Bases neuroéthologiques des comportements d'orientation

❖ Mécanismes élémentaires de l'orientation et leur contribution aux mécanismes supérieurs :

- 19ème siècle : Auguste Comte
  → **Positivisme** = cadre matérialiste & rejet de la métaphysique et de la théologie

- 1ère moitié du 20ème siècle : Watson
  → **Béhaviourisme** = Description du comportement selon les stimulations (manifestation matérielle, concrète et observable) & exclusion de toute notion d'état interne et des variables intermédiaires (= boîte noire)

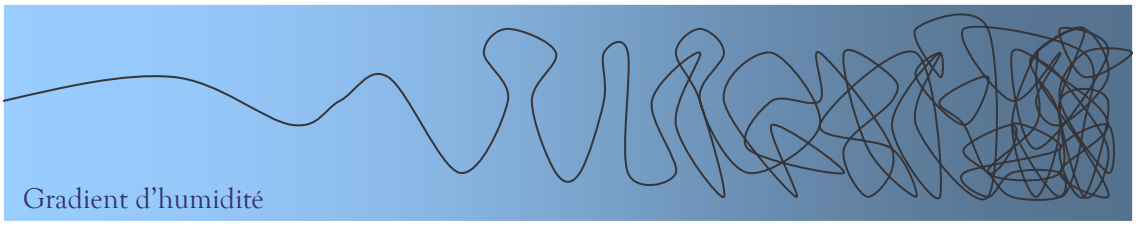
  → **Etude des taxies** : Travaux sur les animaux inférieurs (surtout les arthropodes) avec des mesures précises des stimulations dans un environnement simple et mesures du comportement (les plus simples possibles)

➢ Réactions d'orientation primaires = Taxies et cinèse :

Cinèse :

= Modification des caractéristiques cinétiques du déplacement (vitesse linéaire et/ou angulaire) en réaction à la perception d'un gradient de stimulation.

Exemple : Variation de vitesse angulaire chez le cloporte selon un gradient d'humidité :



Taxie :

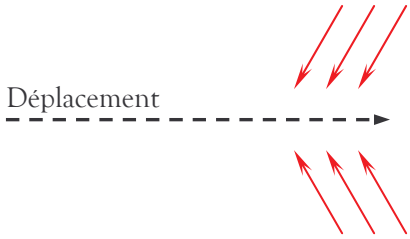
Cf. poly (1)

- Classement selon la nature de stimulation :
  - Phototaxie,
  - Géotaxie,
  - Chimiotaxie,
  - Etc.

- Taxie positive = la réponse à la stimulation consiste en une approche.
- Taxie négative = la réponse à la stimulation consiste en un éloignement.

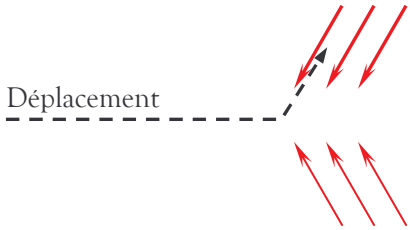
- **3 catégories :**
  - **Trophotaxie :**

    Elle consiste en un déplacement directe vers (ou à l'opposé) de la source. Les 2 capteurs sensoriels ont une stimulation égale (symétrie bilatérale)



  - **Télotaxie :**

    Elle consiste en la possibilité de ne pas avoir la même quantité de stimulation sur les 2 capteurs sensoriels. L'individu a le choix entre 2 sources (souvent selon l'intensité)

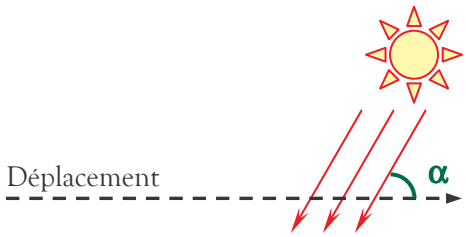


  - **Trophotaxie :**

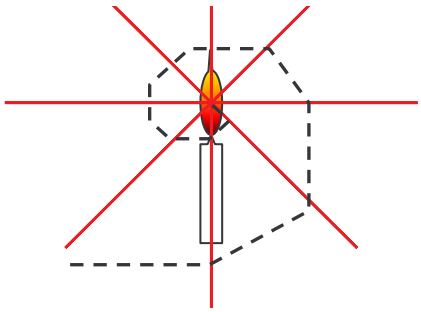
    Elle consiste en un déplacement directe vers (ou à l'opposé) de la source. Les 2 capteurs sensoriels ont une stimulation égale (symétrie bilatérale)

    Elle permet de se déplacer dans tout l'espace selon un angle α et le moment du jour.

    Par exemple, au matin avec α=90° permet de se diriger vers le nord.



- Si la source de stimulation est à l'infini, comme le soleil, les rayons de stimulation sont parallèles et le déplacement est rectiligne.
- Si la source est proche, les rayons sont radiaires et le déplacement est spiralé vers la stimulation.



Les taxies animales sont calquées sur les taxies végétales. Les animaux se comportent comme des automates.

- 2ème moitié du 20ème siècle :
  → **Cognitivisme** = l'animal n'est pas que réactif mais aussi actif dans son environnement.

Ce courant critique les méthodes et les théories des classifications de ces comportements d'orientation :

- L'environnement du laboratoire est trop épuré avec des animaux trop simples pour pouvoir généraliser à tous les animaux. Les taxies sont des artéfacts du laboratoire.

- Il y a une classification des comportements d'orientation selon la nature de stimulation et le déplacement qui en découle, sans prendre en compte les mécanismes neurosensoriels.

Quel intérêt pour l'étude des taxies aujourd'hui ?

Une étude des taxies permet la distinction entre stimulus agent et stimulus signal.

Stimulus agent	Stimulus signal
Stimulus analysé de manière simple et qui agit par son intensité (voire aussi de la direction de sa source) **Intensité → Cinèse** **Intensité + Direction → Taxie**	Analyse de son intensité, éventuellement l'orientation de sa source, mais aussi de sa qualité configurale **Intensité → Cinèse** **Intensité + Direction → Taxie**

Il y a une graduation des réactions aux stimuli qui correspond à peu près à la phylogenèse (complexification du système nerveux sensorimoteur), mais aussi à l'ontogenèse.

Les taxies sont considérées comme les bases de l'ontogenèse des comportements d'orientation. Elles permettent la mise en place de la cognition spatiale.

Cf. poly (2)
Modèle approche–retrait de Schneirla

➢ **Taxies innées mais modifiables :**

Caractéristiques d'un comportement inné selon Lorenz :

- Présence à la naissance,
- Expression similaire chez tous les membres de l'espèce,
- Apparition malgré une privation partielle ou totale de l'expérience sensorimotrice correspondante,
- Non modifiable par l'apprentissage.

Il ressemble à une réponse comportementale de type réflexe.

Taxie :

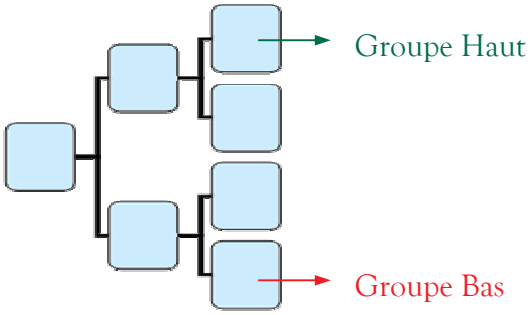
Elle apparaît sans expérience préalable chez tous les membres d'une espèce. Elle est observable chez les individus naïfs (élevés en laboratoire) relâchés dans le milieu naturel.

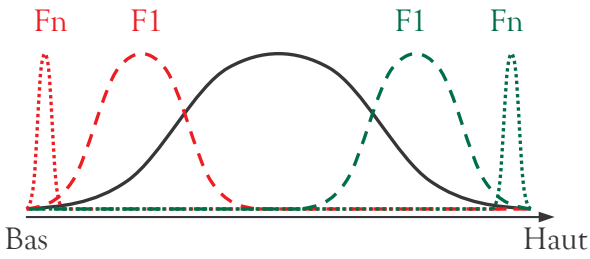
Génétique et taxies :

① Il y a la possibilité de réaliser des sélections artificielles sur la base des phénotypes « taxies ».

Exemple de sélection sur la géotaxie chez la drosophile :

Choix entre descendre et monter et sélection des individus ayant toujours monté et ceux ayant toujours descendu.





Les études ont démontrés l'existence d'un déterminisme polygénétique (3 à 4 gènes)

② Il y a la possibilité de réaliser des mutations.

Exemple de mutations bar, tan, yellow chez la drosophile :

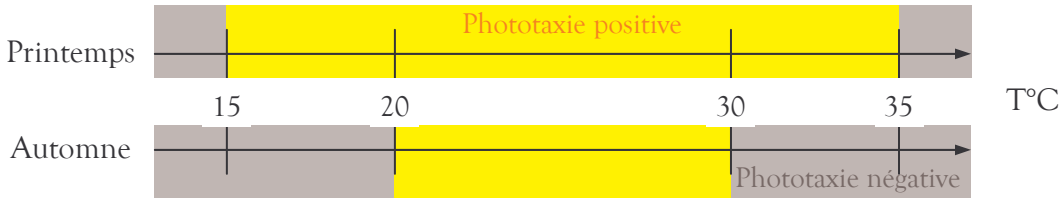
- bar → Sensibilité inférieure à la lumière
- yellow → Sensibilité supérieure à la lumière
- tan → Insensibilité à la lumière

Ces gènes agissent sur la réaction locomotrice (et non sur la perception)

Plasticité des comportements taxiques :

① Variation selon l'âge, l'environnement, l'état physiologique.

Exemple des scolytes :



Exemple des abeilles et des fourmis :

Elles présentent une phototaxie positive le matin et négative le soir.

② Possibilité d'extinction des réponses taxiques.

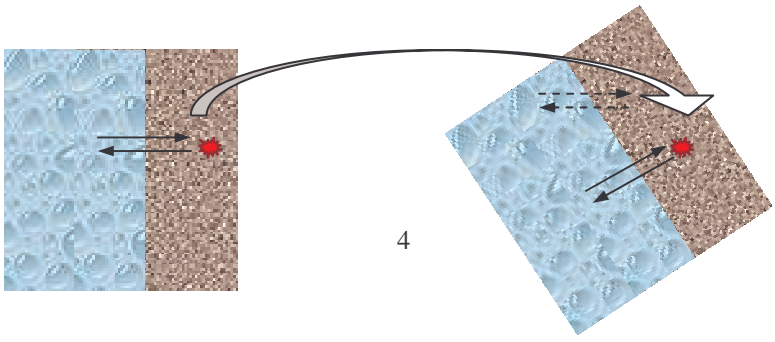
Exemple du grillon des bois :

Le jeune présente une scototaxie (= attirance par le noir, toujours sous-entendue positive) S'il est placé dans une boîte avec une zone d'ombre sans valeur biologique, 10 fois par jour pendant 40 jours, il y a une extinction de la scototaxie.

Dans le milieu naturel, l'obscurité est signe de moins de chaleur et de plus de litière (donc plus de nourriture) Dans le laboratoire, il n'y a rien de tout ça. Cette taxie perd de son utilité.

Exemple du talitre :

Il effectue des va-et-vient avec celui des vagues via une photoménotaxie.



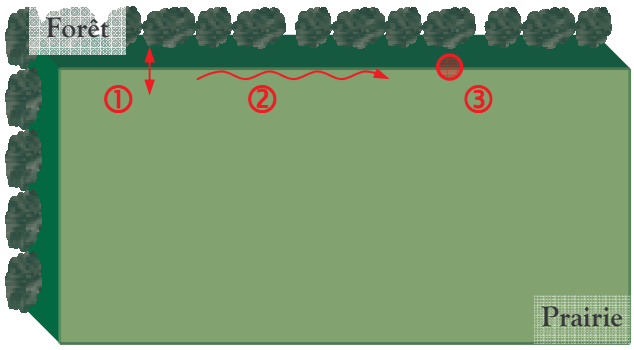
➢ Une étape précoce de l'ontogenèse des comportements orientés :

Evolution de la scototaxie à l'orientation basée sur les repères terrestres :

(= stimulus agent) (= stimulus signal)

Exemple du grillon des bois :

① Le 1er stade larvaire présente une scototaxie (et une phototaxie négative) stricte.
② Le talitre suit les bords de la prairie.
③ Le talitre a développé une configuration terrestre pour longer la prairie et a choisi une zone privilégiée (un arbre) pour y vivre.



Autre exemple : les grillons fluviaux et les lycoses (araignée chasseuse) :

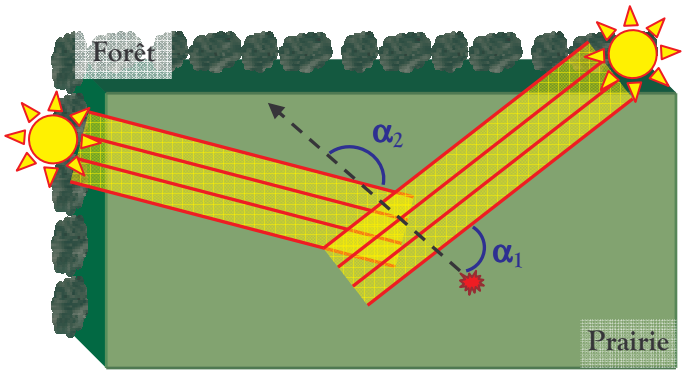
Dans un 1er temps, ils ont une scototaxie. Puis, ils sélectionnent des repères particuliers et il n'y a plus de déplacement linéaire vers l'obscurité. Il y a un affinement du comportement.

Evolution de la phototaxie à l'orientation basée sur le compas solaire (repères solaires) :

= astrotaxie

Exemple du grillon des bois :

- Au bout de 4 à 6 semaines, la phototropotaxie négative évolue en photoménotaxie. Il n'y a pas seulement la fuite de la lumière, mais aussi le déplacement pour la survie (se nourrir) Chaque individu développe un angle α préférentiel, sur des critères idiosyncrasiques.
- Au bout de 3 à 4 mois, toute la population a le même angle α préférentiel, en corrélation avec les ressources locales du milieu.
- Puis, l'orientation préférentielle diffère avec la position du soleil, via une compensation temporelle (compensation du mouvement du soleil)



Exemple de l'abeille :

- La larve a une phototaxie négative.
- L'adulte a une phototaxie positive, puis une photoménotaxie positive.

La compensation du mouvement du soleil par l'utilisation d'une éphéméride (=informations sur la position du soleil durant les différents moments de la journée)

Comment acquérir une éphéméride ?

Les repères terrestres sont fixes et des angles (des rayons du soleil) sont associés avec le moment de la journée (déterminé par une horloge interne) Il y a l'existence de bases innées d'éphémérides.

Expérience :

Cf. poly (3)

Des abeilles ne connaissent que la position du soleil du soleil entre 15^{H} et 18^{H}. Puis, on les teste le matin et le midi.

- Cette expérience met en évidence d'éphéméride inné grossier : la position du soleil au matin est l'opposé de celle de l'après–midi.
- L'expérience individuelle est nécessaire pour mémoriser un moment de la journée
- Des ajustements se font au fur et à mesure de l'expérience des autres moments de la journée.

➢ Implication des taxies dans les comportements orientés plus complexes :

L'astrorménotaxie est un comportement orienté complexe.

Les taxies sont impliquées dans des comportements complexes autres que d'orientation.

Le comportement locomoteur permet l'exploration du monde et donc l'acquisition d'expériences, augmentant les relations avec l'environnement et permettant ainsi des ébauches comportementales (émergences)

➢ L'ajustement à l'environnement = 2 modèles :

Les 2 modèles cohabitent.

L'animal a tendance à se déplacer et percevoir des stimulations.

Δ Ce sont des modèles simples et caricaturaux

Modèle instructif :

A la naissance, il y a un petit nombre de taxies (petit nombre de comportements alimentaires) Le contact avec l'environnement se fait de manière grossière. Au cours de l'ontogenèse, une relation dialectique entraîne un affinage des comportements de base et une émergence de comportements nouveaux.

Exemple du grillon des bois :

Cf. poly (4)

- Il y a une très forte fidélité à certaines zones géographiques.
- A la naissance, il y a 3 tendances taxiques : scototaxie, phototaxie négative et géotaxie positive.
- Dès quelques jours, la larve se déplace vers des zones sombres avec des trajets sinueux. Puis, il s'installe rapidement une linéarité clairière–forêt. Il en va de même pour des larves nées en laboratoire puis relâchées en milieu naturel.

→ **Ceci est dû à l'expérience et non à la maturation.**

- Ensuite, il y a la mise en place de rythmicité de la scototaxie qui évolue avec la journée (maximale le matin et minimale le soir) La phototropotaxie négative évolue en photoménotaxie qui correspond à une astroménotaxie avec compensation temporelle.
- La compensation temporelle consiste en une relation entre les repères célestes et les repères terrestres.

⇒ **Durant l'ontogenèse, la scototaxie et la phototaxie évoluent en comportements complexes**

Modèle sélectif :

A la naissance, une grande variété de comportements de base est présente. Au cours de l'ontogenèse, il y a une sélection des taxies pertinentes.

Exemple du talitre :

Cf. poly (5)

- Le comportement de base consiste en un déplacement :
  - vers la plage durant la nuit (recherche alimentaire détritivore)
  - vers la mer durant la journée (protection de dessiccation)
- Sur une plage avec une pente marquée, la géotaxie dominante.
- Sur une plage avec une pente peu marquée, la scototaxie est dominante.
- Le poids relatif géo/astrotaxie se fait selon le milieu :
  - Une plage riche en repères terrestres favorise la géotaxie,
  - Une plage pauvre en repères terrestres favorise l'astrotaxie.

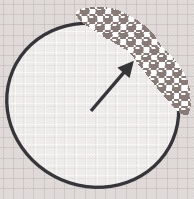
→ **Il y a une sélection des taxies plus efficaces (poids relatif) par une hiérarchisation assez précoce des taxies.**

⇒ **Cela permet des comportements adaptés (plus efficaces) mais rend l'animal moins flexible.**

Cercle trigonométrique :

La flèche montre l'orientation principale de la population. Sa longueur de la flèche est déterminée par le pourcentage de cette distribution.

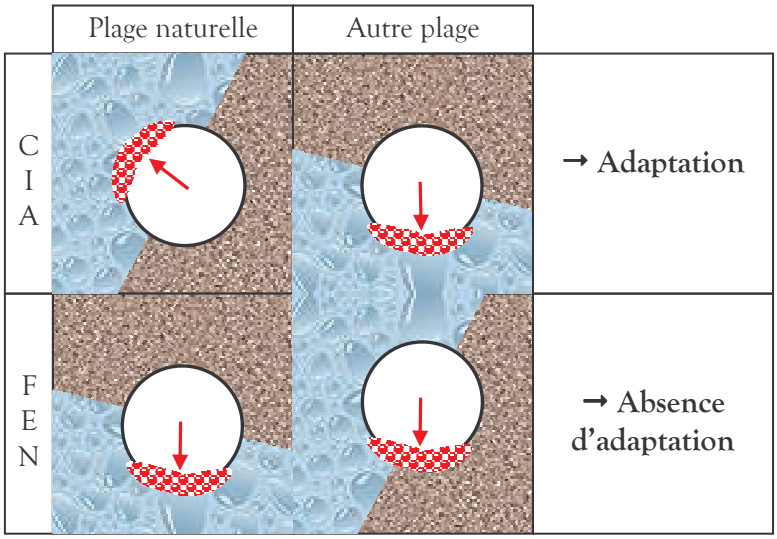
(1 = 100% de la population dans l'orientation principale
0 = dispersion de la population)



Expérience :

- L'avantage de CIA est que sa plage naturelle change d'orientation selon les marées. Cette population est donc adaptée au changement

- La population FEN a perdu en flexibilité



⇒ **Concept de canalisation (épigénétique)**
(= perte de flexibilité avec la spécialisation)

Spécialisation → Augmentation de l'efficacité, mais aussi risque en cas de changement du milieu.
Flexibilité → Adaptation au changement, mais efficacité moindre.

➢ Re-contextualisation dans les modèles des mécanismes du comportement :

Ontogenèse :

Réaction inconditionnelle
↓
Modification des seuils avec des renforcements (expériences)
↓
Ajustement à des stimuli

Modèle *Umwelt* :

Cf. poly (6)

Le modèle réagit à des stimulations par des comportements moteurs (formation de boucles réactionnelles) Il y a la création d'un monde fonctionnel avec la notion d'attente, de motivation, de renforcement.

Modèle autopoïétique :

Il y un état initial, dont des interaction avec l'environnement via les taxies. L'environnement crée des perturbations, changeant ainsi l'état initial pour retrouver un équilibre avec l'environnement.

L'état initial est le point de départ, sans instruction pour son devenir. Ce n'est qu'un pré-câblage autour duquel l'individu évolue via des idiosyncrasies.

❖ Sensorialité, perception et comportement = notion de perceptive active :

➢ Vision chez les insectes :

Les fourmis :

Ces animaux présentent des yeux à facettes, dont le terme « yeux composés » est plus correct, et des ocelles (= bosses au-dessus de la tête)

Cf. poly (6)

- L'œil simple est une lentille encapsulée avec l'ensemble des récepteurs.
- L'œil composé est une structure à l'extérieur de la tête avec plusieurs facettes (ommatidies) Une ommatidie est l'unité fonctionnelle de réception. Chaque photorécepteur est muni d'une lentille.

2 contraintes à l'œil composé :

- Nécessité de bouger la tête pour éviter l'adaptation des récepteurs. *L'œil simple bouge par micro-saccades, appelées saccades oculaires.*
- Faible acuité visuelle.

L'acuité visuelle est définie par l'angle minimal entre 2 points pour pouvoir les distinguer. L'acuité des insectes est liée à l'angle inter-ommatidien (angle pour que 2 ommatidies différentes soient stimulées)

Pour augmenter l'acuité, il faut diminuer l'angle inter-ommatidien, donc augmenter le diamètre de l'œil et/ou augmenter la concavité (c'est-a-dire augmenter le rayon de courbure)

Une déformation locale, appelée pseudo-fovéa, consiste en une zone de meilleure acuité au détriment d'autres zones.

3 exemples de pseudo-fovéa :

- **Le vol :**
  Il y a un gradient d'acuité visuelle :

Frontal	→	Caudal
Equatorial	→	Dorsal et Ventral

  L'avantage est une bonne vision de ce qui se passe devant l'animal et une baisse des interférences (informations inutiles = bruit de fond)

- **La marche :**
  Il y a un gradient d'acuité visuelle :
  (Idem que pour le vol)

Frontal	→	Caudal
Equatorial	→	Dorsal et Ventral

  L'avantage est aussi le même que pour le vol. Cela concerne les insectes marcheurs avec une forte prédominance de la vision dans l'orientation.

- **La poursuite de cibles (prédation et reproduction) :**
  Les pseudo-fovéas sont très localisées, permettant de focaliser les zones visuelles pertinentes. Par exemple, la mante religieuse possède 2 zones frontales qui se recoupent (vision 3D)

Concernant la reproduction, les zones sont surtout frontales et vers le haut : la poursuite de femelles se fait par le bas.

Avantages des yeux composés ?

Les ocelles sont des yeux simples présents chez les arthropodes.

Pourquoi ne pas les avoir développer ?

- Les yeux composés permettent un champ visuel quasiment égal à 360°, avec un angle mort inférieur à 10° (voire nul)
- C'est la structure idéale pour utiliser des détecteurs élémentaires de mouvements (DEM) de part leur câblage facilité.
- Il y a la possibilité de modifier l'arrangement des ommatidies en fonction des besoins (même possibilité chez l'œil simple)

➢ Concept de perception active :

Il consiste en l'utilisation du comportement pour obtenir des informations sensorielles adaptées à la tâche.

Exemples :

- Le grillon :

Il effectue des mouvements lors de fixation rétinienne d'un bord. Il présente une scototaxie particulière (suivi de zones de contraste) avec des réflexes optomoteurs consistant en des micro-saccades locomotrices pour éviter l'adaptation des récepteurs rétiniens.

- Utilisation de la parallaxe de mouvement pour détecter la distance des objets :

Le champ binoculaire est assez faible chez les insectes. L'utilisation de la parallaxe de mouvement permet la vision en 3D, via la vision de mouvement de l'environnement par rapport à l'individu en déplacement. La vitesse relative des objets environnementaux lors du déplacement permet la distance relative de ces objets.

- L'abeille :

Cf. poly (9)

L'expérience consiste en l'apprentissage de recherche alimentaire au centre d'une cible. Le mouvement des abeilles reproduit à peu près la cible représentée (suivi des contrastes) Les abeilles naïves effectuent les mêmes mouvements que les abeilles expérimentées.

Cf. poly (10 & 11)

Les abeilles expérimentées ont tendance à voler suivant à rencontrer les lignes (vol transversal), tandis que les abeilles naïves longent les lignes (suivi de contrastes)

→ La différence entre ces vols se situe dans leur objectif (= obtenir des informations visuelles) :

(9) La tâche est la reconnaissance de forme. Le mécanisme requis est la fixation rétinienne.

(10) La tâche est la détection de la hauteur de la forme. Le mécanisme est l'optimisation du mouvement apparent entre la plateforme et du fond (croisement de repères pour détecter celui qui bouge plus vite que l'autre)
Ce comportement consiste à inhiber un réflexe, le suivi de contraste.

⇒ A la naissance, il existe des structures (adaptées aux besoins) et des comportements réflexes. Mais il y a aussi une flexibilité comportementale (= intégration différentes des informations) et le changement de comportement avec l'extraction d'informations permet l'obtention de nouvelles stimulations.

❖ Neuroéthologie de l'orientation par rapport à un compas solaire :

➢ Mécanisme d'intégration du trajet :

Exemple de la fourmi du désert :

Cf. poly (12)

Elles effectuent un fourragement solitaire, sont nécrophages et sortent entre 12^H et 14^H (heures où d'autres insectes meurent à cause de la chaleur) Leur système nerveux présente 2 instruments utiles : un compas (≈ boussole) et un odomètre (estimation des distances)

Pour le compas, il faut un point de référence, dont la position est permanente dans le temps. L'idéal est un point à l'infini, donc un point céleste ou magnétique. Pour les fourmis, il s'agit d'un point visuel céleste : le soleil.

Le problème de visibilité du soleil ne les gênent car elles ne perçoivent directement le soleil, mais elles perçoivent certaines qualités de la lumière du ciel (intensité, couleur, etc.)

➢ Notion de lumière polarisée :

Cf. poly (13)

La lumière est une onde électromagnétique. A partir d'une source, le rayon lumineux (onde) vibre dans toutes les directions. Un analyseur croisé est un filtre polarisateur qui tourne dans toutes les directions. L'utilisation d'un analyseur et d'un filtre permet la détection de direction de vibration du rayon lumineux.

La lumière venant du soleil n'est pas polarisée, mais elle le devient en traversant la couche d'ozone (rencontre de molécules d'O_2)

Cf. poly (14)

O = observateur ; OS = regard direct du soleil ; OP = regard du ciel sans regard direct du soleil (= lumière polarisée)

Cf. poly (15)

Plus le rayon est tangentiel à l'atmosphère, plus le degré de polarité est fort.

Patrons = cercles concentriques symétriques par rapport à l'axe solaire–antisolaire (c'est–à–dire symétriques par rapport à l'axe Est–Ouest)

➢ Utilisation de lumière polarisée par les insectes :

Expérience :

Un grillon sort de son terrier à la recherche de nourriture (trajet sinueux) Un filtre de polarisation (↕) est positionné au–dessus de lui tout le long de se recherche. Lors du retour au terrier, un filtre de polarisation (↔) est positionné au–dessus du grillon, le trajet se fait en ligne droite mais est décalé de 90°.

Cf. poly (16)

Dans l'œil simple, les cônes présentent des replis membranaires possédant des pigments : molécules réagissant à la lumière (= transducteurs du signal), appelées rhodopsines. Les photons entraînent un changement de conformation Cis–Trans des pigments, déclenchant un potentiel récepteur.

La rhodopsine est une molécule allongée et donc orientée dans un axe. Le changement de conformation est d'autant plus facile que la vibration du photon est dans le même axe de pigment. Dans l'œil simple, les pigments sont répartis aléatoirement dans leur direction dans l'espace.

Dans l'œil composé, chaque ommatidie présente des replis membranaires alignés dans le même sens et les pigments sont alignés dans l'espace. La stimulation optimale si l'axe de polarisation est le même que l'axe du pigment.

Cf. poly (17)

La réponse des photorécepteurs est corrélée à l'axe de polarisation de la stimulation lumineuse. Elle est maximale dans les UV et la lumière visible jaune–vert.

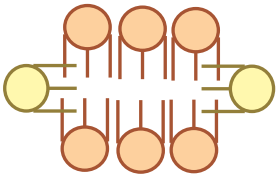
Les récepteurs présents dans la région dorsale sont sensibles aux UV, mais aussi spécialisés pour détecter la lumière polarisation. Cette région est ainsi appelée région POL.

Cf. poly (18)

En dehors de la zone POL, les ommatidies sont constituées de 8 cellules visuelles enroulées sur elles–mêmes. Il y a donc une préférence pour un axe de polarisation différent tout le long du photorécepteur. Cela inhibe la capacité de détection de la lumière polarisée, supprimant la prise d'informations parasites car il y a une absence de réception directe de la lumière solaire.

Cf. poly (18)

En zone POL, les cellules sont rectilignes et l'angle de zone ciel est plus grand. En effet, il n'y a pas besoin d'une grande acuité visuelle ; il faut surtout percevoir une grande portion du ciel



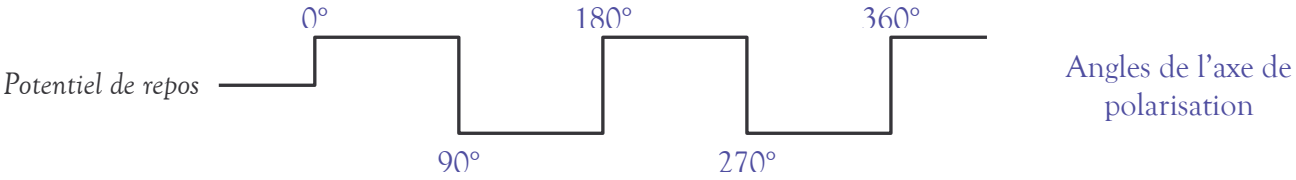
pour préciser la polarisation de la lumière. Le but est de comparer les polarisations de différentes zones du ciel pour y trouver un axe de symétrie (axe solaire–antisolaire) et ainsi trouver l'orientation de son déplacement.

Sur les 8 cellules d'une ommatidie, 2 sont orientées horizontalement et 6 verticalement.

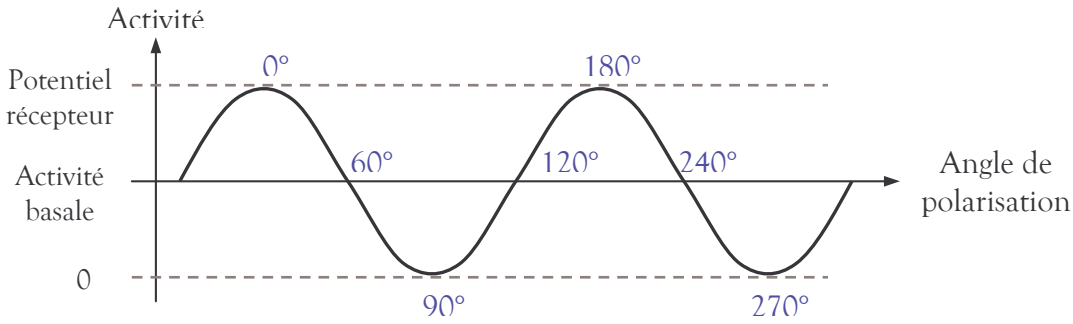
➢ **Traitement dans le système nerveux :**

Cf. poly (21)

Activité d'une cellule dans la zone POL :



En fait, l'activité des ommatidies varie de manière sinusoïdale :

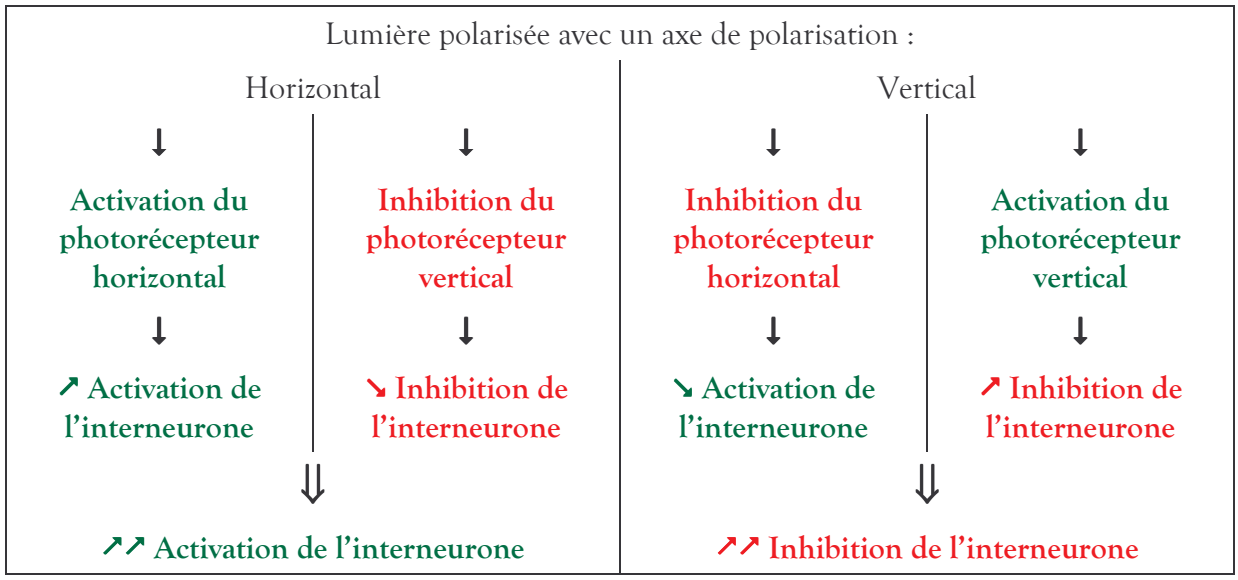


Cela permet la mise en évidence de neurones POL.

Cf. poly (22)

Les seules cellules visuelles convergent vers un même interneurone.

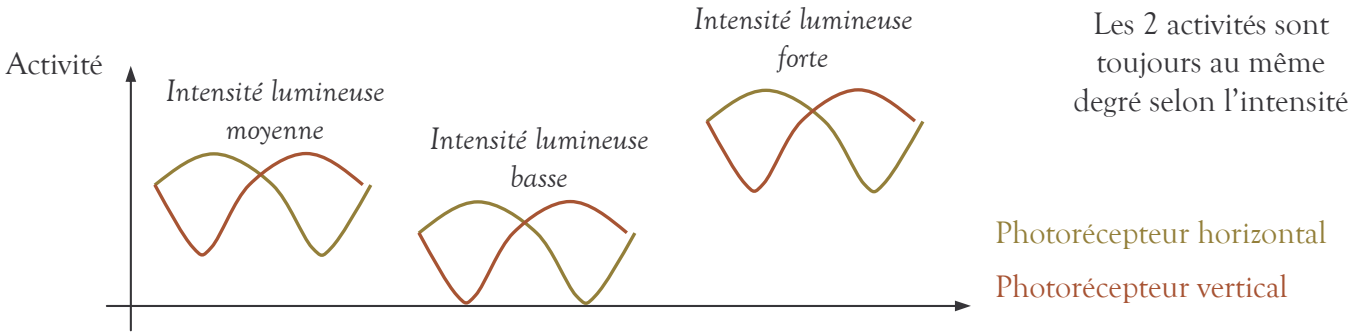
Stimulation :	
Du photorécepteur horizontal	Du photorécepteur vertical
↓	↓
Activation de l'interneurone	**Inhibition de l'interneurone**



L'ommatidie fonctionne comme un analyseur croisé.

Remarque :

La réponse des interneurones est indépendante de l'intensité de la lumière, dans le sens où les photorécepteurs croisés sont tous 2 au même degré de stimulation (en ce qui concerne l'intensité) Donc l'interneurone analyse une différence de potentiel (entre les photorécepteurs horizontaux et verticaux) et n'est pas influencé par l'intensité.



Cf. poly (23)

- Les informations partent des ommatidies vers les lobes optiques. La bilatéralité est conservée : les ommatidies de la zone POL droite convergent sur leurs interneurones respectifs dans le lobe optique droit (idem du coté gauche)

  Dans chaque lobe optique, on distingue 3 classes de neurones selon leur direction préférentielle de l'axe de polarisation : 0°, 60 et 140°. Cela permet une meilleure robustesse aux erreurs de perception.

- Ensuite, les neurones des 2 lobes se projettent dans le complexe central (unique) où l'on distingue plusieurs classes de neurones avec une direction préférentielle de 10° en 10°.
  Puis, les informations partent dans d'autres centres d'intégration associés à la mémoire, au complexe de la boussole ou encore à la distance...

Les degrés sont toujours donnés par rapport à l'axe de symétrie solaire–antisolaire. Cet axe est déterminé par la comparaison des informations provenant des 2 yeux.

❖ Conclusion :

- Les mécanismes comportementaux sont les composantes de mécanismes élémentaires et de mécanismes plus complexes. Les mécanismes (ou comportements) élémentaires sont aussi dits « innés » ou pré–câblés. Les mécanismes (ou comportements) plus complexe dérivent de comportements élémentaires et intègrent des composantes environnementales.

- **Notion de filtre sensoriel :**
  L'histoire évolutive des animaux peut permettre l'apparition de filtres sensoriels adaptés qui vont, par leur adaptation morphologique, sélectionner et même réaliser un 1er traitement périphérique des stimulations de l'environnement.
  Ici, on peut considérer que la zone POL de l'œil des insectes est une « représentation externe » du patron de la lumière polarisée céleste.

- Traitement séquentiel **et** parallèle des informations sensorielles.

- **Notion de perception active :**
  De part son comportement, l'animal n'est pas seulement réactif, mais aussi acteur de sa perception.