

ÉCOLES NORMALES SUPÉRIEURES
ÉCOLE NATIONALE DES PONTS ET CHAUSSÉES
ÉCOLE DES MINES DE PARIS

CONCOURS D'ADMISSION SESSION 2024

FILIÈRE BCPST
COMPOSITION DE BIOLOGIE

Épreuve commune aux ENS de Lyon, Paris, Paris-Saclay, à l'ENPC et aux Mines Paris

Durée : 6 heures

L'utilisation des calculatrices n'est pas autorisée pour cette épreuve.

Le sujet comprend **18 pages** numérotées de 1 à 18.
 La **page d'annexes** doit être rendue **avec le reste de la copie**.

Thème : Les variations du comportement à différentes échelles de temps.

Le mot « comportement » désigne, pour un contexte donné, l'ensemble des réactions observables d'un être vivant en réponse à son milieu de vie proche. Chez les Métazoaires par exemple, l'existence et l'évolution du comportement sont intimement liées à l'évolution des systèmes moteurs et sensoriels. À plus courte échelle de temps, les réponses des organismes à leur environnement sont éminemment plastiques, notamment par des dynamiques d'apprentissage au cours de la vie des individus. Au-delà de leurs bases neurologiques complexes, les comportements sont des bascules éco-évolutives pour les fonctions de nutrition (ex : stratégie de chasse), de reproduction (ex : isolement reproducteur éthologique) et d'interaction avec le milieu.

Organisation de l'épreuve

Le sujet est composé d'une synthèse et d'une étude de documents qui peuvent être abordées dans l'ordre de votre choix. Dans l'étude de document, les parties I et II sont *dépendantes*, tandis que les parties III et IV sont *indépendantes*. Il est recommandé de les traiter dans l'ordre et d'y consacrer les temps conseillés ci-dessous.

Exercice	Durée conseillée
Synthèse	2h
Étude de documents	
– Partie I	1h
– Partie II	1h30
– Partie III	45 min
– Partie IV	45 min

Les expériences ont été reproduites plusieurs fois : les graphiques présentent la moyenne des résultats ainsi que l'écart-type sous forme de barres d'erreurs. Les images et données brutes sont représentatives de l'ensemble des résultats obtenus.

Attention : il est demandé de compléter et de rendre la page d'annexes avec le reste de la copie.

Lors de l'évaluation, les correcteurs et correctrices prêteront une attention particulière à :

- la justification des raisonnements,
- la clarté et la concision des réponses,
- la qualité et la précision des illustrations,
- l'orthographe, la grammaire et la présentation.

Synthèse

Début de l'épreuve.

Les forces évolutives

Une réflexion est attendue sur les principes et les effets des forces évolutives à travers diverses échelles dans l'espace et le temps.

Étude de documents

Partie I : le saccharose a une odeur de cannelle

L'abeille domestique (*Apis mellifera*) est un pollinisateur commun des écosystèmes terrestres associés à l'agrogession. C'est aussi un organisme modèle utilisé en neurobiologie depuis plusieurs décennies. L'apprentissage désigne un changement supposément adaptatif du comportement au cours du temps sous l'influence de l'environnement. Ici, on se propose d'étudier certaines formes d'apprentissage impliquant des systèmes sensoriels et des systèmes moteurs au sein de boucles réflexes.

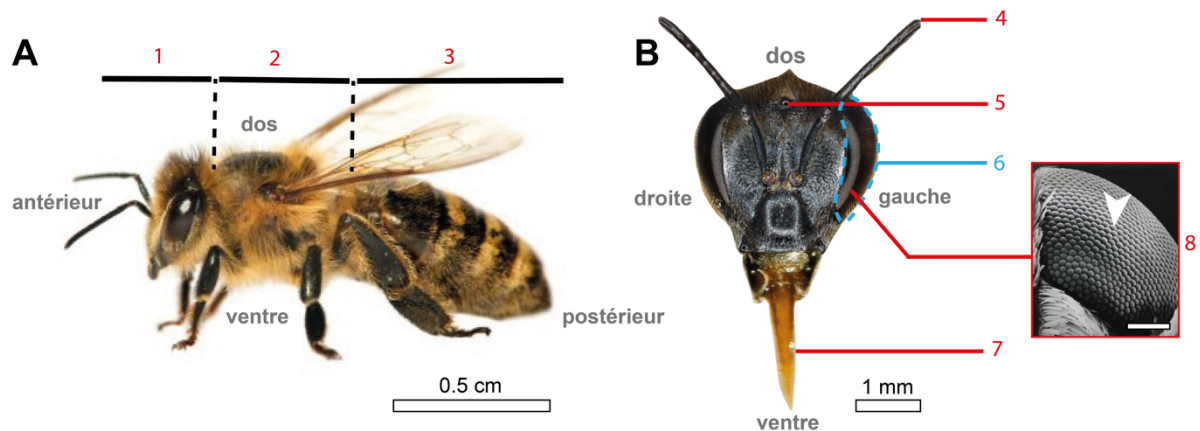


Figure 1 : Anatomie d'*Apis mellifera*, l'abeille domestique.

A : vue latérale d'un individu entier, **B** : vue frontale de la région antérieure. L'élargissement 8 est une micrographie électronique à balayage détaillant la structure 6 et la structure 8 est désignée par la flèche blanche. La barre d'échelle indique 50 µm.

Question 1 : légendez les éléments anatomiques numérotés de 1 à 8 et précisez la fonction des structures 4 à 8.

Pour étudier la réponse des abeilles à des stimuli sensoriels, des individus naïfs sont maintenus dans un dispositif qui permet de présenter des molécules volatiles ou des substances diluées, tout en filmant les mouvements des appendices de la tête (figure 2A). On mesure l'extension réflexe de la structure 7 de la figure 1B en réponse à différents traitements (figure 2B).

On expose des abeilles à trois protocoles qui diffèrent par la séquence des événements ayant lieu (figure 2C). Pour chacun de ces protocoles, on mesure le pourcentage d'abeilles présentant le réflexe d'extension (%PER ; figure 2D) 1 seconde après le début du protocole ($t = 1$ s). On répète chaque protocole 10 fois, à trois minutes d'écart et on mesure l'évolution du %PER (figure 2D).

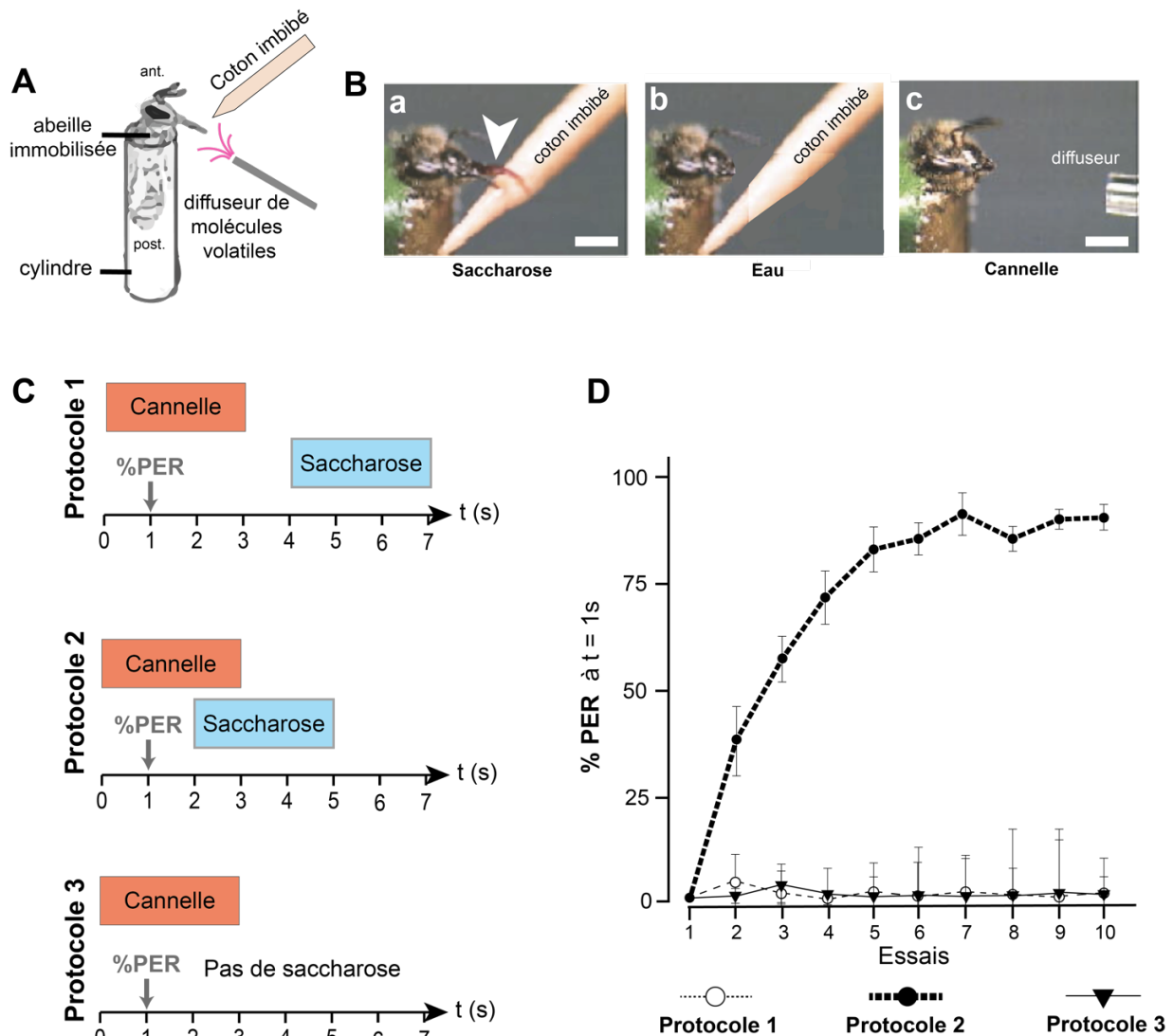


Figure 2 : Protocole d'apprentissage par conditionnement chez *Apis mellifera*.

A : Schéma du dispositif expérimental. Le corps de l'abeille est immobilisé, mais la tête et ses appendices restent libres. Une caméra (clichés en 2B) permet l'enregistrement des réponses comportementales. **B** : Réponse motrice réflexe d'un individu naïf : (a) à la présentation d'un coton imbibé de saccharose, (b) imbibé d'eau, (c) à une bouffée de cannelle (molécule odorante volatile). La flèche blanche désigne la structure 7 de la figure 1B. Barre d'échelle : 0,5 cm. **C** : Protocoles utilisés dans l'expérience. Trois groupes d'abeilles sont exposés au protocole 1, 2 ou 3 au cours de 10 essais. La cannelle correspond à l'émission d'une bouffée de cannelle (volatile). Le saccharose correspond à la présentation d'un coton imbibé (B). On mesure à chaque essai le pourcentage d'abeilles qui présentent le réflexe d'extension (%PER) à $t = 1$ s, dans chaque protocole (flèche). **D** : Pourcentage de PER au cours des essais dans les différents groupes.

Question 2 :

- Analysez la figure 2B.
- Analysez la figure 2D. Pourquoi peut-on parler d'un apprentissage « associatif » dans ce cas ?
- On peut modéliser la courbe avec une fonction du type : $PER(t) = c (1 - e^{-at})$. À quoi correspondraient biologiquement les constantes a et c ?

Question 3 : Quel serait l'intérêt évolutif pour *Apis mellifera* de cet apprentissage pour la prise de nourriture ?

Des préparations chirurgicales chez l'abeille anesthésiée permettent de réaliser des enregistrements *in situ* en insérant une électrode de verre ultrafine dans le corps cellulaire des neurones. Cette électrode est reliée à un dispositif d'enregistrement du voltage. Dans l'expérience présentée sur la figure 3, on enregistre trois neurones appelés VM, Ng et No, pendant que les abeilles sont soumises au protocole 2 décrit sur la figure 2C.

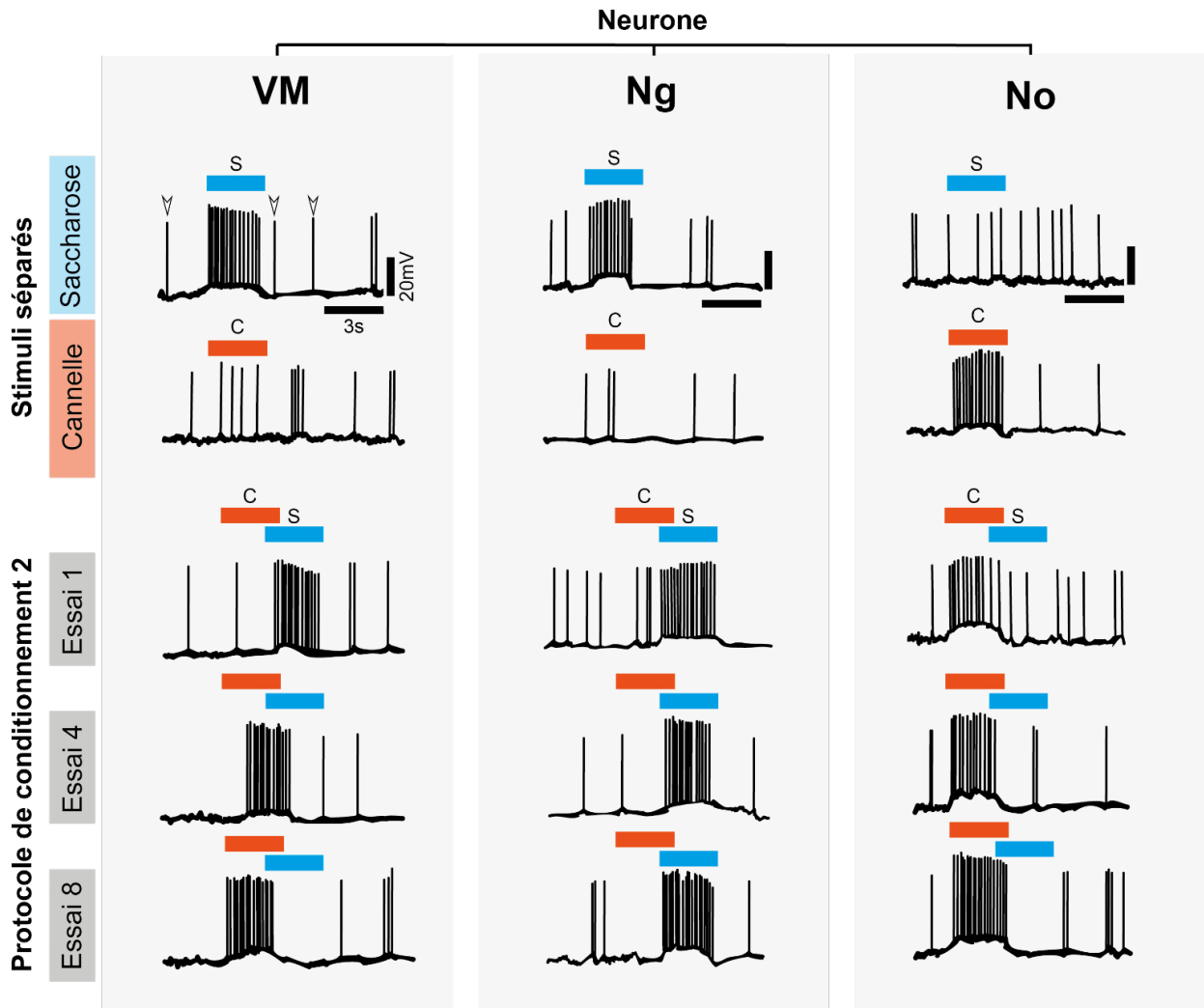


Figure 3 : Activité des neurones VM, Ng et No lors d'une expérience de conditionnement chez *Apis mellifera*.

Les deux premières lignes montrent les réponses de VM, Ng et No lors de la présentation d'un coton imbibé de saccharose (barre bleue) ou d'une bouffée de cannelle (barre orange). Essais 1, 4 et 8 : réponse de VM, Ng et No aux essais 1, 4 et 8 du protocole de conditionnement n°2 (voir figure 2C). Les barres d'échelle sont identiques pour tous les enregistrements.

Question 4 :

- Rappelez la valeur approximative du voltage au repos d'un neurone. Quel est le phénomène désigné par les pointes de flèches sur la figure 3 ? Rappelez les mécanismes membranaires qui lui sont associés.
- Analysez la figure 3. Quel est l'effet du protocole 2 sur la réponse des trois neurones au cours des différents essais ?

On manipule alors l'activité des trois neurones durant un protocole d'apprentissage en utilisant la méthode de patch-clamp en configuration « *whole-cell* ». Cette configuration permet d'injecter un courant électrique dans la cellule et de mesurer la réponse en voltage.

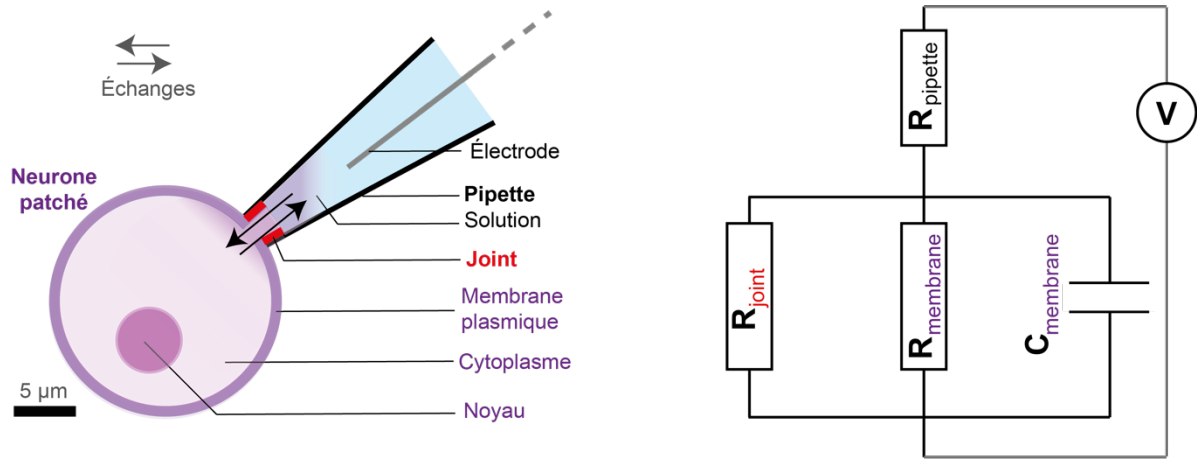


Figure 4 : Schéma d'une préparation patch-clamp en configuration « *whole-cell* ».

Dans cette configuration, le cytoplasme et la pipette sont reliés et l'électrode enregistre l'activité « à l'intérieur » de la cellule. Sur la droite, une analogie assimile le montage à un circuit électrique. Le joint (positionné en rouge sur le schéma) correspond à une adhésion des lipides de la membrane avec l'extrémité en verre de la pipette.

Question 5 :

- Quels solutés doivent être présents dans la pipette pour enregistrer l'activité du neurone ?
- Comment faire pour dépolariser le neurone patché ? Quel processus est alors déclenché par cette dépolarisation ?
- Établissez la formule de la résistance totale du circuit (on négligera la pipette) et donnez une condition sur R_{joint} pour que le signal mesuré par le voltmètre (V) corresponde bien au potentiel membranaire.

On soumet ensuite des abeilles aux protocoles d'apprentissage 4 et 5 (figure 5A, B). Pour chaque protocole, le premier groupe d'abeille reçoit du saccharose comme précédemment. Dans l'autre groupe, on remplace le saccharose par une dépolarisation des neurones VM ou Ng ou No grâce au patch-clamp. L'activité du muscle M17 extenseur de la structure 7 (figure 1B) est mesurée avant et après les apprentissages, suite à la seule présentation d'une odeur de cannelle (figure 5A, C).

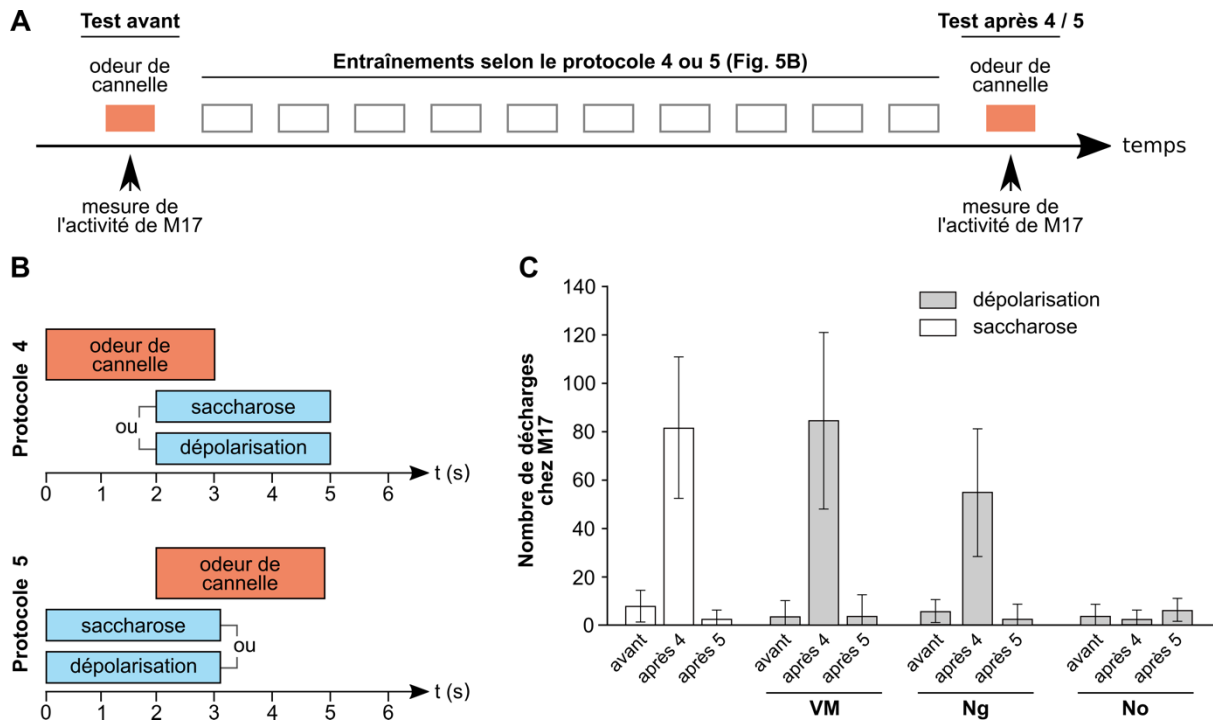


Figure 5 : Conditionnement par manipulation de l'activité neuronale.

A : Schéma du déroulement des expériences incluant les protocoles 4 et 5. Les résultats présentés en C sont issus des tests avant et après les protocoles 4 ou 5. Les plages temporelles ne sont pas représentées à l'échelle. **B** : Protocoles de conditionnement utilisés dans le panel 5A. La dépolarisation du neurone est contrôlée par l'expérimentateur. **C** : Nombre de décharges enregistrées sur M17 suite à la présentation d'une odeur de cannelle uniquement, avant et après les protocoles de conditionnement 4 et 5. Gris : résultats obtenus sur les abeilles dont les neurones ont subi une dépolarisation contrôlée. Le neurone manipulé est précisé en gras. Blanc : résultats obtenus sur les abeilles stimulées par du saccharose.

Question 6 :

- Analysez la figure 5C.
- Proposez alors un rôle possible pour VM, Ng et No dans le mécanisme étudié.

Partie II : trouver sa voie octopaminergique

Le neurone VM peut libérer de l'octopamine, un dérivé d'acide aminé, dans le milieu extracellulaire. On cherche à déterminer le rôle de cette molécule chez l'abeille, dans différentes régions du système nerveux connectées à VM.

Une construction génétique comprenant les séquences régulatrices et le gène d'un récepteur à l'octopamine suivis de la séquence nucléotidique codant pour la GFP (*Green Fluorescent Protein*) est intégrée dans le génome des abeilles. On mesure alors la fluorescence dans différentes structures céphaliques de l'abeille (figure 6A et B).

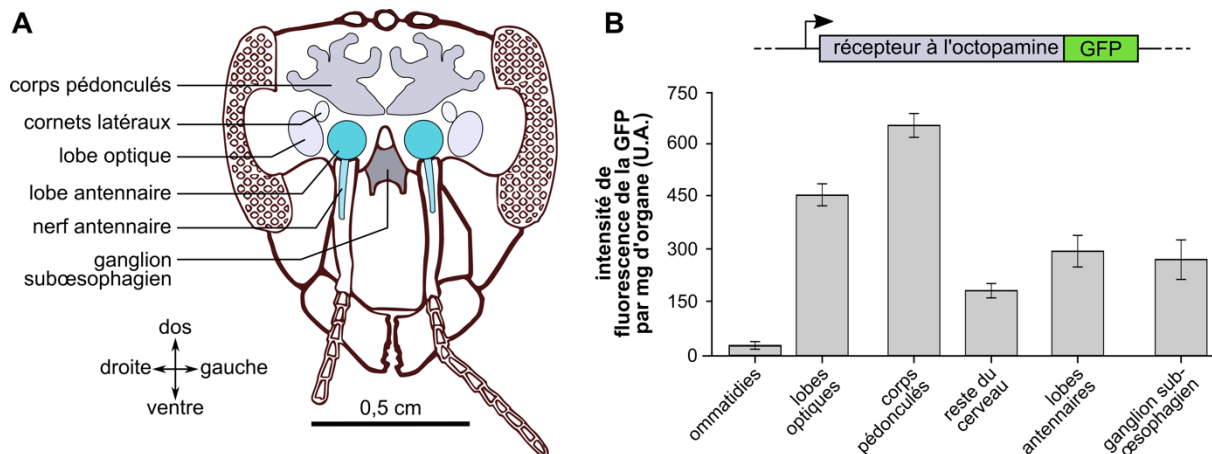


Figure 6 : Caractéristiques de certaines structures céphaliques d'*Apis mellifera*.

A : Régions nerveuses céphaliques de l'abeille domestique. **B** : Le système nerveux des individus transgéniques est disséqué, chaque échantillon est pesé, et sa fluorescence est mesurée (en unité arbitraire, U.A.).

Question 7 :

- Analysez le document 6B.
- À l'aide des documents 6A et 6B, légendez l'annexe 1. Indiquez le sens de circulation de l'information, les différentes structures visibles et identifiez les régions cérébrales traversées. Quelle(s) hypothèse(s) pouvez-vous faire sur les fonctions des structures cérébrales impliquées et celle(s) de l'octopamine ?

Des abeilles sont entraînées de la manière suivante (figure 7A) : à chaque essai, on leur présente une odeur de cannelle durant 3 secondes (figure 2C, protocole 3), puis on injecte de l'octopamine dans une région du cerveau immédiatement après l'odeur (entraînement "couplé") ou 1,5 minutes après (entraînement découplé). On réalise 8 essais successifs, à 3 minutes d'intervalle et le %PER est mesuré à chaque essai. Après 30 minutes de repos, on réalise un test en présentant l'odeur de cannelle à l'abeille et le %PER est mesuré de nouveau. Trois tests successifs sont effectués à 3 minutes d'intervalles.

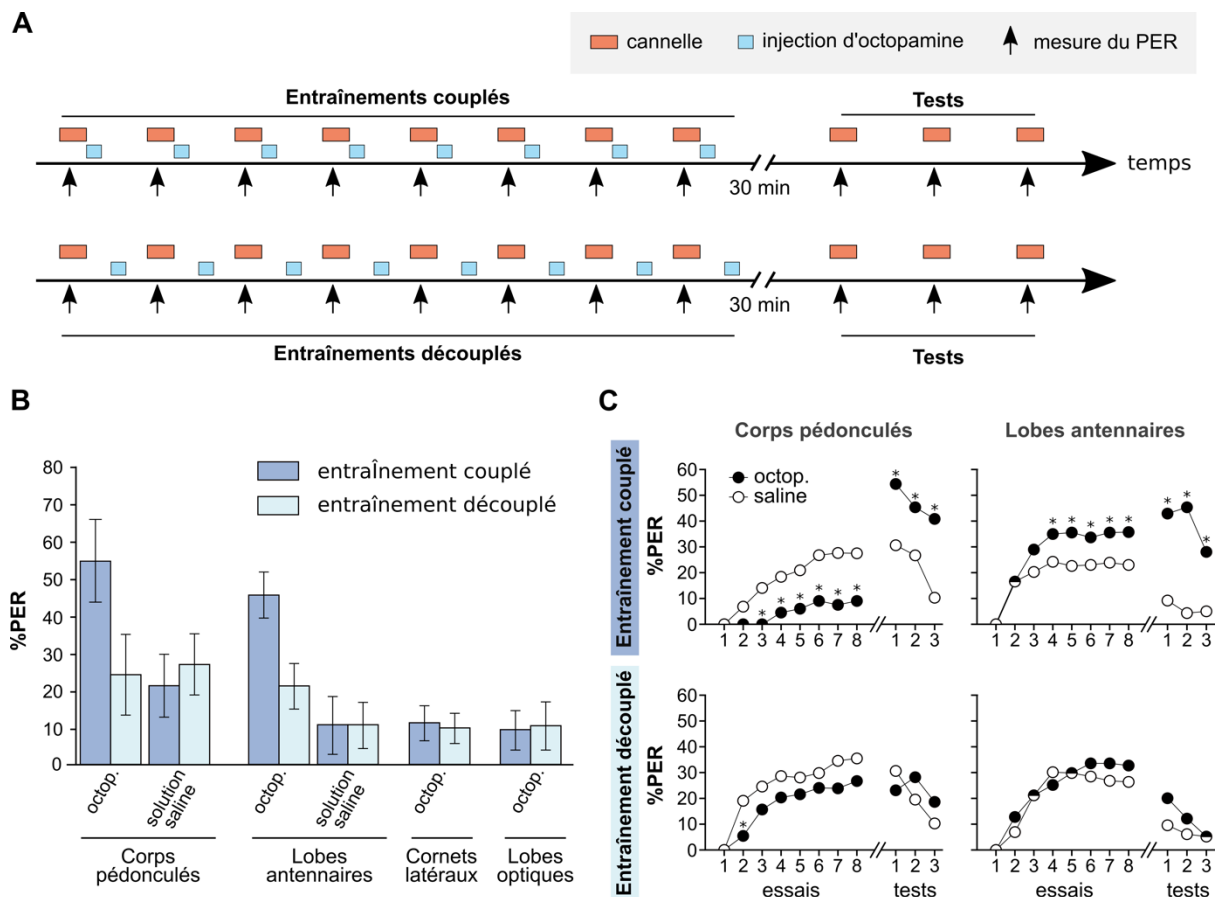


Figure 7 : Fonctions de l'octopamine dans l'apprentissage olfactif chez *Apis mellifera*.

A : Schéma du protocole expérimental. Rectangles oranges : odeur de cannele, rectangles bleus : injection d'octopamine, flèches noires : mesure du PER des abeilles. Les plages temporelles ne sont pas représentées à l'échelle. **B :** %PER dans différentes conditions expérimentales, durant les tests finaux. La solution saline est une solution physiologique dépourvue d'octopamine. Les régions cérébrales dans lesquelles les solutions ont été injectées sont indiquées à la base du graphique. **C :** Pourcentage de PER au cours de chaque essai durant l'entraînement, puis lors des tests, dans différentes conditions expérimentales. La présence d'un astérisque indique une différence significative entre les deux traitements.

Question 8 :

- Analysez le document 7B.
- Analysez le document 7C. Discutez les rôles de l'octopamine et de ces différentes structures dans l'apprentissage.

Afin de mieux comprendre les mécanismes moléculaires à l'origine de l'apprentissage associatif chez l'abeille, on réalise un arbre phylogénétique de séquences protéiques de récepteurs aux monoamines (adrénaline, dopamine, sérotonine, octopamine...) issus d'organismes protostomiens (orange) et deutérostomiens (bleu).

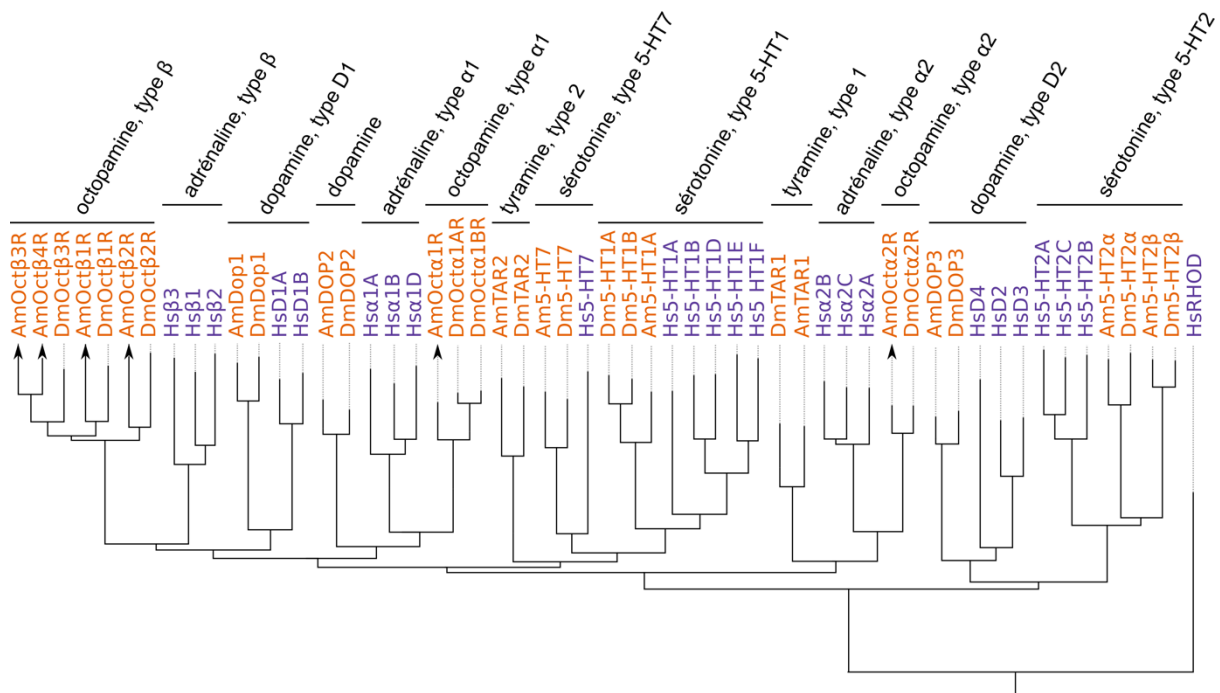


Figure 8 : Phylogénie moléculaire des récepteurs aux monoamines chez des bilatériens.

Un arbre phylogénétique a été réalisé à partir de séquences protéiques de récepteurs aux monoamines issus d'organismes protostomiens (orange) et deutérostomiens (bleu). La séquence de la rhodopsine humaine est utilisée comme groupe externe. Les récepteurs à l'octopamine des abeilles sont indiqués par les flèches. Am : *Apis mellifera*, Dm : *Drosophila melanogaster*, Hs : *Homo sapiens*.

Question 9 :

- Rappelez la différence classiquement évoquée pour distinguer les Protostomiens et les Deutérostomiens.
- À quels récepteurs des Deutérostomiens les récepteurs à l'octopamine semblent-ils homologues ? En justifiant votre raisonnement, expliquez quel événement est à l'origine de l'apparition de ces deux types de récepteurs.

On s'intéresse plus particulièrement au récepteur à l'octopamine $\alpha 1$ d'*Apis mellifera* (AmOct $\alpha 1$ R). La connaissance de la conformation 3D des récepteurs homologues à AmOct $\alpha 1$ R permet d'inférer sa structure grâce à des simulations numériques (figure 9A), et de faire des hypothèses sur son fonctionnement.

Des petits ARN double brin (ARNdb) sont synthétisés *in vitro* à partir de l'ARN messager d'AmOct $\alpha 1$ R ou à partir d'ARNm de la β -galactosidase, qui n'est pas produite par l'abeille. Ces ARNdb sont ensuite injectés dans les lobes antennaires d'abeilles. Après 24h, les lobes antennaires d'un groupe d'abeilles sont disséqués et on réalise un Western Blot à partir des extraits protéiques purifiés (figure 9B).

Des groupes d'abeilles suivent un entraînement conditionné similaire à ceux décrits précédemment (figure 2B, protocole 2). Pour celles n'ayant pas déjà reçu d'injection d'ARNdb, on leur injecte juste avant l'entraînement une solution saline ou un antagoniste d'AmOct $\alpha 1$ R dans les lobes antennaires (figure 9C). Après une période de repos, toutes les abeilles subissent une nouvelle injection et passent un nouveau test. On mesure alors le pourcentage de PER (figure 9D).

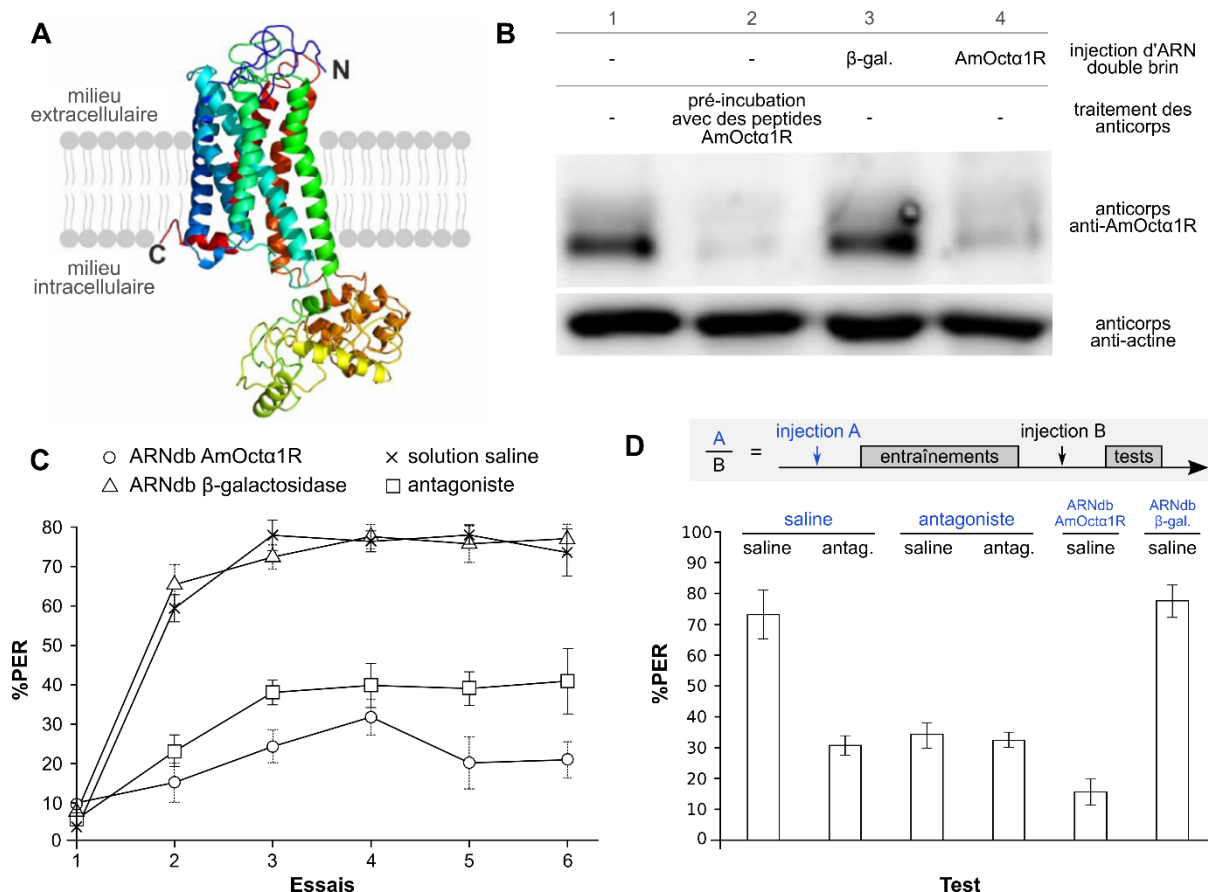


Figure 9 : Le récepteur octopaminergique AmOctα1R et son rôle dans l'apprentissage olfactif chez *Apis mellifera*.

A : Représentation 3D du récepteur AmOctα1R. Les éléments de structure secondaire sont représentés en rubans. La couleur change au fil de la séquence protéique. **B** : Western blots réalisés à partir de lobes antennaires prélevés 24h après l'injection avec les ARN double brin, ou non injectés. La deuxième piste montre le résultat obtenu lorsque les anticorps anti-AmOctα1R sont incubés avant le western blot en présence de fragments de la protéine AmOctα1R. **C** : Le %PER est mesuré sur différents groupes d'abeilles pour chacun de leurs essais tout au long de leur entraînement. La solution saline est une solution physiologique dépourvue de substances actives. **D** : Le %PER est mesuré lors du test final. Comme indiqué sur le schéma, la nomenclature A/B signifie que la première injection contenait la solution A, et que la seconde injection contenait la solution B.

Question 10 :

- Analysez la figure 9A. Quelles hypothèses pouvez-vous faire sur la fonction des domaines de cette protéine ?
- Sur l'annexe 2, indiquez la position des différents domaines identifiés, ainsi que les extrémités N et C-terminales.
- Analysez la figure 9B. Quel mécanisme est déclenché par l'injection d'ARN double brin ? Quelle information apporte la piste 2 ?
- Analysez les figures 9C et 9D. Que pouvez-vous dire du rôle de l'octopamine et de ses récepteurs dans les lobes antennaires ?
- Quelle(s) conséquence(s) pourrai(en)t avoir la présence d'antagonistes aux récepteurs de l'octopamine dans le milieu de vie de l'abeille ?

Question 11 : à partir de l'ensemble de vos réponses aux questions, proposez un schéma bilan synthétisant les résultats des parties I et II.

Partie III : effets secondaires d'un insecticide

L'imidaclopride est un agoniste des récepteurs nicotiniques à l'acétylcholine. En 1991, il devient le premier pesticide de la famille des néonicotinoïdes commercialisé sur le marché des phytosanitaires pour lutter contre un grand nombre de ravageurs. C'est aujourd'hui l'insecticide le plus utilisé au monde. On s'intéresse à l'effet de l'imidaclopride sur quelques aspects de la biologie de l'abeille.

Dans un premier temps, on traite des larves dans leurs alvéoles avec différentes doses d'imidaclopride et on mesure leur taux d'éclosion (figure 10A). On utilise ensuite les adultes exposés à ces traitements durant leur stade larvaire pour réaliser des expériences d'apprentissage (figure 10B).

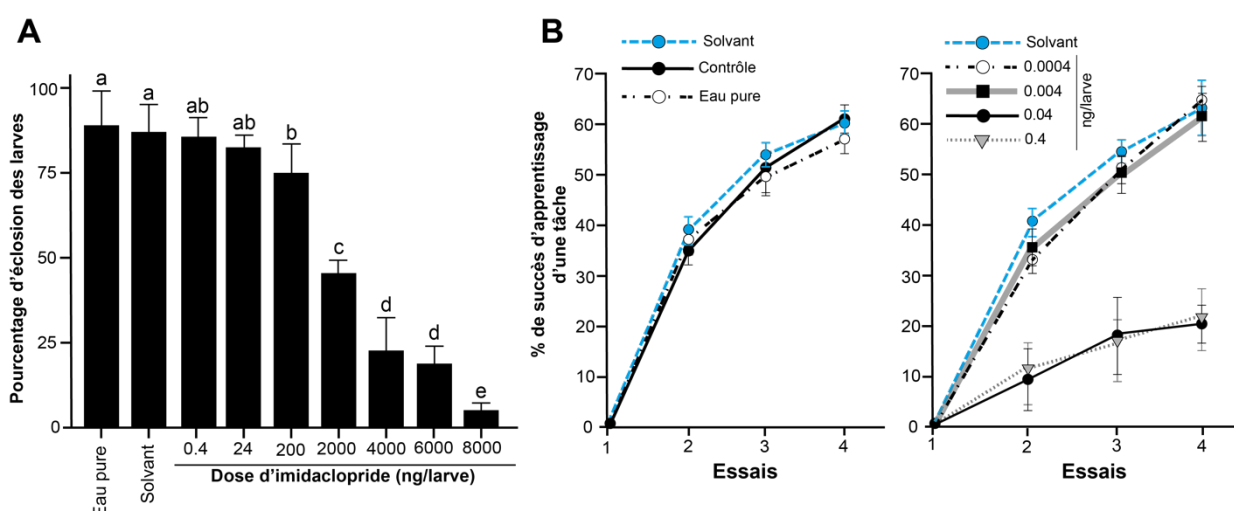


Figure 10 : Effets d'un traitement larvaire à l'imidaclopride sur le taux d'éclosion et l'apprentissage.

Les larves sont traitées directement dans leurs alvéoles avec différentes doses d'imidaclopride dissous dans un solvant apolaire. **A** : taux d'éclosion des larves d'*Apis mellifera* traitées à différentes doses d'imidaclopride. Les résultats significativement différents entre eux ne présentent aucune lettre en commun. **B** : Pourcentage de réussite d'un apprentissage au cours du temps chez des individus adultes exposés aux traitements durant leur stade larvaire. Le groupe contrôle s'est développé sans exposition à aucun traitement. Les deux graphes partagent le même axe des ordonnées.

Question 12 :

- Analysez la figure 10.
- Les plantes cultivées sont traitées par l'imidaclopride au niveau de l'appareil racinaire. Comment les abeilles y sont-elles exposées ? Comment pourrait-on le vérifier ?

Des abeilles ouvrières issues d'une même colonie sont nourries avec un aliment contenant une dose non létale d'imidaclopride, comparable à celle ingérée dans un milieu traité avec ce pesticide. Elles sont ensuite libérées à des endroits aléatoires mais déjà explorés, à 1 km de distance de leur ruche. Le retour à la ruche de chaque abeille est alors comptabilisé sur une période de deux jours (figure 11A).

Suite à ces observations, pour comprendre l'incidence possible de l'imidaclopride sur la démographie d'une colonie d'abeilles, on simule l'évolution de la population d'une ruche sous diverses expositions au pesticide : non exposée ; exposée de manière temporaire ; exposée en continu. On fait également varier le nombre P d'œufs pondus quotidiennement par la reine et arrivant au stade adulte (figure 11B). L'influence de ces différentes expositions est testée à partir d'une population initiale de 16 000 individus. La durée de vie moyenne d'une abeille ouvrière est de 30 à 60 jours durant la période de butinage.

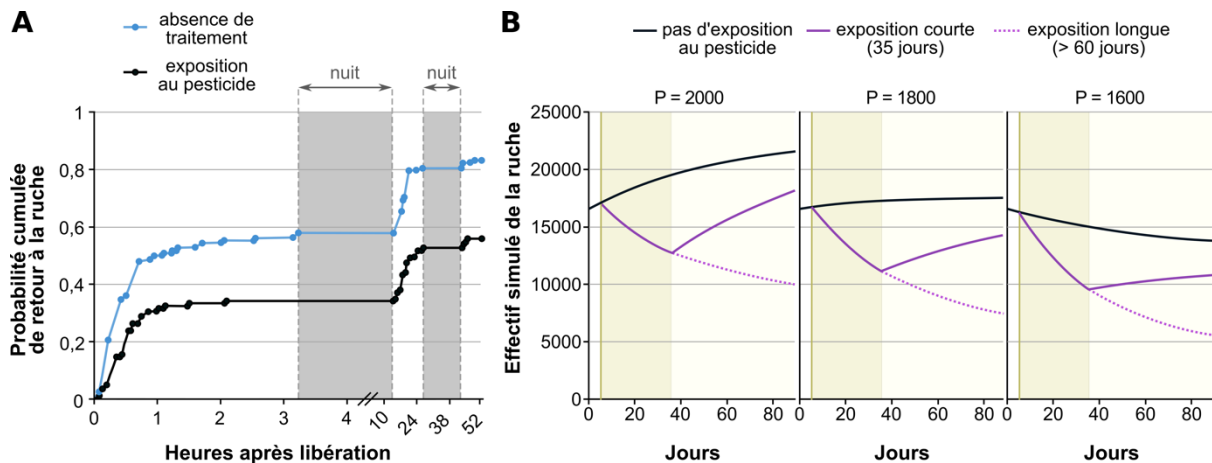


Figure 11 : Survie des abeilles et de la ruche en présence d'imidaclopride.

A : Probabilité cumulée du retour à la ruche d'une abeille exposée ou non à l'imidaclopride. Les nuits sont indiquées par les plages grisées. **B** : Simulations de la démographie d'une ruche. P = nombre d'œufs pondus par jour arrivant au stade adulte. Différents scénarios d'exposition sont testés : courbe noire = colonie non-exposée à l'imidaclopride, courbe pleine = colonie exposée à l'imidaclopride du 2^e jour au 37^e jour (plage jaune sombre), courbe pointillée = colonie exposée à l'imidaclopride du 2^e jour à la fin de la simulation (plage jaune claire).

Question 13 :

- Analysez la figure 11A. Proposez des hypothèses expliquant les non retours à la ruche.
- Pourquoi plusieurs valeurs de P sont-elles testées dans le modèle de la figure 11B ?
- Analysez la figure 11B.
- Apis mellifera* est une espèce eusociale, formant des colonies regroupant une reine et des ouvrières. D'autres espèces d'abeilles ont un mode de vie solitaire (le même individu est la reine et l'ouvrière). Discutez des conséquences potentielles d'une exposition aux néonicotinoïdes chez les abeilles solitaires.

Entre 1989 et 2016, des pièges à insectes ont été disposés dans 63 localités réparties en Allemagne ayant des biotopes variés (plaines, montagne, villes, bords de lacs, etc.). On mesure la biomasse présente dans ces pièges en relevant leur contenu tout au long de l'année (figure 12).

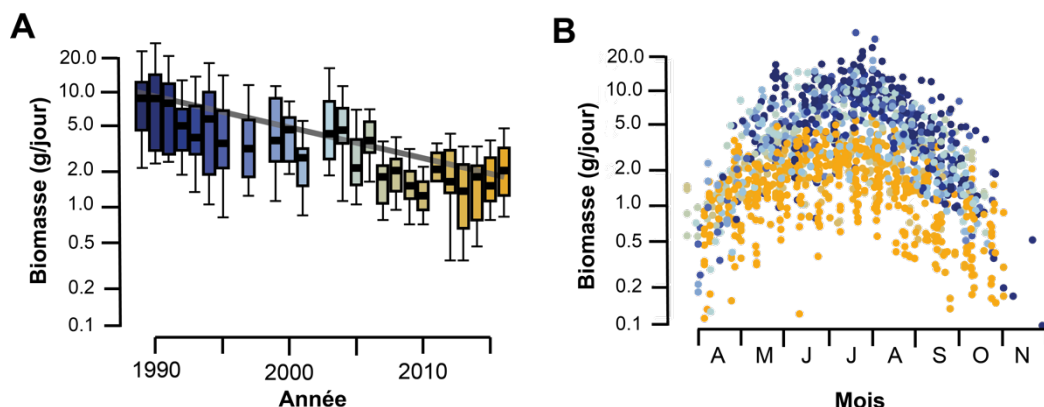


Figure 12 : Biomasse totale des insectes volants entre 1989 et 2016 en Allemagne.

A : variations de la biomasse totale au sein des différents sites. La droite est une régression linéaire du modèle biomasse ~ année. Cette régression est significative. **B** : Distribution saisonnière de la biomasse des insectes volants. Chaque année est reportée avec le même code couleur qu'en **A**.

Question 14 :

- Analysez la figure 12.
- Proposez un protocole simple permettant de tester la corrélation entre l'utilisation de néonicotinoïdes et les tendances observées dans la figure 12.
- En justifiant, proposez au moins deux effets potentiels sur les écosystèmes que ces résultats permettent d'anticiper.

Partie IV : une approche théorique du conditionnement

L'apprentissage associatif peut être formalisé de manière plus mathématique. Pour cela, on considère qu'il y a association d'un stimulus sensoriel à une action positive (ex : *nourriture*, *partenaire sexuel*, etc.) ou négative (ex : *prédateur*) permettant d'anticiper une réponse comportementale adaptée.

Le modèle de Rescorla et Wagner est une théorisation mathématique de l'apprentissage associatif par conditionnement qui permet de reproduire des résultats empiriques et de réaliser des prédictions vérifiables au cours de nouvelles expériences. Il comporte trois variables dépendantes du temps (t) :

Variable	Signification	Exemple (figure 13)
$U(t) \in \{0; 1\}$ Variable binaire, fonction indicatrice ($U = 0$ ou $U = 1$).	Indique la présence ($U = 1$) ou l'absence ($U = 0$) d'un stimulus sensoriel donné.	Si U_i représente le stimulus « <i>lumière bleue</i> », alors $U_i = 1$ si l'ampoule est allumée et $U_i = 0$ sinon.
$V(t) \in [0; 1]$ Variable dans $\mathbb{R}$ comprise entre 0 et 1.	Décrit la représentation interne (la récompense attendue) d'un stimulus sensoriel chez un individu.	On suppose que de manière innée, le chien détecte la présence de nourriture. Ainsi, si U_i représente le stimulus « <i>présence de nourriture</i> », alors la représentation interne associée à ce stimulus est élevée, $V_i = 1$.
$R(t) \in [0; 1]$ Variable dans $\mathbb{R}$ comprise entre 0 et 1.	Décrit la valeur réelle, réalisée d'un stimulus sensoriel. Cette variable est supposée constante pour un protocole donné et est extérieure à l'individu.	Si on suppose que le chien a <u>toujours</u> faim, alors la nourriture proposée a une valeur $R_i = 1$ (ou proche de 1) <u>à tout instant</u> .

Tableau 1 : description des variables principales du modèle d'apprentissage de Rescorla-Wagner.

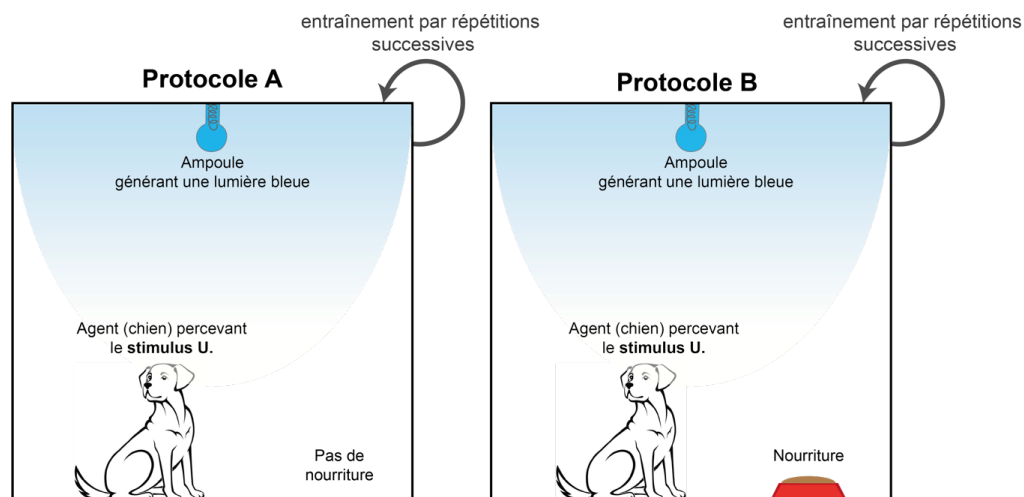


Figure 13 : introduction au modèle de Rescorla Wagner dans le cadre des expériences de Pavlov

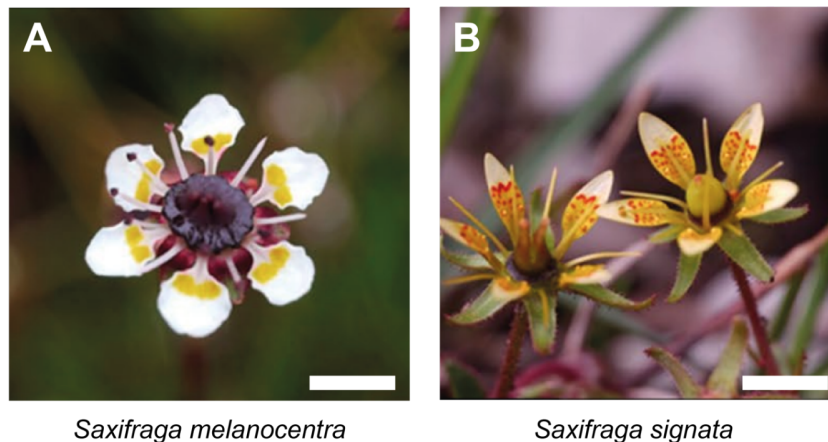
De manière innée, le chien a une représentation interne élevée de la nourriture, donc $V_{\text{nourriture}} = 1$ à tout instant. Cette représentation interne est elle-même associée à d'autres stimuli U (l'odeur de la nourriture, son aspect visuel). Dans les protocoles A (sans nourriture) et B (avec nourriture), $U_{\text{lumière}} = 1$ quand l'ampoule bleue est allumée et $U_{\text{lumière}} = 0$ lorsqu'elle est éteinte. Le chien n'a aucun *a priori* sur la valeur de la lumière bleue, donc $V_{\text{lumière}}(t = 0) = 0$. **Dans le protocole A**, l'allumage de l'ampoule n'est associé à aucune action, donc $R_{\text{lumière}} = 0$ à tout instant. **Dans le protocole B**, à chaque fois que la lumière bleue s'allume, on présente au chien de la nourriture. On crée donc ainsi une association artificielle, telle que la valeur réalisée R de la lumière bleue devient celle de la nourriture. On s'intéresse alors à la manière dont va changer $V_{\text{lumière}}(t)$ dans les protocoles A et B (ce que prédit le chien de la lumière bleue).

Rescorla et Wagner supposent que les organismes ont une représentation paramétrique du monde qui les entourent (tableau 1). Leur représentation interne V d'un stimulus sensoriel U est décrite par :

$$V(t) = W(t) \times U(t)$$

où $W(t)$ est un coefficient, une pondération du stimulus U . Les variations de W représentent le phénomène d'apprentissage : l'importance donnée au stimulus U est variable dans le temps (**suite de l'épreuve page suivante**).

On considère deux Angiospermes du genre des Saxifrages, plus ou moins mellifères en fonction de l'espèce (figure 14). On s'intéresse à la valeur interne associée à l'odeur A et à l'odeur B chez un pollinisateur comme *Apis mellifera* (l'abeille domestique).



Composés volatils	Odeur A	Odeur B
Quantité de nectar produite	0	Très importante

Figure 14 : Deux espèces de Saxifrages caractérisées par des signatures olfactives et une production de nectar différentes.

La barre d'échelle indique 1 cm.

Question 15 :

- a. D'après les données présentées, proposez une valeur simple pour $R_A(t)$ et $R_B(t)$, les valeurs réalisées des odeurs A et B à tout instant t . Justifiez votre réponse.

On imagine une ouvrière adulte et complètement naïve, sans aucune exposition préalable à ces deux espèces, arrivant dans un champ comportant un mélange de *S. melanocentra* et *S. signata* en proportions égales.

- b. Que valent $W_A(0)$, $W_B(0)$ et *a fortiori* $V_A(0)$ et $V_B(0)$, la représentation interne initiale des odeurs A et B?

On considère l'équation
$$(1) \quad E(t) = (R(t) - V(t))^2$$

- c. Que représente la différence entre R (la récompense réelle, obtenue) et V (la récompense attendue par l'abeille) ? À quoi correspond alors $E(t)$?
- d. En écrivant $V(t) = W(t) \times U(t)$ dans (1), calculez $dE(t) / dW(t)$ (la dérivée de E par rapport à W). Discutez brièvement le signe possible de cette dérivée. Quand s'annule-t-elle et à quoi correspond cet état ?

On peut désormais s'intéresser à la dynamique d'apprentissage dans le champ de Saxifrages, c'est-à-dire la modification des facteurs reliant U_A et U_B à leur représentation interne V_A et V_B ; autrement dit, les changements de valeurs de W_A et W_B .

On décrit la suite suivante permettant de modifier la valeur des coefficients W à partir de E :

$$W(t+1) = W(t) - k \times dE(t) / dW(t) \quad \text{où } k \text{ varie entre 0 et 1.}$$

- e. En considérant l'état initial décrit dans les réponses 15a puis 15b, et en fixant $k = 0,25$, calculez les premiers termes des suites W_A et W_B . Vers quelles valeurs convergent-elles respectivement ? Que représentent ces convergences ?

Remarque : lorsqu'une abeille s'approche de *S. melanocentra* avant de s'y poser, $U_A(t) = 1$ et $U_B(t) = 0$.
lorsqu'une abeille s'approche de *S. signata* avant de s'y poser, $U_A(t) = 0$ et $U_B(t) = 1$.

- f. Comment le paramètre k impacte-t-il l'apprentissage ?
g. Quel(s) paramètre(s) pourrai(en)t être affecté(s) par une exposition à un produit diminuant les capacités d'apprentissage (comme l'imidaclopride vu dans la partie III) ?

En dehors des environnements contrôlés comme celui de la figure 13, plusieurs sens peuvent être stimulés simultanément (toucher, ouïe, goût, etc.) Par exemple, d'autres signaux sensoriels que les odeurs A et B permettent à une abeille naïve de différencier les deux espèces de Saxifrages de la figure 14 (ex : signaux visuels). Une représentation théorique plus intégrée de l'apprentissage est proposée dans la figure 15.

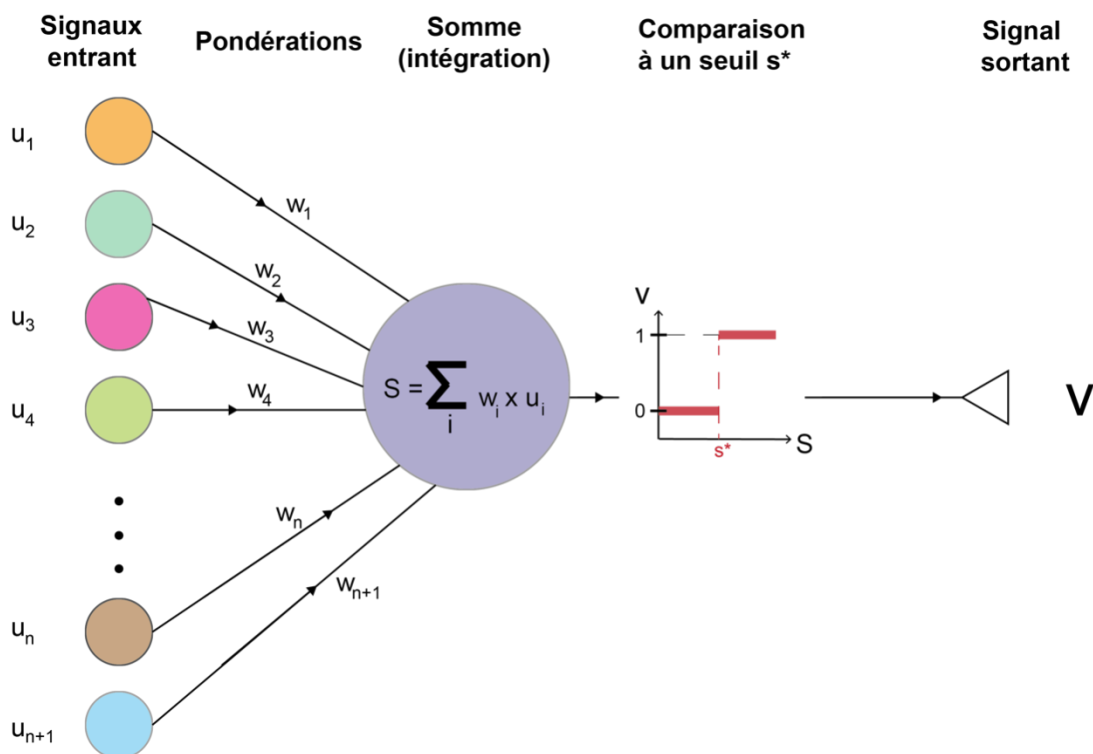


Figure 15 : Représentation schématique d'un « perceptron », liant un espace sensoriel de haute dimension (en entrée) et une réponse donnée (en sortie).

Comme précédemment, les pondérations des différentes entrées (w_i) sont mises à jour selon une règle d'apprentissage, basée sur l'adéquation de la réponse au contexte sensoriel (comparaison de V et R). Quand les signaux entrants sont limités à une dimension, on retrouve le modèle de Rescorla-Wagner. Les signaux entrants sont pondérés par leur w_i respectifs puis sommés dans un intégrateur. La valeur obtenue est comparée à un seuil (s^*) et détermine s'il y a une réponse ($V = 1$) ou non ($V = 0$), à la manière d'une « loi du tout ou rien ».

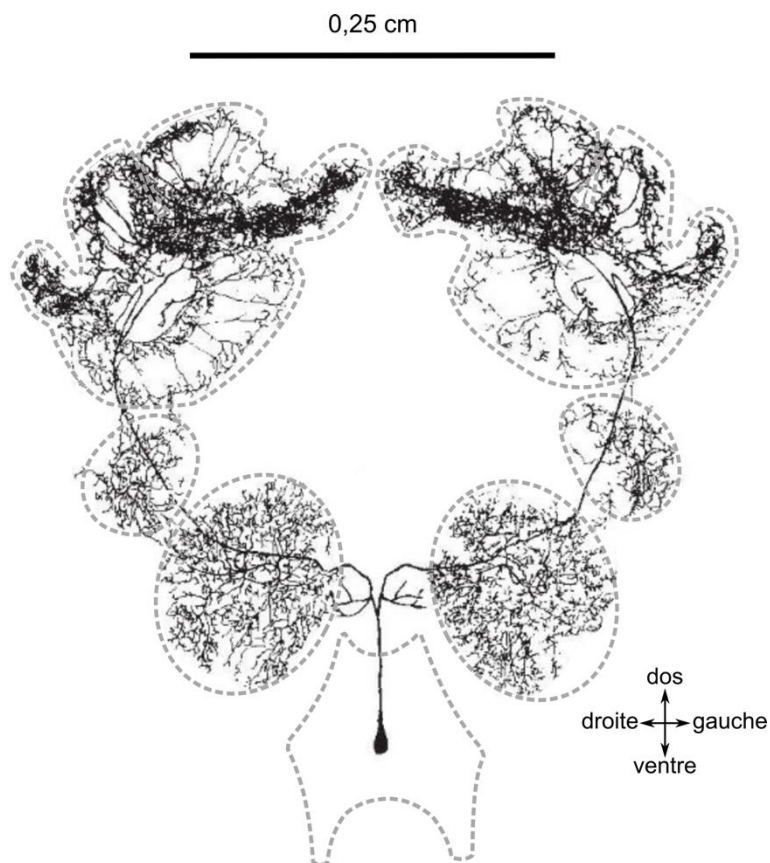
Question 16 :

- a. Que vous rappelle cette représentation et ce fonctionnement ? Discutez-en les différentes parties avec son analogue biologique.
- b. Dans quelle(s) situation(s) un espace sensoriel multimodal serait-il plus adapté qu'un espace sensoriel unimodal, comme celui proposé par Rescorla et Wagner ?

Fin du sujet.

Annexes

Annexe 1 : à la suite du patch-clamp, une molécule fluorescente est injectée dans le cytosol du neurone VM par le biais de la pipette. Ce marqueur diffuse alors librement dans la cellule, sans pouvoir s'en échapper. Cette photographie montre la répartition de la fluorescence dans le cerveau de l'abeille. Les structures cérébrales d'intérêt sont délimitées en pointillés.



Annexe 2 : profil d'hydrophobicité du récepteur AmOcta1R.

