less affected by the change in arena than would rover focal flies, because social cues appear more important for sitters than for rovers to locate the safe zone. It is important to note that, as in the first experiment, the genotypes of the focal fly and of the group flies were always the same (either rover or sitter). Hence, the factors ‘group genotype’ and ‘focal fly genotype’ are confounded, and it is not possible to distinguish the effect of use from display of social cues by different genotypes.

(b) Experiment 2: results

As previously observed, both rover and sitter focal flies within a group improved performance over the training phase (figure 3b; Cox regression: rover: hazard ratio (95% CI) = 1.08 (1.04–1.12), $p < 10^{-3}$; sitter: hazard ratio (95% CI) = 1.06 (1.02–1.11), $p = 0.001$). The most important result of experiment 2 is that rovers and sitters were differently affected by the conflicting switch that occurred between the final two trials (Cox regression: line \times trial: hazard ratio (95% CI) = 1.48 (1.10–1.99), $p = 0.009$). During the final trial in which focal flies were subjected to a ‘probe phase’, but the other flies of the group were not, rover performance significantly decreased but decrease in sitter performance was not significant—sitters located the safe zone as quickly as they had in the last training trial (figure 3b; Cox regression: rover: hazard ratio (95% CI) = 0.61 (0.38–0.97), $p = 0.03$; sitter: hazard ratio (95% CI) = 0.9 (0.5–1.33), $p = 0.43$). During the first minute of this last trial (the probe trial), rovers also tended to spend significantly more time than sitters on the quadrant that had previously predicted the location of the safe zone (mean \pm s.e.: rover: 13.7 ± 1.5 , sitter: 8.2 ± 1.7 ; paired sample t -test: $t = 4.74$, $p < 10^{-3}$). These results confirm that, during the training phase, rovers primarily improved performance by using wall-pattern cues, whereas sitters primarily improved performance by progressively using or displaying social cues. These results also provide information about the strength of these associations. Within a rover group—despite the fact that most flies performed well during the previous trial—either the focal fly still did not use its social group as an information source or the rover group did not provide social information. Similarly, within a sitter group—despite the fact that the focal fly faced environmental change—its performance remained the same. We conclude that sitters either progressively used public information or that sitter groups provided more public information than did rover groups.

5. Discussion

The present experiments suggest a genetic influence on variation in the reliance on personal versus public information. Our results show that rovers improved their ability to detect a safe zone over trials by associating their position with wall-pattern visual cues; they were only slightly sensitive to the social context. By contrast, sitters did not show much improvement in their ability to find the safe zone when they were



362 **Figure 3.** Experiment 2: use of pattern cues versus social cues during the probe trial. (a) Schematic of the experimental protocol. (b) Spatial learning performance of
363 rover and sitter focal individuals trained in groups, measured in time to locate the target. Rover and sitter performances are represented with grey circles and black
364 triangles, respectively.

365
366 trained alone, but showed strong social facilitation when in a
367 group. Two equally plausible and not exclusive hypotheses
368 may explain why sitter flies improve more in group contexts.
369 First, it is possible that sitter flies are better at using inadvertent
370 social information—i.e. by paying progressively more attention
371 to the position and behaviour of other flies in the arena—than
372 are rover flies. According to this hypothesis, sitter flies rely
373 more on public information than do rover flies. Second, it is
374 possible that sitter flies' behaviour changes in some marked
375 way upon entering the safe zone, and that the focal fly (irrespective
376 of its genotype) learns this change in behaviour, but that
377 the behaviour of rover flies does not change so markedly.
378 According to this hypothesis, sitter flies display more public

information than do rover flies. To distinguish between these
hypotheses of differential use or display of public information
between sitter and rover flies, it would be necessary to test
the spatial performance of focal flies within groups of flies of
the alternate genotype.

Whether this genotypic difference in behaviour affects the
use or display of public information, these experiments
demonstrate that sitters trained in a group outperform even
the best lone learners, as expected from previous work on
the benefits of collective behaviour over individual action
[29,30]. Variation in the *foraging* gene activity thus appears to
affect the type of information used or displayed by individual
flies. Differential reliance on personal or public information

379 may depend on their relative costs. When alone, sitters per-
 380 formed the learning task poorly and thus may benefit
 381 greatly from the social cues available when in a group. On
 382 the other hand, rovers performed the task well when alone,
 383 by using personal information. The presence of conspecifics
 384 provided little improvement. One should note that the
 385 observed difference between rovers and sitters is not due to
 386 a simple innate difference in aggregation tendency. When
 387 naive, rovers and sitters performed equally well. It was only
 388 over training trials that sitters progressively increased their
 389 reliance on available public information. How individuals esti-
 390 mate their performance, the value of the different sources of
 391 information and the nature of the underlying neural mechan-
 392 isms that allow this behavioural choice must still be elucidated.

393 These results are consistent with the hypothesis that allelic
 394 variants that promote group living and recurrent social inter-
 395 actions, such as the *for^s* allele in *Drosophila* [15–17], can be
 396 associated with increased use and/or display of social infor-
 397 mation. Genes that favour the reliance on social information
 398 and those that favour group living are expected to co-evolve,
 399 because they positively impact each other. Previous studies
 400 show that the benefits of using social information increase
 401 with the number of potential informers [30–33], which is influ-
 402 enced by genes that promote social interaction. Reciprocally,
 403 the benefits from social interaction are expected to be higher
 404 when use of social information improves [8,34,35]. This kind
 405 of positive feedback loop between genes that promote social
 406 interaction and genes that govern the use of social information
 407 can help us understand the seemingly concomitant evolution of
 408 sociality and culture in animals [8,36,37]. In particular, quanti-
 409 tative models predict that phenotypic evolution can be greatly
 410 enhanced when there is a positive interaction between
 411 reciprocal traits [38–41].

412 Our learning experiment also illustrates that reliance on
 413 social information may be an advantageous strategy in chang-
 414 ing environments. Indeed, as floor temperature was kept
 415 constant during our probe trial (including the cooler safe
 416 zone), this trial can simulate a rapid environmental change,
 417 with the correct target located in the opposite quadrant
 418 during the probe trial relative to training. In this case, we
 419 observed that the greater relative importance of public infor-
 420 mation for sitters enabled them to rapidly switch their
 421 response towards the new goal, whereas rovers paid the
 422 cost of spending more time searching within a zone that
 423 had become noxious. The timing of environmental change
 424 (i.e. environment predictability) is particularly important
 425 when evaluating the relative costs and benefits of relying
 426 on social versus personal information [42]. Collective behav-
 427 iour arises from the combined tendency to form groups and
 428 to use social information that is available in those groups;
 429 this use of social information is expected to result in accurate
 430 decision-making in situations with a lot of uncertainty
 431 [29,43]. In the context of spatial heterogeneity, it is probably
 432 that immigrants should learn to copy the behaviour of local
 433 individual; paradoxically, rover individuals, which are more
 434
 435

likely to be immigrants, do not pay more attention to social
 cues than do sitter individuals, as shown in our experiments.

Most studies highlight a trade-off in the use of social versus
 personal information [35,37,44]. In the case of *D. melanogaster*,
 the *for* locus probably does not directly mediate such a putative
 trade-off. First, our experiment suggests that the genetic poly-
 morphism at the *for* locus is not strictly associated with
 reliance on either social or personal information. Sitters are
 also able to use personal information (resembling the ‘critical
 social learner’ phenotype; [45]), and rovers can benefit from
 the presence of conspecifics during training (resembling the
 ‘conditional social learner’ phenotype; [46]). Second, the *for*
 genetic polymorphism has already been shown to be highly
 pleiotropic (e.g. to incur negative frequency-dependent selec-
 tion at the larval stage when food resources are low; [25]).
 Therefore, allelic frequencies at the *for* locus are probably
 under various selective pressures and, as such, do not directly
 reflect a putative trade-off between personal versus public
 information use in *Drosophila*. As noted earlier, a promising
 line of research would be to investigate putative differences in
 quality/quantity of information being provided by groups;
 for instance, by studying the behaviour of focal individual
 flies in alternate variant groups of flies.

The pleiotropic nature of the *for* locus [13,25,47] illustrates
 the intricate nature of the evolution of social, cognitive and
 physiological traits. The fact that the *for* locus, which was orig-
 inally isolated for its regulation of foraging behaviour [12,14],
 also impacts the use or display of socially acquired information
 does not come as a surprise. In bees, sociality may have
 evolved through modification of gene networks that regulate
 several aspects of behaviour and physiology, such as foraging
 (including the orthologous *for* locus; [18–20]). Finally, the *for*
 locus has been shown to influence a variety of other learning
 processes, such as associative olfactory learning [48], visual
 pattern memory [49] and retroactive interference [50]. Our
 results suggest a strong interaction between genetic and
 social environmental factors and appeal for a re-evaluation
 of previous conclusions on the effect of the *for* polymorphism
 on learning, as learning assays are typically conducted either
 alone (e.g. visual pattern memory; [49]) or in groups
 (e.g. associative olfactory memory; [48]).

This work is an early attempt to link a naturally occurring
 genetic polymorphism, an ecologically relevant learning task
 and the social context in which the learning task is per-
 formed. Our study illustrates that allelic variants can
 interact with social context to promote a positive feedback
 loop between group-forming behaviour and social infor-
 mation use, and that they provide the basic ingredients for
 joint natural selection of sociality and cultural traits.

We thank M. B. Sokolowski for providing the fly strains, S. Wardrop,
 D. Promislow and two anonymous reviewers for their most valuable
 comments on previous versions of the manuscript. J.F. wishes to thank
 Aude Gilibert for support. This work was supported by the European
 Research Council under the European Community’s Seventh Framework
 Programme (FP7/2007–2013)/ERC grant agreement no. 209540 to F.M.

436 References

- 437
 438
 439 1. Papaj DR, Lewis AC. 1993 *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives*. London, UK:
 440 Chapman & Hall.
 441
 2. Vreugdenhil E, Berezikov E. 2010 Fine-tuning the
 brain: microRNAs. *Front. Neuroendocrinol.* **31**,
 128–133. (doi:10.1016/j.yfrme.2009.08.001)
 3. Loebrich S, Nedivi E. 2009 The function of activity-
 regulated genes in the nervous system. *Physiol. Rev.*
89, 1079–1103. (doi:10.1152/physrev.00013.2009)

- 442 4. Yamamoto A, Zwarts L, Callaerts P, Norga K, Mackay
443 TFC, Anholt RHH. 2008 Neurogenetic networks for
444 startle-induced locomotion in *Drosophila*
445 *melanogaster*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **105**,
446 12 393–12 398. (doi:10.1073/pnas.0804889105)
- 447 5. Hoppitt W, Laland KN. 2008 Social processes
448 influencing learning in animals: a review of the
449 evidence. In *Advances in the study of behavior*,
450 vol. 38 (eds HJ Brockmann, TJ Roper, M Naguib,
451 KE Wynne-Edwards, C Barnard, JC Mitani),
452 pp. 105–165. San Diego, CA: Academic Press.
- 453 6. Chabaud MA, Isabel G, Kaiser L, Preat T. 2009 Social
454 facilitation of long-lasting memory retrieval in
455 *Drosophila*. *Curr. Biol.* **19**, 1654–1659. (doi:10.
456 1016/j.cub.2009.08.017)
- 457 7. Valone TJ. 1989 Group foraging, public information,
458 and patch estimation. *Oikos* **56**, 357–363. (doi:10.
459 2307/3565621)
- 460 8. Danchin E, Giraldeau LA, Valone TJ, Wagner RH.
461 2004 Public information: from nosy neighbors to
462 cultural evolution. *Science* **305**, 487–491. (doi:10.
463 1126/science.1098254)
- 464 9. Dall SRX, Giraldeau LA, Olsson O, McNamara JM,
465 Stephens DW. 2005 Information and its use by
466 animals in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.*
467 **20**, 187–193. (doi:10.1016/j.tree.2005.01.010)
- 468 10. Robinson GE, Fernald RD, Clayton DF. 2008 Genes
469 and social behavior. *Science* **322**, 896–900. (doi:10.
470 1126/science.1159277)
- 471 11. Sokolowski MB. 2010 Social interactions in ‘simple’
472 model systems. *Neuron* **65**, 780–794. (doi:10.1016/
473 j.neuron.2010.03.007)
- 474 12. Osborne KA, Robichon A, Burgess E, Butland S,
475 Shaw RA, Coulthard A, Pereira HS, Greenspan RJ,
476 Sokolowski MB. 1997 Natural behaviour
477 polymorphism due to a cGMP-dependent protein
478 kinase of *Drosophila*. *Science* **277**, 834–836.
479 (doi:10.1126/science.277.5327.834)
- 480 13. Fitzpatrick MJ, Sokolowski MB. 2004 In search of
481 food: exploring the evolutionary link between
482 cGMP-dependent protein kinase (PKG) and
483 behaviour. *Integr. Comp. Biol.* **44**, 28–36. (doi:10.
484 1093/icb/44.1.28)
- 485 14. Sokolowski MB. 1998 Genes for normal behavioural
486 variation: recent clues from flies and worms. *Neuron*
487 **21**, 463–466. (doi:10.1016/S0896-6273(00)80556-5)
- 488 15. Bell WJ, Tortorici C. 1987 Genetic and nongenetic
489 control of search duration in adult of 2 morphs
490 of *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* **33**,
491 51–54. (doi:10.1016/0022-1910(87)90103-x)
- 492 16. Pereira HS, Sokolowski MB. 1993 Mutations in the
493 larval foraging gene affect adult locomotory
494 behavior after feeding in *Drosophila melanogaster*.
495 *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **90**, 5044–5046. (doi:10.
496 1073/pnas.90.11.5044)
- 497 17. Tortorici C, Bell WJ. 1988 Search orientation in adult
498 *Drosophila melanogaster*: responses of rovers and
499 sitters to resource dispersion in a food patch.
500 *J. Insect Behav.* **1**, 209–223. (doi:10.1007/
501 BF01052239)
- 502 18. Ben-Shahar Y, Leung H-T, Pak WL, Sokolowski MB,
503 Robinson GE. 2003 cGMP-dependent changes in
504 phototaxis: a possible role for the foraging gene in
honey bee division of labour. *J. Exp. Biol.* **206**,
2507–2515. (doi:10.1242/jeb.00442)
- 505 19. Bloch G, Grozinger CM. 2011 Social molecular
pathways and the evolution of bee societies. *Phil.
Trans. R. Soc. B* **366**, 2155–2170. (doi:10.1098/rstb.
2010.0346)
20. Toth AL, Robinson GE. 2007 Evo-devo and the
evolution of social behavior. *Trends Genet.* **23**,
334–341. (doi:10.1016/j.tig.2007.05.001)
21. Foucaud J, Burns JG, Mery F. 2010 Use of spatial
information and search strategies in a water maze
analog in *Drosophila melanogaster*. *PLoS ONE* **5**,
e15231. (doi:10.1371/journal.pone.0015231)
22. Ofstad TA, Zuker CS, Reiser MB. 2011 Visual place
learning in *Drosophila melanogaster*. *Nature* **474**,
204–207. (doi:10.1038/nature10131)
23. Lindner MD. 1997 Reliability, distribution, and
validity of age-related cognitive deficits in the
Morris water maze. *Neurobiol. Learn. Mem.* **68**,
203–220. (doi:10.1006/nlme.1997.3782)
24. Morris R. 1984 Developments of a water-maze
procedure for studying spatial-learning in the rat.
J. Neurosci. Methods **11**, 47–60. (doi:10.1016/0165-
0270(84)90007-4)
25. Fitzpatrick MJ, Feder E, Rowe L, Sokolowski MB.
2007 Maintaining a behaviour polymorphism by
frequency-dependent selection on a single gene.
Nature **447**, 210–215. (doi:10.1038/nature05764)
26. Vorhees CV, Williams MT. 2006 Morris water maze:
procedures for assessing spatial and related forms of
learning and memory. *Nat. Protoc.* **1**, 848–858.
(doi:10.1038/nprot.2006.116)
27. Diegelmann S, Zars M, Zars T. 2006 Genetic
dissociation of acquisition and memory strength in
the heat-box spatial learning paradigm in
Drosophila. *Learn. Mem.* **13**, 72–83. (doi:10.1101/
lm.45506)
28. Therneau TM, Grambsch PM. 2000 *Modeling survival
data: extending the Cox model*. New York, NY: Springer.
29. Couzin ID. 2009 Collective cognition in animal
groups. *Trends Cogn. Sci.* **13**, 36–43. (doi:10.1016/j.
tics.2008.10.002)
30. Morand-Ferron J, Quinn JL. 2011 Larger groups of
passerines are more efficient problem solvers in the
wild. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **108**, 15 898–15 903.
(doi:10.1073/pnas.1111560108)
31. Ward AJW, Herbert-Read JE, Sumpter DJT, Krause J.
2011 Fast and accurate decisions through collective
vigilance in fish shoals. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*
108, 2312–2315. (doi:10.1073/pnas.1007102108)
32. Liker A, Bókony V. 2009 Larger groups are more
successful in innovative problem solving in
house sparrows. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **106**,
7893–7898. (doi:10.1073/pnas.0900042106)
33. Simons AM. 2004 Many wrongs: the advantage of
group navigation. *Trends Ecol. Evol.* **19**, 453–455.
(doi:10.1016/j.tree.2004.07.001)
34. Danchin E, Wagner RH. 1997 The evolution of
coloniality: the emergence of new perspectives.
Trends Ecol. Evol. **12**, 342–347. (doi:10.1016/s0169-
5347(97)01124-5)
35. Valone TJ. 2007 From eavesdropping on
performance to copying the behavior of others: a
review of public information use. *Behav. Ecol.
Sociobiol.* **62**, 1–14. (doi:10.1007/s00265-007-
0439-6)
36. Laland KN, Atton N, Webster MM. 2011 From fish to
fashion: experimental and theoretical insights into
the evolution of culture. *Phil. Trans. R. Soc. B* **366**,
958–968. (doi:10.1098/rstb.2010.0328)
37. Rieucou G, Giraldeau LA. 2011 Exploring the costs
and benefits of social information use: an appraisal
of current experimental evidence. *Phil. Trans. R. Soc.
B* **366**, 949–957. (doi:10.1098/rstb.2010.0325)
38. Bailey NW. 2012 Evolutionary models of extended
phenotypes. *Trends Ecol. Evol.* **27**, 561–569.
(doi:10.1016/j.tree.2012.05.011)
39. McGlothlin JW, Moore AJ, Wolf JB, Brodie ED. 2010
Interacting phenotypes and the evolutionary
process. III. Social evolution. *Evolution* **64**, 2558–
2574. (doi:10.1111/j.1558-5646.2010.01012.x)
40. Moore AJ, Brodie ED, Wolf JB. 1997 Interacting
phenotypes and the evolutionary process. I. Direct
and indirect genetic effects of social interactions.
Evolution **51**, 1352–1362. (doi:10.2307/2411187)
41. Wolf JB, Brodie ED, Moore AJ. 1999 Interacting
phenotypes and the evolutionary process. II.
Selection resulting from social interactions. *Am. Nat.*
153, 254–266. (doi:10.1086/303168)
42. Deygout C, Gault A, Duriez O, Sarrazin F, Bessa-
Gomes C. 2010 Impact of food predictability on
social facilitation by foraging scavengers. *Behav.
Ecol.* **21**, 1131–1139. (doi:10.1093/beheco/arq120)
43. Krause J, Ruxton GD, Krause S. 2010 Swarm
intelligence in animals and humans. *Trends Ecol.
Evol.* **25**, 28–34. (doi:10.1016/j.tree.2009.06.016)
44. Kendal RL, Coolen I, van Bergen Y, Laland KN. 2005
Trade-offs in the adaptive use of social and asocial
learning. In *Advances in the study of behavior*,
vol. 35 (eds PJB Slater, CT Snowdon, HJ Brockmann,
TJ Roper, M Naguib), pp. 333–379.
45. Enquist M, Eriksson K, Ghirlanda S. 2007 Critical
social learning: a solution to Rogers’s paradox of
nonadaptive culture. *Am. Anthropol.* **109**, 727–734.
(doi:10.1525/aa.2007.109.4.727)
46. Rendell L, Fogarty L, Laland KN. 2010 Rogers’
paradox recast and resolved: population structure
and the evolution of social learning strategies.
Evolution **64**, 534–548. (doi:10.1111/j.1558-5646.
2009.00817.x)
47. Sokolowski MB. 2001 *Drosophila*: genetics meets
behaviour. *Nat. Rev. Genet.* **2**, 879–890. (doi:10.
1038/35098592)
48. Mery F, Belay AT, So AK-C, Sokolowski MB, Kawecki TJ.
2007 Natural polymorphism affecting learning and
memory in *Drosophila*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **104**,
13 051–13 055. (doi:10.1073/pnas.0702923104)
49. Wang ZP, Pan YF, Li WZ, Jiang HQ, Chatzimanolis L,
Chang JH, Gong ZF, Liu L. 2008 Visual pattern
memory requires foraging function in the central
complex of *Drosophila*. *Learn. Mem.* **15**, 133–142.
(doi:10.1101/lm.873008)
50. Reaume CJ, Sokolowski MB, Mery F. 2011 A natural
genetic polymorphism affects retroactive interference in
Drosophila melanogaster. *Proc. R. Soc. B* **278**, 91–98.
(doi:10.1098/rspb.2010.1337)

ABSTRACT

The social behavior variation is a very important issue for understanding evolution of sociality in animal kingdom. By studying genetic and environmental interactions influence on social behavior in *Drosophila melanogaster*, this thesis fits with this problematic and focus on the parameters which could explain the social behavior variations.

In this research work, we studied and highlighted the existence of social behavior in *Drosophila* like learning and using social information in a spatial learning task, aggregation behavior and numerous social interactions. These behaviors are the first step before more sociality and their study with no-social species is essential to understand the evolution toward more sociality.

The use of two lines from genetic polymorphism of the *foraging* gene (Rover and Sitter phenotypes) reveals differences in behavior between individuals and enable us to study the influence of genetic and environment parameters. Sitter individuals show more social behavior than Rover ones, using more social information and adopting more aggregation behavior. Variation of the genetic composition of the group influence the aggregation level of Rover individuals. They show more gregarious behavior with majority of Sitter individuals. These observations raise the question of the effects of the information source variations on the social behavior and their implication in interactions variations.

The last part of this thesis focuses on the interactions between individuals in 12 different populations of *Drosophila melanogaster*. This approach revealed an important variation in social organization within species and opens new perspectives to study the evolution of sociality.

This research bring new elements on factors influencing the change in social behavior and highlight new perspectives for the study of their evolution.

Keywords: *Drosophila*, personal and social information, aggregation behavior, social interactions, foraging polymorphism, social behavior.

RESUME

La variation des comportements sociaux est une problématique très importante pour appréhender l'évolution de la socialité dans le règne animal. Par l'étude des interactions entre les paramètres génétiques et environnementaux sur les comportements sociaux de la drosophile (*Drosophila melanogaster*), cette thèse s'inscrit dans cette problématique et cherche à mettre en évidence les paramètres déterminants pour la expliquer la variation des comportements sociaux des individus.

Au cours de ce travail de recherche, on a pu étudier et mettre en évidence l'existence de comportements sociaux chez la drosophile tels que l'apprentissage et l'utilisation des informations sociales dans un contexte de recherche spatiale, le comportement d'agrégation et l'établissement de nombreuses interactions. Ces comportements sont les premiers pas vers plus de socialité et leur étude est indispensable pour comprendre l'évolution vers plus de coopération et de communication entre les individus.

L'utilisation de deux lignées issues du polymorphisme génétique du gène *foraging* (phénotypes Rover et Sitter) a permis de mettre en évidence des différences de comportements entre les individus et d'étudier les interactions entre paramètres génétiques et environnementaux. Les individus de phénotype Sitter témoignent d'un comportement plus social que les individus Rover, utilisant préférentiellement l'information sociale, ils forment aussi des agrégats plus importants semblant attirés par le plus grand nombre. On note aussi que la variation de la composition génétique du groupe entraîne une modification du comportement d'agrégation du groupe. Ainsi, les variations interindividuelles influencent le comportement collectif.

Le dernier volet de cette thèse s'intéresse aux interactions entre les individus au sein de 12 populations différentes de l'espèce *Drosophila melanogaster*. Cette approche a permis de révéler une grande variation de l'organisation sociale des individus au sein d'une même espèce et ouvre de nouvelles perspectives pour étudier l'évolution de la socialité.

Ce travail de recherche permet d'apporter de nouveaux éléments sur les facteurs influençant la variation des comportements sociaux et de mettre en avant de nouvelles perspectives pour l'étude de leur évolution.

Mots clés : Drosophiles, informations personnelles et sociales, agrégation, interactions sociales, polymorphisme *foraging*, comportements sociaux.