

Aspects comportementaux de la communication chimique dans les sociétés animales

Luc Passera*

Laboratoire de Biologie des Insectes
Université Paul Sabatier
118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex
R.C.P. n° 645

Les animaux sociaux, c'est-à-dire les animaux chez lesquels il existe une coopération dans les soins aux jeunes et un chevauchement des générations impliquant la vie en commun des ascendants et des descendants, sont unis par des relations qui font l'objet de communications.

Les moyens auxquels on pense le plus habituellement sont ceux employés le plus fréquemment par les Vertébrés supérieurs dont l'espèce humaine fait partie ; il s'agit bien sûr de la communication acoustique et de la communication visuelle.

Mais à côté de ces moyens traditionnels, il existe un autre vecteur plus primitif et plus intrigant qui est le vecteur chimique, particulièrement important chez des Invertébrés comme les Insectes.

C'est en 1932 que Bethe introduisit le terme d'ectohormone pour désigner des substances comme les attractifs sexuels, qui sont des sécrétions externes agissant en tant que messagers chimiques entre individus.

Depuis cette date les messages chimiques ont été classés selon des critères variables. Pour Florkin (1965) l'ensemble des messages chimiques, spécifiques ou non en ce qui concerne la nature de leur cible, exerçant une action dans la constitution et la persistance d'une communauté biotique, constitue des écomones.

On peut diviser les écomones en signaux intraspécifiques agissant sur les individus de la même espèce et en signaux interspécifiques émis à l'intention des autres espèces. Les premiers sont des phéromones, (Pasteels, 1973 ; Blum, 1980), selon le terme créé par Karlson et Lüscher (1959) avec la définition suivante : « Ce sont des substances sécrétées par un individu mais à l'extérieur de celui-ci. Reçues par un deuxième individu de la même espèce, elles provoquent chez ce dernier une réaction définie qui

modifie le comportement ou la physiologie de l'individu récepteur » (Fig. 1).

Les phéromones sont donc des substances messagères entre les individus. Elles leur permettent de communiquer grâce à un code de stimuli chimiques.

La première phéromone a été isolée en 1961 par Butenandt *et al.* à partir de 500 000 femelles du Ver à soie *Bombyx mori*. L'extrait obtenu, le bombycol, est actif à partir de 10^{-12} $\mu\text{g/ml}$; une baguette de verre trempée dans la solution et approchée de l'antenne d'un mâle, déclenche une réaction aphrodisiaque.

Il est d'ailleurs assez satisfaisant pour l'esprit que ce travail ait été effectué sur ce papillon Bombycidae assez proche du grand paon de nuit (Attacidae). C'était en quelque sorte rendre hommage à Fabre (1920-1924) qui, plusieurs décennies auparavant, avait pu montrer expérimentalement que l'attraction fantastique qu'exercent les femelles sur leurs partenaires mâles était due à une odeur, nous dirions aujourd'hui une phéromone.

Fabre avait déjà montré en son temps que la détection de la phéromone se faisait au niveau des antennes.

Les travaux modernes effectués à l'aide du microscope électronique confirment l'observation de Fabre (fig. 2). Les articles antennaires portent des soies de grande taille et de petite taille. Si les grandes sont spécialisées dans la perception gustative et mécanique, les plus petites représentent des détecteurs chimiques purement olfactifs (Ernst, 1969 ; Masson *et al.*, 1972). Leur paroi cuticulaire est largement perforée ; c'est à travers ces pores que les molécules odorantes pénètrent dans la soie. La soie est innervée par des neurones bipolaires typiques qui baignent dans un liquide sensillaire. Le prolongement dendritique est ramifié ce qui augmente la surface de réception. Les sensilles différenciées dans la détection des phéromones sont hautement spécialisées. Elles sont en effet sensibles presque exclusivement à l'un ou à l'autre des composants du

* Les dessins 3 à 11 sont dus à la plume de G. Richard que nous remercions.

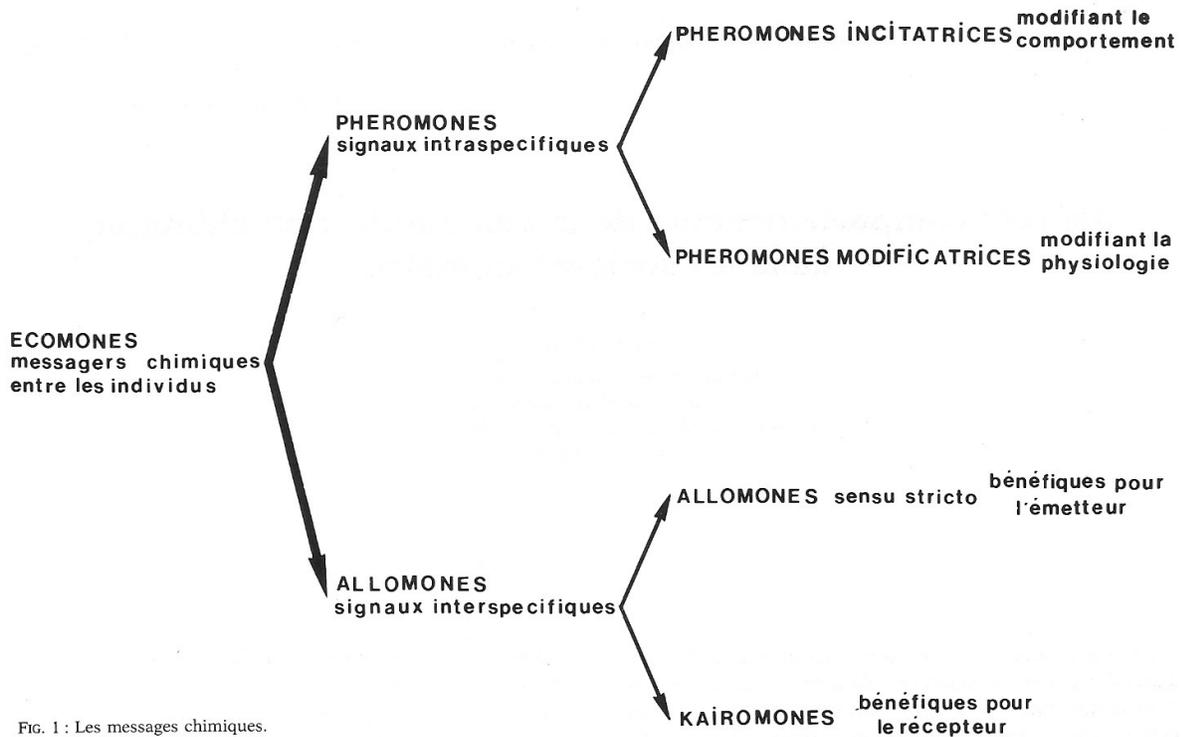


FIG. 1 : Les messages chimiques.

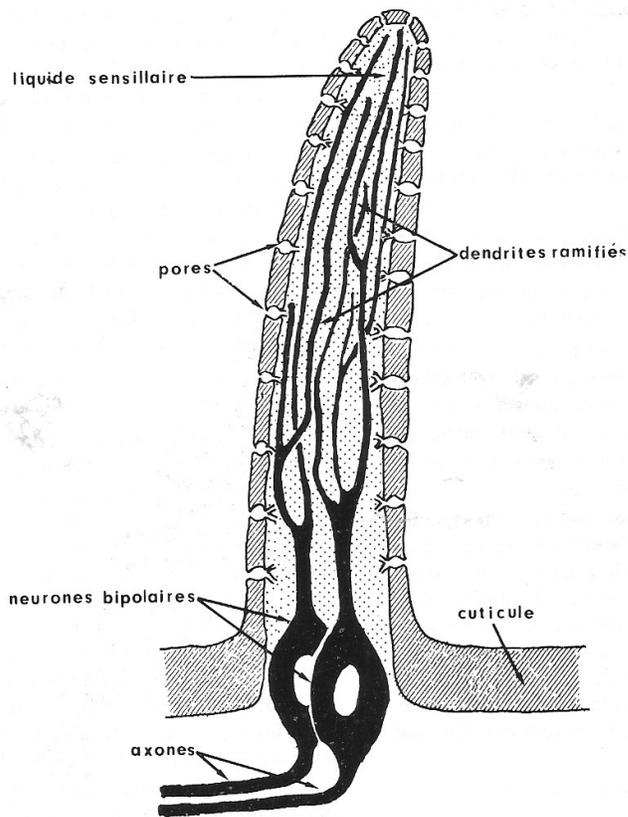


FIG. 2 : Sensille d'Insecte spécialisée dans la détection chimique. D'après Masson et Brossut (1981).

bouquet phéromonal. Parfois la spécialisation réside dans la sensille-même : chaque neurone réagit à un composé donné du bouquet (Masson et Brossut, 1981).

Sans entrer dans le détail du décodage du message, il suffit de savoir que les membranes des dendrites sont équipées de récepteurs au niveau desquels s'effectue l'identification du stimulus.

On connaît à présent plusieurs dizaines de phéromones sexuelles produites par des femelles de Lépidoptères (Jacobson, 1979 ; Barbier, 1983). Ce sont des alcools ou des acides à longue chaîne avec 10 à 16 atomes de carbone. Parfois il s'agit de l'acétate ou de l'aldéhyde correspondant.

La synthèse de ces phéromones a permis le développement très rapide de nouvelles méthodes de lutte contre les insectes nuisibles, soit en attirant les mâles afin de les décompter et d'employer ainsi au meilleur moment des insecticides classiques, soit en les trompant avec des leurres, ce qui diminue d'autant le taux des femelles fécondées (Kynodius et Beroza, 1982).

Mais c'est assurément chez les Insectes sociaux, Termites, Abeilles, Guêpes, Fourmis, que l'on va rencontrer les

par leur reine (Vander Meer *et al.*, 1981 ; Coglitore et Cammaerts, 1981). D'autres permettent aux ouvrières de reconnaître et de traiter de manière privilégiée telle ou telle catégorie de larves, en particulier celles qui sont à l'origine des sexués de la société (Bigley et Vinson, 1975). D'autres encore permettent aux myrmécophiles, c'est-à-dire à ces Arthropodes divers qui partagent l'intimité de la fourmière d'être acceptés et même souvent soignés à l'égal d'une fourmi (Hölldobler, 1970).

Mais les plus grands progrès accomplis ces dernières années concernent le recrutement.

1. Les phéromones de recrutement

Il s'agit d'un type de communication qui amène les individus d'une société à se rassembler dans une région quelconque du territoire dans le but d'y accomplir une tâche particulière : essentiellement récolte de nourriture mais aussi travaux de construction, défense du nid ou encore démenagement.

Les moyens mis en œuvre par les fourmis varient fortement selon leur degré d'évolution : dans le recrutement de groupe avec leader que l'on rencontre chez des sous-

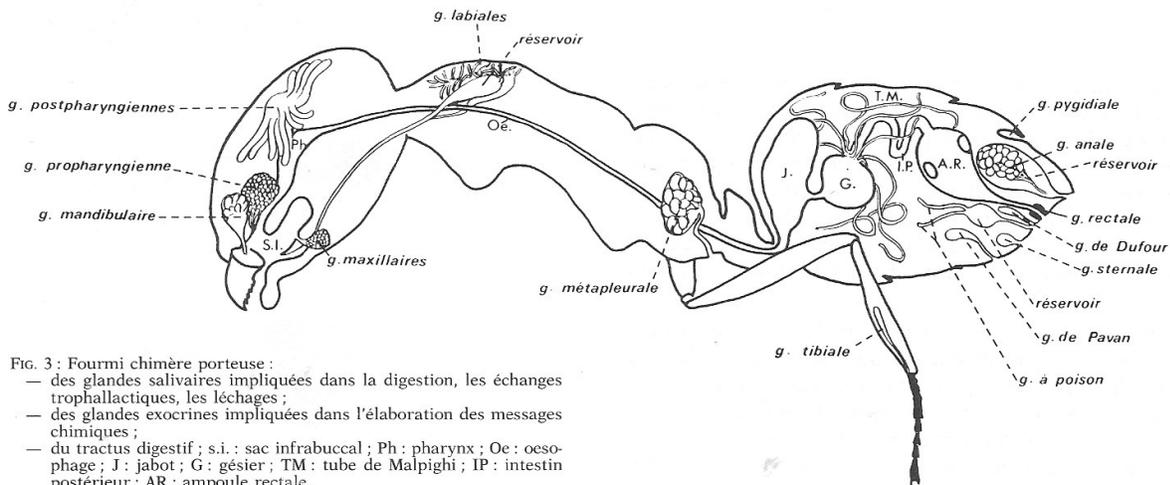


Fig. 3 : Fourmi chimère porteuse :
 — des glandes salivaires impliquées dans la digestion, les échanges trophallactiques, les léchages ;
 — des glandes exocrines impliquées dans l'élaboration des messages chimiques ;
 — du tractus digestif ; s.i. : sac infrabuccal ; Ph : pharynx ; Oe : oesophage ; J : jabot ; G : gésier ; TM : tube de Malpighi ; IP : intestin postérieur ; AR : ampoule rectale.

phéromones les plus étranges puisqu'elles sont à la base même de la vie sociale.

I. - LES PHÉROMONES SOCIALES DES FOURMIS

Tous les aspects de la vie sociale des fourmis font intervenir des messages chimiques élaborés par un grand nombre de glandes exocrines (Fig. 3). C'est ainsi que l'on connaît des phéromones qui maintiennent la cohésion des sociétés, c'est-à-dire l'interattraction, phénomène qui est l'essence même de la vie sociale. Les mieux étudiées sont celles qui sont responsables de l'attraction des ouvrières

familles peu évoluées (Ponerinae) les signaux tactiles sont encore largement utilisés. A l'inverse chez les sous-familles très évoluées (Myrmicinae) qui pratiquent le recrutement de masse, ce sont les signaux chimiques qui prennent le pas.

a) Recrutement de groupe avec leader

Dans le cas le plus simple une seule ouvrière est recrutée à la fois et elle doit garder un contact antennaire étroit avec le fourmi recruteuse, formant ainsi une paire ou tandem (tandem running) (Maschwitz *et al.*, 1974) (Fig. 4).

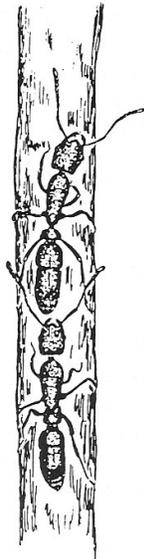


FIG. 4 : Le « tandem running » chez *Bothroponera tesserinoda*. La fourmi recrutée maintient le contact avec la recruteuse à l'aide de ses antennes. D'après une photographie d'Hölldobler, Möglich et Maschwitz (1974).

Lorsqu'une ouvrière de *Camponotus sericeus* veut recruter des congénères en vue d'exploiter une source de nourriture, elle se livre à l'intérieur du nid à une parade motrice de recrutement particulière (Fig. 5) ; elle tire une ouvrière par les mandibules, effectue une rotation de 180° et le tandem démarre. Pendant toute la durée du déplacement on observe que la suiveuse garde un contact étroit avec le leader par l'intermédiaire des antennes (Hölldobler *et al.*, 1974).

Le déplacement fait appel à un mélange de signaux tactiles et de signaux chimiques ainsi que le démontre l'emploi de leurres en papier, en cire ou en verre. Il est ainsi possible d'obtenir des réponses positives en présentant à la recrutée diverses parties du corps d'une ouvrière fraîchement tuée et en particulier l'abdomen. En fait les glandes responsables sont des glandes pygidiales logées entre le 6ème et le 7ème tergite abdominal comme cela a été démontré par Hölldobler et Traniello (1980) chez une autre fourmi. Une baguette de verre portant la sécrétion de ces glandes déclenche 68 % de réponses positives.

Dans le recrutement de groupe avec leader, le groupe peut aller de 1 à la vingtaine d'individus cheminant à la queue leu leu.

b) Recrutement de groupe sans leader

Chez des espèces plus évoluées, la présence d'un leader conduisant ses consœurs n'est plus nécessaire. C'est le cas de la fourmi tisserande d'Afrique, *Oecophylla longinoda*.

Cette fourmi offre une richesse extrême en matière de recrutement puisque Hölldobler et Wilson (1978) en dis-

tingent cinq modulés par le jeu des émissions de deux glandes différentes.

Pour simplifier on n'en citera ici que trois :

- recrutement vers la nourriture ;
- recrutement vers un nouveau territoire ;
- recrutement en vue de l'assaut.

Recrutement vers la nourriture :

Lorsque les ouvrières ont découvert une source de nourriture trop abondante pour être exploitée individuellement

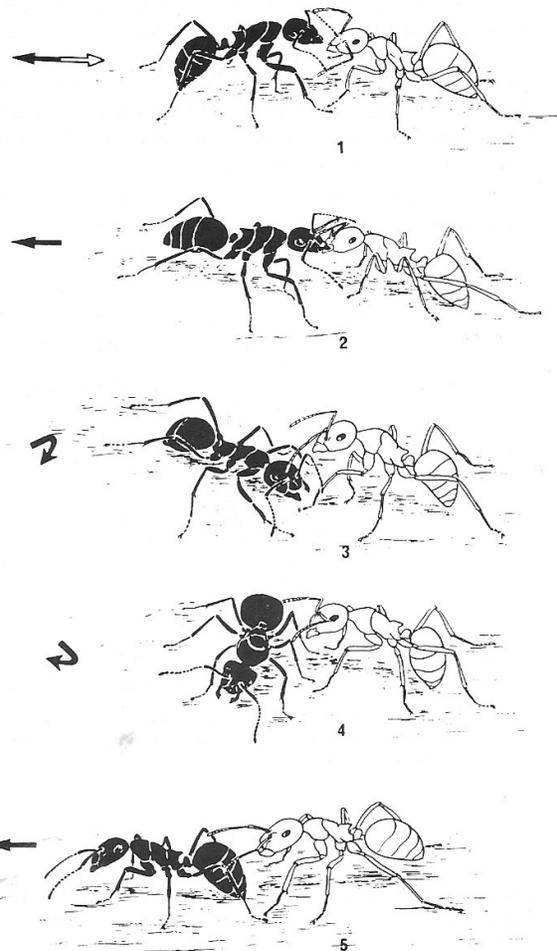


FIG. 5 : Invitation à la marche en tandem chez *Camponotus sericeus*.
 1 : la recruteuse (en noir) s'approche d'un congénère et se balance vivement d'avant en arrière ;
 2 : la recruteuse agrippe la recrutée (en blanc) par les mandibules et la tire sur quelques centimètres ;
 3-4 : la recruteuse lâche prise et se tourne de 180°.
 5 : le tandem se met en route.
 D'après Hölldobler *et al.* (1974).

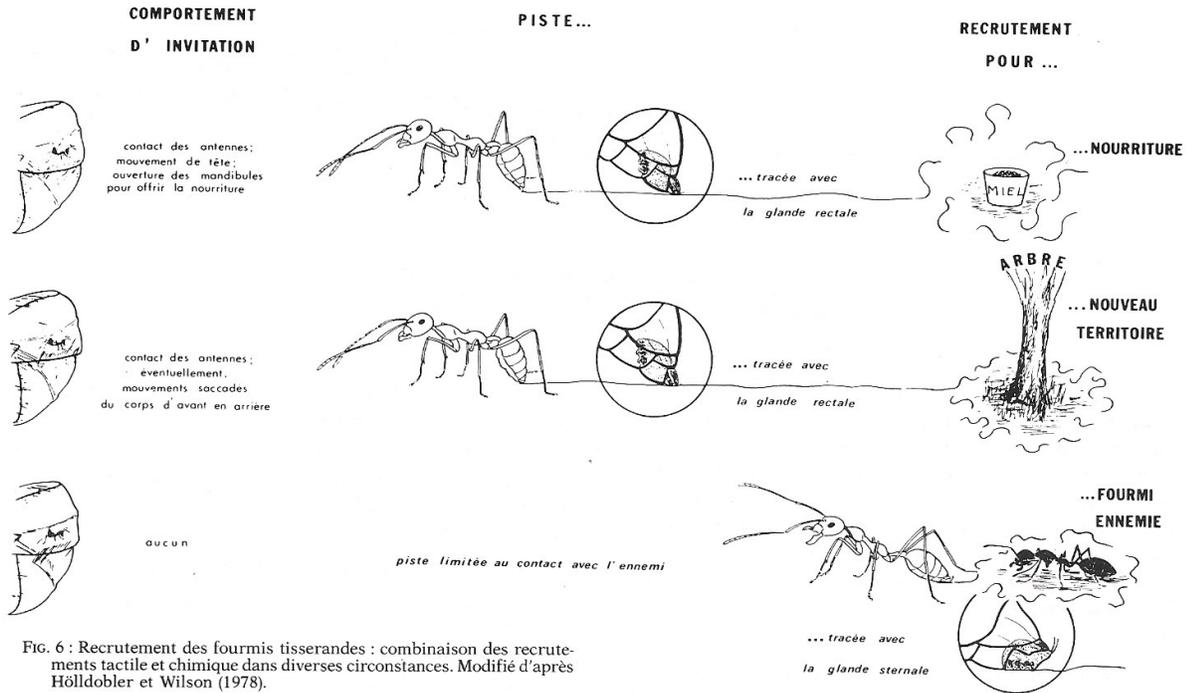


FIG. 6 : Recrutement des fourmis tisserandes : combinaison des recrutements tactile et chimique dans diverses circonstances. Modifié d'après Hölldobler et Wilson (1978).

elles vont recruter des congénères en combinant signaux chimiques et signaux tactiles (Fig. 6).

Il y a d'abord dépôt d'une piste sous forme d'arabesques discontinues centrées autour de la provende puis la fourmi prend le chemin du nid en traçant une piste odorante principale. Toutes ces pistes sont dues au contenu de la glande rectale. Lors des rencontres avec des congénères sur le trajet retour, les pourvoyeuses exécutent un comportement d'invitation marqué par des contacts antennaires et des offrandes alimentaires.

Recrutement vers un nouveau territoire :

Lorsqu'on offre aux *Oecophylles* la possibilité de pénétrer sur un nouveau territoire, elles l'explorent rapidement puis retournent au nid. Comme précédemment elles traacent une piste à l'aide de la glande rectale. Si elles rencontrent un congénère, elles font halte, le touchent vigoureusement des antennes en effectuant des mouvements vifs et saccadés d'avant en arrière ; il n'y a pas offre de nourriture.

Recrutement en vue de l'assaut :

Lorsqu'on introduit une fourmi étrangère, l'*Oecophylle* s'efforce de la repousser. Si elle n'y parvient pas elle décrit des arabesques autour en appuyant très fortement son abdomen sur le sol si bien que cette fois, c'est la glande

sternale qui est démasquée et qui sécrète la phéromone. Il n'y a pas de piste vers le nid. Les congénères du voisinage attirés par la phéromone se dirigent vers la recruteuse et sans échanger aucun contact antennaire avec elle se lancent dans la bataille.

En fait, ce dernier comportement, qui exclut toute parade motrice d'invitation permet de faire la transition entre recrutement de groupe et recrutement de masse que nous allons décrire.

c) Recrutement de masse

Dans cette technique de recrutement hautement évoluée, il n'y a plus nécessité d'un leader conduisant la troupe. L'acte principal est le dépôt d'une trace chimique.

Prenons l'exemple de la fourmi de feu américaine *Solenopsis invicta* étudiée par Wilson (1962).

La sécrétion déposée par la messagère exerce une attraction sur les congénères qui suivent la piste à leur tour. Aucun autre stimulus n'est nécessaire pour inciter les ouvrières à remonter la piste. Mais l'information n'est pas seulement qualitative ; elle contient de nombreux éléments sémantiques.

Les premières ouvrières recrutées qui parviennent à la nourriture adoptent le même comportement que la première pourvoyeuse : elles reviennent au nid par le même

En notant le type des marques, la longueur et la vigueur de la trace laissée par l'aiguillon, Hangartner a évalué la quantité de phéromone déposée. Il démontre ainsi que cette quantité est d'autant plus élevée que la fourmi s'est plus longtemps abreuvée à la source, qu'elle a subi un jeûne plus long, qu'on lui offre de l'eau plus sucrée, que la nourriture est plus proche.

2. Les phéromones de piste

Ces phéromones de piste qui jalonnent le parcours entre la nourriture et le nid ont été très étudiées depuis les premières observations de Charles Bonnet en 1779.

On sait à présent qu'elles sont émises par une grande variété de glandes principalement abdominales et qu'il existe une relation entre la nature de la glande et la position taxonomique de la fourmi (Fig. 9). On connaît ainsi :

- l'intestin postérieur qui évacue sa sécrétion par l'anus ;
- la glande rectale qui est en fait une différenciation de l'intestin postérieur ; nous l'avons rencontrée chez les *Oecophylles* ;

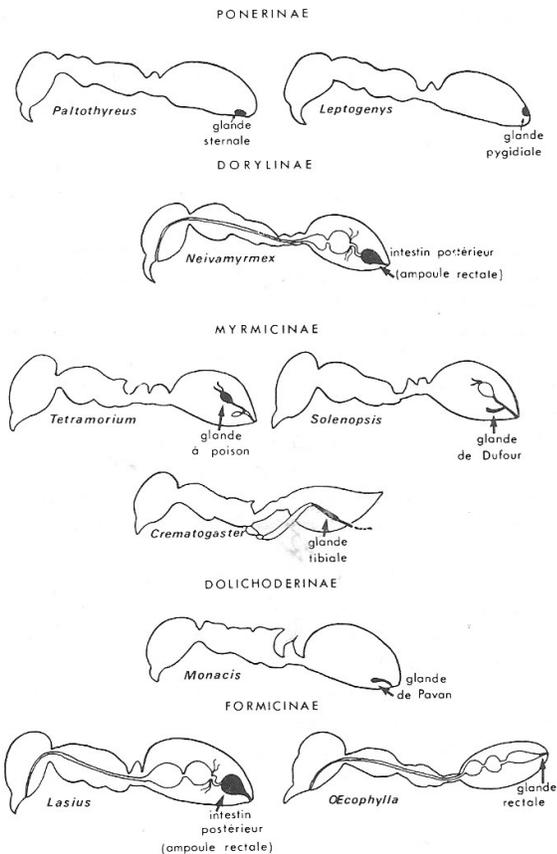


Fig. 9 : Origine des phéromones de piste chez quelques sous-familles de Formicidae. Modifié et complété d'après Hölldobler (1977).

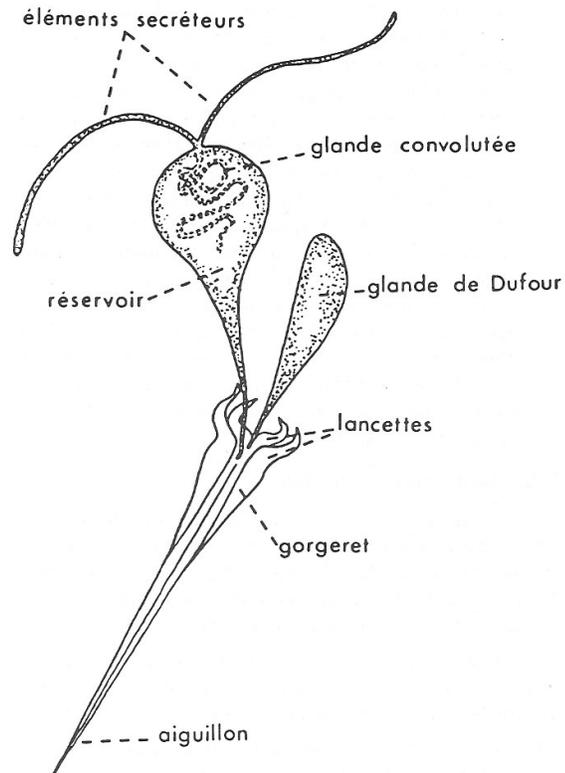


Fig. 10 : L'appareil vulnérant des Myrmicinae et les glandes à phéromone : glande à poison, glande de Dufour.

- la glande de Pavan ; c'est une glande impaire, globuleuse, transparente qui débouche par une carène au niveau du 4ème sternite abdominal ; elle est spécifique des Dolichoderinae (fourmi d'Argentine) ;
- la glande sternale ; ses cellules glandulaires évacuent leur sécrétion entre les membranes segmentaires ventrales car il n'y a pas de réservoir (*Oecophylles*) ;
- la glande à poison (Fig. 10). Elle contient le venin chez les fourmis munies d'un aiguillon, c'est-à-dire les Myrmicinae. Ce venin a bien sûr un rôle toxique lorsqu'il est injecté mais il constitue aussi la plus importante source des phéromones de piste chez les fourmis ; nous l'avons vue à l'œuvre chez la fourmi de feu. Chez la fourmi champignoniste *Atta texana*, elle contient la première phéromone de piste qui ait pu être analysée (Tumlinson *et al.*, 1971) : il s'agit du méthyl-4 méthyl-pyrrole-2 carboxylate. 3,7 kg de fourmis ont été nécessaires pour extraire 150 µg d'un produit actif à des doses particulièrement faibles puisque théoriquement 0,32 µg peuvent tracer une piste tout le long de l'équateur.

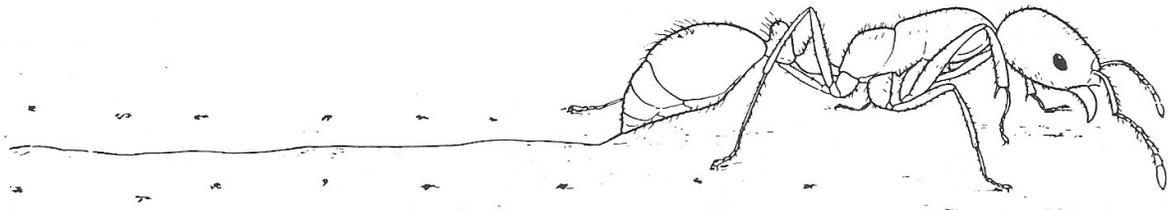


FIG. 7 : Ouvrière de la fourmi de feu *Solenopsis invicta* déposant des phéromones de piste à l'aide de son aiguillon dévaginé. La fourmi se déplaçant sur un bristol enfumé laisse des empreintes de ses pattes et de l'aiguillon. D'après Wilson (1962) et Hangartner (1969).

chemin et tracent une piste à leur tour à l'aide de l'aiguillon dévaginé le long duquel s'écoule la phéromone (Fig. 7). Ce renforcement de la piste augmente la concentration en phéromone ce qui a pour effet d'augmenter le nombre d'ouvrières recrutées. Il est d'ailleurs facile de montrer que le nombre d'ouvrières recrutées augmente avec la quantité de phéromone offerte : des tiges de verre de section croissante, trempées dans la sécrétion de la glande de Dufour, recrutent les ouvrières selon une progression linéaire.

La société de *Solenopsis* est ainsi capable par ce biais d'ajuster exactement le nombre de récolteuses à mettre en œuvre à l'importance de la source alimentaire à exploiter.

On peut d'ailleurs montrer comme l'a fait Hangartner (1969) que des informations concernant la nourriture peu-

vent être communiquées par le biais de la piste tracée par une seule ouvrière pourvoyeuse.

Le dispositif expérimental oblige les fourmis recruteuses à traverser une lame de verre recouverte de noir de fumée ; on peut ainsi relever les traces laissées par les ouvrières dans leur déplacement.

Hangartner note quatre sortes de marques (Fig. 8) :

- des traces de patte ; l'ouvrière se déplace l'abdomen relevé ;
- des traces de poils ; l'abdomen est légèrement abaissé mais seuls les poils touchent le sol et laissent des traces parallèles ;
- des traces mixtes ; l'abdomen est dans la même position que précédemment mais l'aiguillon et les poils touchent le sol ;
- des traces d'aiguillon ; cette fois l'aiguillon est entièrement dévaginé et il est seul à marquer le sol.

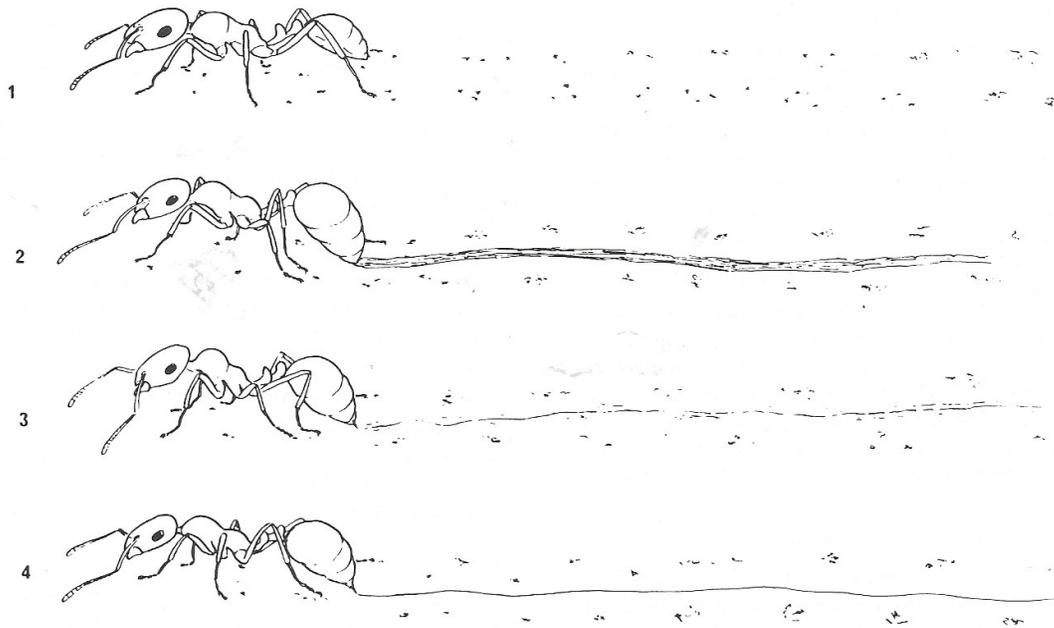


FIG. 8 : Utilisation de la phéromone de piste chez la fourmi de feu *Solenopsis invicta*. Les fourmis circulent sur du bristol enfumé et y laissent des empreintes.

1 : l'ouvrière revient bredouille ; il n'y a que des traces de pattes ;

2 à 4 : l'ouvrière a trouvé une source de nourriture plus ou moins abondante ; en 2, trace de poils abdominaux ; en 3, traces mixtes ; en 4, trace de l'aiguillon. D'après une photographie d'Hangartner (1969).

- la glande de Dufour ; annexée à la glande à poison, donc s'écoulant le long de l'aiguillon, se trouve la glande de Dufour très riche elle aussi en phéromones. Chez le *Solenopsis invicta* des concentrations incroyablement faibles de 5 femtogrammes (10^{-15} g) par cm de piste sont décelées. A cette concentration 1 mg de produit suffit théoriquement à faire parcourir 2 millions de km à une fourmi (environ 50 fois le tour de la terre à l'équateur) (Williams *et al.*, 1981).
- la glande tibiale ; à côté des glandes abdominales on connaît chez un genre de fourmis, largement répandu à travers le monde, les *Crematogaster*, des glandes logées dans les tibias des pattes postérieures (Leuthod, 1968 ; Fletcher et Brand, 1968). Le tendon qui règle le mouvement des griffes terminales est creux et sert de réservoir et de canal évacuateur ; il débouche entre les griffes.

3. Les phéromones d'alarme

A côté des phéromones de recrutement et de piste, un autre grand groupe de phéromones a fait l'objet d'études approfondies chez les fourmis ; ce sont les phéromones d'alarme émises lorsqu'un échange rapide d'informations est nécessaire face à un danger potentiel.

On peut prendre comme exemple le comportement agressif des grandes ouvrières de la fourmi tisserande *Oecophylla longinoda* (Bradshaw *et al.*, 1979a, b, c).

Deux phénomènes compliquent le décodage du message : pour une même fourmi, plusieurs glandes peuvent émettre simultanément ou successivement des substances d'alarme et la substance émise par chaque glande est multicomposée.

Chez *Oecophylla* deux groupes de glandes sont en cause : les glandes mandibulaires logées dans la tête et les glandes de l'appareil à venin.

a) Les glandes mandibulaires

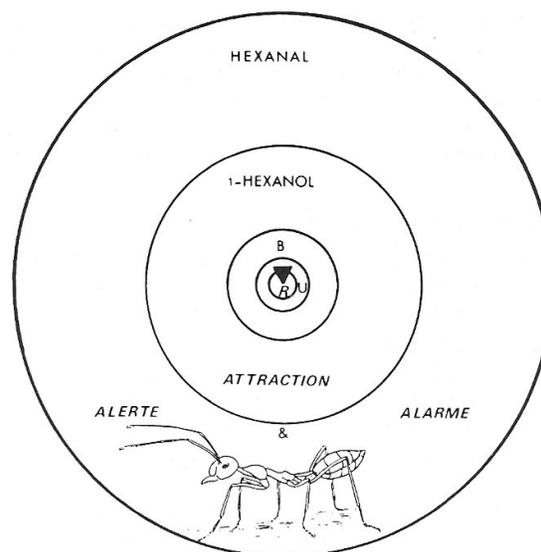
Lorsque les ouvrières attaquent un ennemi, on perçoit nettement une odeur de moisi produite par la région mandibulaire. Si l'on écrase une tête de ces fourmis et si l'on place la préparation sur une petite plate-forme au milieu d'une arène, le comportement des congénères peut être découpé en quatre phases (Fig.11).

-) Toutes les fourmis situées dans un rayon de 5-10 cm se placent en état d'alerte dans les trente secondes qui suivent : elles augmentent leur vitesse de locomotion, exécutent des brèves courses très rapides avec de nombreux changements de direction, ouvrent leurs mandibules et dressent leurs antennes.

-) Parvenues à 5 cm de la cible, elles sont alors directement attirées par la source expérimentale (attraction).

-) Parvenues à 1 cm, elles sont au contraire repoussées (effet répulsif).

-) Ce dernier effet disparaît en quelques minutes ; les ouvrières s'approchent alors de la plate-forme et la mordent.



B:2-BUTYL-2-OCTENAL

U:3-UNDECANONE

R:RÉPULSION

Fig. 11 : Comportement d'une ouvrière de fourmi tisserande alarmée par une glande mandibulaire écrasée au centre du dispositif. Les diverses phéromones d'alarme sont plus ou moins volatiles et déclenchent des comportements différents. Modifié d'après Bradshaw *et al.* (1979).

L'analyse du contenu de la glande effectuée par chromatographie en phase gazeuse révèle la présence de 33 substances chimiques dont deux constituent les éléments principaux : un alcool, l'hexanol-1 et l'aldéhyde correspondant, l'hexanal. Les composés mineurs ne sont pas tous identifiés mais les plus importants sont l'undécane-3 et le butyl-2 octénal-2.

Des échantillons de ces divers composés sont offerts à des groupes d'ouvrières. L'hexanol place les fourmis en état d'alerte. L'hexanol-1 les attire puis les repousse lorsqu'elles sont près du but. Si les deux composés sont offerts simultanément, les réactions s'enchaînent : alerte suivie de l'attraction puis de la répulsion.

Les composés qui incitent à mordre sont contenus évidemment dans la fraction la moins volatile de la sécrétion. C'est ainsi que des échantillons purs d'undécane-3 et du butyl-2 octénal-2 déterminent les ouvrières à mordre vigoureusement un leurre.

On peut donc à l'aide de ces quatre composés, reconstituer artificiellement les effets complets du comportement d'alarme.

b) Les sécrétions abdominales

Il s'agit du contenu de la glande à poison et de la glande de Dufour ; leur contenu déclenche l'ouverture des man-

dibules, le relèvement de l'abdomen à la verticale et l'attaque du leurre qui est mordu. Ces comportements sont assez semblables à ceux déclenchés par les glandes mandibulaires mais ils interviennent dans le cas d'attaques beaucoup plus massives, l'utilisation des phéromones mandibulaires étant réservée à des attaques locales.

Le réservoir de la glande à poison contient surtout de l'acide formique. Celui de la glande de Dufour a un contenu plus complexe puisqu'il contient 22 composés et en particulier la série complète des alcanes à chaîne linéaire de C10 à C23, le mieux représenté étant le *n*-undécane.

Comme pour les glandes mandibulaires, il est possible de reconstituer au moins partiellement le comportement d'alerte. Chaque phéromone présentée séparément déclenche une partie du comportement agressif : l'undécane, l'ouverture des mandibules, le relèvement du gastre et l'attraction ; l'acide formique, l'attraction et l'attaque.

Le comportement d'alarme des *Oecophylla* constitue un excellent exemple d'action conjuguée de plusieurs glandes, chacune renfermant un véritable bouquet de phéromones.

La possibilité d'émettre des dizaines de composés, chacun avec des concentrations différentes, offre une souplesse extraordinaire dans l'expression du comportement d'alarme permettant de faire face à une multitude de cas particuliers. Il est certain qu'en ce domaine on ne fait qu'entrevoir encore la richesse de ce système de communication.

II. - LES PHÉROMONES DES VERTÉBRÉS

Si les phéromones sont maintenant bien connues chez les Invertébrés leur étude ne fait que commencer chez les Vertébrés. On sait pourtant qu'elles existent au moins dans deux domaines : celui de la reproduction et celui de la défense du territoire, c'est-à-dire que l'on connaît des phéromones sexuelles et des phéromones marquant le territoire (Vanderbergh, 1983).

Pour ces dernières, tout le monde connaît, au moins de réputation, le comportement des Mustélidés et l'utilisation qu'ils font de leurs glandes anales : la réputation des Mouffettes d'Amérique ou du Glouton arctique n'est plus à faire.

Je préfère décrire le comportement territorial d'un animal plus discret, la lapin de garenne d'Australie, tel qu'il a été établi par Mykytowycz (1968, 1970).

Le lapin vit en petit groupes de 8 à 10 individus qui occupent chacun un territoire bien délimité appelé une garenne. Partant des entrées du terrier on trouve un réseau de pistes en étoile. A certains endroits de ces pistes, carrefours par exemple, on trouve des amas de crottes. Lorsqu'un lapin étranger au groupe pénètre dans le territoire, il rencontre inévitablement ces crottes qui l'avertissent que la zone est occupée : il prend alors une attitude craintive, ne mange pas et les mouvements de ses

narines montrent qu'il est constamment en train de flairer. Or, l'odeur des crottes provient d'une phéromone des glandes anales. Ces glandes forment une masse en forme de fer à cheval autour du rectum. Les sécrétions de ces glandes coulent dans le rectum et elles enduisent les pelotes de fécès sortant de l'anus.

L'urine est également utilisée pour marquer le territoire. Son odeur déclenche l'agression ; des femelles peuvent par exemple attaquer leur propre progéniture lorsque celle-ci a été aspergée d'urine étrangère.

Pour marquer des objets plus localisés, comme des piquets, des souches d'arbre, des branches, les lapins utilisent alors une phéromone sécrétée par des glandes mentonnières. Si l'on regarde sous le menton d'une femelle, on ne trouvera aucune trace visible. Par contre sous celui d'un mâle on s'aperçoit que les poils sont collés par une sécrétion. Une pression du doigt fera d'ailleurs sourdre des gouttelettes de sécrétion à travers des pores disposés en demi-cercle. Les mâles utilisent cette phéromone pour marquer des endroits difficilement accessibles avec les crottes.

On peut bien sûr s'interroger sur le fait de savoir si de telles phéromones porteuses de messages chimiques existent dans l'espèce humaine.

Des expériences récentes conduites en France par Montagner (1974) apportent une réponse positive. Montagner étudie le comportement des enfants âgés de 2 à 4 ans au jardin d'enfants. On demande à des mères volontaires de porter plusieurs jours à même la peau des tee-shirts de coton blanc. Puis ces tee-shirts sont présentés sans commentaires aux enfants. Dans plus de 80 % des cas, les enfants choisissent le tee-shirt maternel et le manipulent avec plaisir. Ce contact avec le tee-shirt maternel calme d'ailleurs les enfants qui restent alors volontiers dans un coin de la salle de jeu. Il semble donc bien que le tee-shirt soit imprégné de l'odeur maternelle qui agit donc comme une phéromone.

Mais c'est dans le domaine des phéromones sexuelles que la voie semble la plus prometteuse. Il est probable que dans un passé lointain les phéromones sexuelles ont joué un rôle prépondérant. De nos jours, la civilisation a installé une anxiété de l'odeur corporelle et a généralisé l'usage de la savonnette et du déodorant.

Des observations montrent toutefois que les odeurs sexuelles ne sont pas absentes des comportements humains. Par exemple on a pu montrer aux U.S.A., dans des communautés de jeunes filles, qu'un mécanisme de synchronisation du cycle ovarien se produit vraisemblablement par l'intermédiaire d'odeurs (Mc Clintock, 1971).

Une autre observation très curieuse vient d'être faite en Allemagne. On sait depuis l'Antiquité que la truffe, champignon souterrain, est très prisée par les gastronomes : son parfum subtil est très recherché et la cuisine paysanne française l'utilise couramment. Or, depuis toujours, l'homme se fait aider dans les régions productrices - le Périgord par exemple - par des truies. Tenu en laisse, l'ani-

mal détecte la truffe enfouie dans le sol et la déterre avec son groin.

Or, on sait à présent que la truffe produit un stéroïde non androgène, c'est-à-dire sans activité hormonale (Claus *et al.*, 1981). Il s'agit d'un alcool à 19 atomes de carbone et à double liaison en C16. Or ce stéroïde est aussi produit par le mâle du porc, le verrat, en période précopulative. La truie lorsqu'elle recherche les truffes réagit en fait à une phéromone sexuelle émise habituellement par le mâle de son espèce. Ce même stéroïde est synthétisé par le testicule humain et est excrété par les glandes sudoripares axillaires où il forme un des composants de la sueur. Des expériences en cours s'efforcent de déterminer si cette substance est perçue par les femmes et si elle modifie leur comportement exactement comme elle le fait chez la truie.

Sa présence chez les végétaux - la truffe - éclaire peut-être d'un jour nouveau le mode d'action de plantes que l'on considère parfois comme des aphrodisiaques.

La transmission de messages au moyen de molécules chimiques chargées de sémantique, c'est-à-dire ayant valeur de langage, est en fait universelle. Mais il faut quand même reconnaître que pour le moment, elles ont été essentiellement répertoriées et étudiées chez les Insectes où elles jouent un rôle primordial. Quant à l'Homme, il n'est pas inconcevable que malgré les altérations de son éthologie dues à la civilisation, on puisse retrouver encore des comportements modulés par les phéromones.

Si les savants hésitent à reconnaître le rôle des odeurs les poètes ont franchi le pas depuis longtemps comme le fait remarquer Barbier (1983) en citant Baudelaire :

« Sur les bords duvetés de vos mèches tordues,
Je m'énivre ardemment des senteurs confondues ».

ou bien encore :

« De ses cheveux élastiques et lourds,
Vivant sachet, encensoir de l'alcôve,
Une senteur montait, sauvage et fauve ».

BIBLIOGRAPHIE

- Barbier (M.). 1983. — Les phéromones. Aspects biochimiques et biologiques. Masson, Paris, 140 p.
- Bethe (A.). 1932. — Neglected hormones. *Naturwissenschaften*, 20, 177-181.
- Bigley (W.S.) et Vinson (S.B.). 1975. — Characterization of a brood pheromone isolated from the sexual brood of the imported fire ant *Solenopsis invicta*. *Ann. ent. Soc. Am.*, 68, 301-304.
- Blum (M.S.). 1980. — Arthropods and ecomones : better fitness through ecological chemistry. In : Gilles (R.) (ed.), *Animals and Environmental Fitness*, 207-222, Pergamon Press, Oxford.
- Bonnet (Ch.). 1779. — *Oeuvres d'Histoire Naturelle et de Philosophie*. Neuchâtel.
- Bradshaw (J.W.), Baker (R.) et Howse (P.E.). 1979a. — Multicomponent alarm pheromones in the mandibular glands of major workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda*. *Physiol. Entomol.*, 4, 15-25.
- Bradshaw (J.W.), Baker (R.), Howse (P.E.) et Diggs (M.D.). 1979b. — Caste and colony variations in the chemical composition of the cephalic secretions of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda*. *Physiol. Entomol.*, 4, 27-38.
- Bradshaw (J.W.), Baker (R.) et Howse (P.E.). 1978c. — Chemical composition of the poison apparatus secretions of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* and their role in behaviour. *Physiol. Entomol.*, 4, 39-46.
- Butenandt (A.), Beckman (R.) et Stamm (D.). 1961. — Über den Sexuallockstoffe des Seidenspinners. II. Konstitution und Konfiguration des Bombycols. *Hoppe-Seyley's Z. Physiol. Chem.*, 324, 84-87.
- Claus (R.), Hoppen (H.O.) et Karg (H.). 1981. — The secret of truffes : a steroidal pheromone ? *Experientia*, 37, 1178-1179.
- Coglitore (C.) et Cammaerts (M.C.). 1981. — Etude du pouvoir agrégatif des reines de *Myrmica rubra* L. *Insectes soc.*, 28, 353-370.
- Ernst (K.D.). 1969. — Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera). *Z. Zellforsch.*, 94, 72-102.
- Fabre (J.H.). 1920-1924. — *Souvenirs entomologiques*, 3ème édit., vol. 7, p. 339-360, Delagrave, Paris.
- Fletcher (D.J.) et Brand (J.M.). 1968. — Source of the trail pheromone and method of trail laying in the ant *Crematogaster peringueyi*. *J. Insect. Physiol.*, 14, 783-788.
- Florin (M.). 1965. — Approches moléculaires de l'intégration écologique. Problèmes de terminologie. *Bull. Acad. roy. Belg. Cl. Sci.*, 51, 239-256.
- Hangartner (W.). 1969. — Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata*. *Z. vergl. Physiol.*, 62, 111-120.
- Hölldobler (B.). 1970. — Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. II. Das Gastverhältnis des imaginalen *Atemeles pubicollis* Bris (Col. Staphylinidae) zu *Myrmica* und *Formica* (Hym. Formicidae). *Z. vergl. Physiol.*, 66, 215-250.
- Hölldobler (B.), Möglich (M.) et Maschwitz (U.). 1974. — Communication by tandem running in the ant *Camponotus sericeus*. *J. Comp. Physiol.*, 90, 105-127.
- Hölldobler (B.) et Traniello (J.F.). 1980. — Tandem running pheromone in Ponerine ants. *Naturwissenschaften*, 67, 360.
- Hölldobler (B.) et Wilson (E.O.). 1978. — Les fourmis tisserandes. *Pour la Science*, 4, 64-71.
- Jacobson (M.). 1979. — *Insect sex pheromones*. Academic Press, New York.
- Karlson P. et Lüscher (M.). 1959. — « Pheromones » : a new term for a class of biologically active substances. *Nature Lond.*, 183, 55-56.
- Kynodius (A.F.) et Beroza (M.). 1982. — *Insect suppression with controlled release pheromone systems*. C.R.C. Press Inc., Boca Raton, vol. 1, 296 p., vol. 2, 336 p.
- Leuthold (R.M.). 1958. — A tibial gland scent-trail and trail-laying behavior in the ant *Crematogaster ashmeadi* Mayr *Psyche*, *Camb.*, 75, 233-248.
- McClintok (M.K.). 1971. — Menstrual synchrony and suppression. *Nature Lond.*, 229, 244-245.
- Maschwitz (U.), Hölldobler (B.) et Möglich (M.). 1974. — Tandemlaufen als Rebrutierungsverhalten bei *Bothroponera tesserinoda* Forel (Formicidae : Poneridae). *Z. Tierpsych.*, 35, 113-123.
- Masson (C.) et Brossut (R.). 1981. — La communication chimique chez les Insectes. *La Recherche*, 121, 406-416.
- Masson (C.), Gabouriaut (D.) et Friggi (A.). 1972. — Ultrastructure d'un nouveau type de récepteur olfactif de l'antenne d'Insecte trouvé chez la Fourmi *Camponotus vagus* (Formicidae). *Z. Morph. Tiere*, 72, 349-360.
- Montagner (H.). 1974. — Communication non verbale et discrimination olfactive chez les jeunes enfants : approche éthologique. In : *L'Unité de l'Homme*, Le Seuil, Paris, 246-270.
- Mykytowycz (R.). 1968. — Territorial marking by rabbits. *Scient. Amer.*, 218, 116-126.
- Mykytowycz (R.). 1970. — The role of skin glands in mammalian communication. In : Johnston (J.W.R.), Moulton (D.G.) et Turk

- (A.) (eds.), *Communication by chemical signals. Advances in Chemoreception*, vol. 1, 327-360, Appleton-Century-Crofts, New York.
- Pasteels (J.M.). 1973. — Ecomones : messagers chimiques des écosystèmes. *Annls Soc. roy. zool. Belg.*, 103, 103-117.
- Tumlinson (R.G.) et Ruth (J.M.). 1971. — Identification of the trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta texana*. *Nature. Lond.*, 234, 348-349.
- Venderbergh (J.). 1983. — *Pheromones and reproduction in Mammals*. Academic Press, New York, 304 p.
- Vander Meer (R.K.), Glancey (B.M.), Lofgren (C.S.), Glover (A.), Tumlinson (J.M.) et Rocca (S.E.). 1981. — The poison sac of red imported fire ant queens : source of a pheromone attractant. *Ann. ent. Soc. Am.*, 73, 609-612.
- Williams (H.J.), Strand (M.R.) et Vinson (S.B.). 1981. — Trail pheromone of the red imported fire ant *Solenopsis invicta* (Buren). *Experientia*, 37, 1159-1160.
- Wilson (E.O.). 1962. — Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 1. The organization of mass foraging. 2. An information analysis of the odour trails. 3. The experimental induction of social responses. *An. Behav.*, 10, 134-164.