SECTION FRANÇAISE DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX

BENOIS Alain

ASSEMBLEE GENERALE

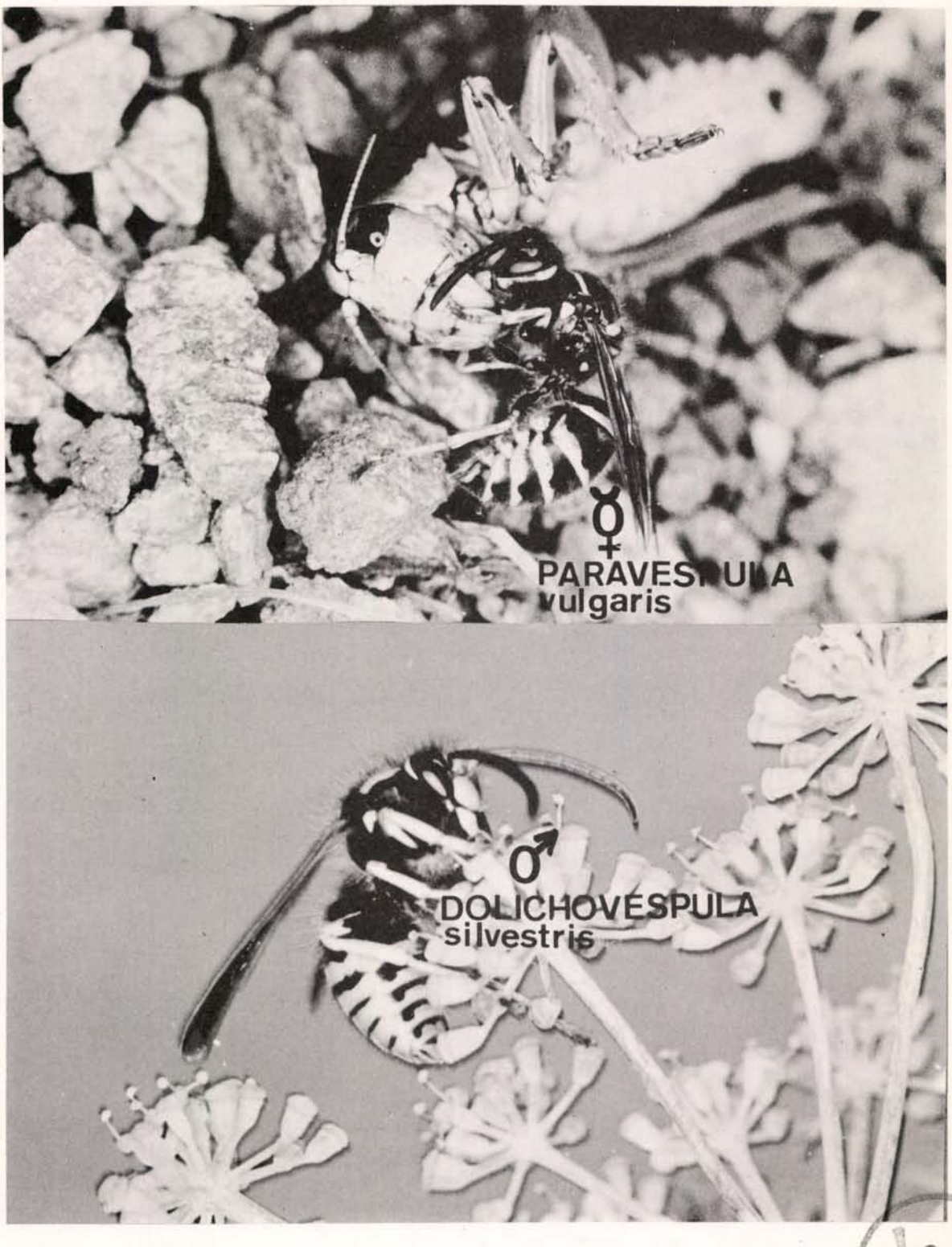
C. N. R. S. PARIS

13-14 Octobre 1972

BULLETIN INTERIEUR

1972 n° 2

SECTION FRANÇAISE DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX



ASSEMBLEE GENERALE

C. N. R. S. PARIS

13-14 Octobre 1972

N° 743

BULLETIN INTERIEUR

1972 n° 2

A S S E M B L E E G E N E R A L E

DE LA SECTION FRANCAISE DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ETUDE DES INSECTES SOCIAUX

13 et 14 Octobre 1972

"Groupe Arthropodes sociaux
de la Section Française pour
l'Etude du Comportement animal"

Centre National
de la Recherche Scientifique
15, Quai Anatole
75 PARIS 7e

I N F O R M A T I O N S G E N E R A L E S

:=:=:=:=:=:=:

1° - L'Assemblée générale des 13 et 14 octobre 1972 a voté les nouveaux statuts de la Section française de l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes sociaux. Le texte de ces statuts a été déposé à la Préfecture de Besançon, ville dans laquelle se trouve le nouveau siège de la section (Laboratoire de Psychophysiologie, 1, Place Leclerc, Faculté des Sciences). Le transfert de la Section de Paris à Besançon a paru au journal officiel du vendredi 13 avril 1973.

2° - Ont été élus au Conseil d'administration de la Section :

- J. PASTEELS
- H. MONTAGNER
- Ch. NOIROT
- J. LOUIS
- G. RICHARD
- G. LE MASNE
- B. DARCHEN
- A. POUVREAU
- P. JAISSON

3° - Le Conseil a élu le Bureau suivant :

Président : G. LE MASNE
Vice Président : Ch. NOIROT
Secrétaire : H. MONTAGNER
Trésorier : J. LOUIS

4° - La prochaine réunion scientifique aura lieu au printemps 73 aux Eyzies.

COMPTE RENDU FINANCIER

Solde au 12 Octobre 1972 : 6159,38

Solde sections étrangères en 1964 : 3619,90
Solde section française en 1964 : 3743,81

solde + dépenses : 7363,71

	Section étrangère	Section française	(gain+dépenses) TOTAL
cotisation 1965	1374,24	342,00	8640,95
cotisation 1966	187,90	401,85	9055,70
cotisation 1967	144,38	293,99	9379,07
cotisation 1968	66,59	108,36	5549,02
cotisation 1969	146,88	15,00	5279,90
cotisation 1970	47,53	43,35	5365,78
cotisation 1971		280,00	5276,78
cotisation 1972	105,40	805,00	6159,38
	2072,92	**2289,55**	

Solde sections étrangères en 1972 : 5692,82 soit 48 %
Solde section française en 1972 : 6069,33 soit 52 %

DEPENSES : 5602,77

part des dépenses sections étrangères : 2689,32
solde : 5692,82 - 2689,32 = 3003,50

part des dépenses section française : 2913,44
solde : 6069,33 - 2913,44 = 3155,89

AVANCES : M. LE MASNE 100,00 en 1971

Total des cotisations 1971 + 1972 = 1190,40 (avec sec. étran.)

Nombre de cotisants (fiches) 117
Nombre de cotisations payées 55 (1972)

Adhésions 1971 4 adhérents
" 1972 21 "

PARTICIPANTS

Mme	ALIBERT	M.	LECOMTE
M.	BARBIER	M.	LEDOUX
Mme	BARMASSE	M.	LE MASNE
M.	BENEST	M.	LEPAGE
M.	BENOIS	M. et Mme	LEROUX
Mme	BONAVITA	Mle	LEROY
M.	BORDEREAU	M.	LEVIEUX
M.	BROSSUT	M.	LOUIS
M. et Mme	CAMMAERTS	Mme	MASSON
M.	CASSIER	M.	MATHIS
M.	CHAUVIN	M.	MICHEL
M.le	CLEMENT	M.	MONTAGNER
M. et Mme	DARCHEN	M.	NOIROT
M.	DELYE	Mle	PAIN
M.	FRIGGI	M.	PASSERA
M.	GERVET	M.	PASTEELS
M.	GOLDBERG	Mle	PETAL
M.	GRASSE	M. et Mme	PLATEAUX
M.	GRJEBINE	M.	POUVREAU
Mme	HENQUELL	M.	QUENNEDEY
M.	HOREL	M.	RICHARD
M.	JAISSON	Mle	ROLAND
Mme	JEANTET	M.	STRAMBI
M.	KRAFFT	M.	VAYSSIERES
M.	LAVIE	M.	VERRON
M.	LEBRUN	M.	VIEAU

Vendredi 13 octobre 1972

" LE POLYMORPHISME ET LE DETERMINISME
DES CASTES DANS LES SOCIETES D'INSECTES "

1° - EXPOSE INTRODUCTIF PAR LE PROFESSEUR P.P. GRASSE

GRASSE pose le problème dans l'ensemble de la Biologie et en fait ressortir la signification évolutive. Il pense que l'évolution des Insectes sociaux n'a pu se faire comme les autres évolutions. Comment s'opère la sélection naturelle chez ces Insectes ? Comment en particulier ont pu se fabriquer les neutres ? Cette différenciation a posé des problèmes difficiles à DARWIN lui-même.

Le polymorphisme pose des problèmes importants de phénogénétique. En effet, tous les individus de la même société ont le même ordinateur : le même ruban d'A.D.N. qui porte leurs caractères. Mais alors, comment se fait-il que les gènes déterminent des caractères aussi différents chez des individus de la même société (Ouvriers, soldats, néoténiques et sexués des sociétés de Termites) ? Pourtant, ces dernières années, on a pris l'habitude de ne prendre en considération que le seul informateur génétique. Mais le message lancé par l'informateur codé ne peut déterminer un acte, une secrétion ou une fabrication que s'il est décodé. La réalisation des caractères tient tout autant à l'ordinateur (au programme) qu'aux matériaux qui sont dans la cellule pour les réaliser. Là, nous sommes au coeur du problème du polymorphisme : les informations lancées par le programme donnent des résultats différents selon les matériaux dont l'information dispose. C'est là qu'interviennent les facteurs externes et les facteurs internes (hormones et autres substances, ces facteurs étant peut être déterminés à partir de l'A.D.N.).

GRASSE met l'accent sur la dépendance du soma et du germen. Il rappelle la découverte des déterminants germinaux par WEISSMANN (sur les Cladocères) : si, dans une cellule, il n'y a pas un certain matériel, les chromosomes ne seront pas orientés dans le sens germinal. Le déterminant est cytoplasmique, il va s'accorder avec l'information que lui envoie l'A.D.N.. L'A.D.N. dépend donc de certains matériaux présents dans la cellule. Les déterminants cytoplasmiques jouent aussi probablement un rôle de premier ordre dans le polymorphisme des insectes sociaux. C'est un problème très complexe qui met

en évidence l'influence des facteurs externes et du système nerveux (animateur des glandes endocrines) dans la réalisation des caractères. Mais quel avantage de pouvoir montrer que le comportement, l'information à point de départ périphérique, agit sur certaines cellules qui réagissent aussi en fonction des ordres invariables de l'A.D.N. !

GRASSE développe ensuite un autre aspect du polymorphisme ; le polymorphisme est l'un des éléments de l'équilibre social. Il faut qu'il soit soumis à une régulation sociale. Les déséquilibres sociaux se traduisent le plus souvent par des ruptures ou des déviations dans les relations entre les individus, avec pour conséquence des modification des équilibres internes, des sécrétions endocrines. Il a été montré récemment que toute stimulation un peu forte retentit immédiatement sur les centres nerveux qui envoient un message immédiat aux glandes à secrétion interne. Ce mécanisme est important, il montre les liaisons entre comportement - système nerveux - réglages endocriniens ou autres.

Dans l'étude du polymorphisme, il ne faut donc pas être trop orienté. Il s'agit d'un phénomène complexe dont le déterminisme est extrêmement varié, il fait appel à des paramètres nombreux.

Discussion

LE MASNE : Que pensez-vous des théories de W.D. HAMILTON ? Ce Biologiste postule que, dans le cadre de la sélection naturelle, une vraie vie sociale a plus de chance d'apparaître dans les groupes caractérisés par l'haplo-diploïdie ? L'eusocialité (vie en commun des parents et de leur descendance) apparaît souvent chez les Hyménoptères aculéates, et 1 fois seulement (les Termites) dans les groupes d'Insectes qui ne présentent pas l'haplo-diploïdie. Dans le cadre de ces théories, la sélection naturelle donnerait aux ouvrières un plus grand intérêt à s'occuper de leurs soeurs plutôt que des mâles ou de "nièces" éventuelles". Qu'en pensez-vous ? Croyez vous que cela apporte des éléments intéressants à l'étude des Insectes sociaux ?

GRASSE : Il faudrait démontrer que la sélection naturelle agit dans ce cas là. C'est si difficile à démontrer que des gens comme DARWIN (il tenait pourtant à défendre sa théorie) considéraient que, parmi les grands obstacles qui se sont trouvés sur leur chemin, deux revenaient très souvent : les organes à structure complexe (oeil, oreille interne) et les Insectes sociaux. Par exemple, dans une ruche, nous allons faire la sélection en fonction de la quantité de miel récolté par les butineuses ! Çà paraît très bien. La reine va-t-elle

en sentir les effets ? Non ! parce que, étant donné le comportement des Abeilles, la reine est la dernière à sentir les effets de la disette. Il faut quelque chose d'extraordinaire pour que la sélection puisse jouer. Je n'y crois pas. Nous avons quelques idées sur l'évolution des Abeilles, à travers, par exemple, les recherches de Mademoiselle KELNER qui a étudié des Abeilles datant de l'oligocène, provenant de l'ambre de la Baltique. Ces Abeilles diffèrent des nôtres par leur langue nettement plus courte. C'est peu de chose, mais l'évolution a été nettement orientée en cela. Les brosses paraissent aussi moins parfaites.

Le système de la sélection naturelle est un peu trop finaliste La sélection naturelle remplace la providence. Dans le système de Bernardin de St-Pierre, la sélection naturelle de DARWIN s'appelle la providence. Si nous pensons en philosophes, nous substituons à la finalité immanente une autre finalité transcendante. Dans le système de la sélection naturelle, tout se fait dans le sens du bien, dans le sens de l'utile. Je voudrais bien qu'on me démontre l'action de la sélection naturelle dans le cas des Insectes sociaux. Par exemple, dans la formation des soldats chez les Termites, nous pouvons parler sérieusement de ce qu'on appelle utilité ! Je n'aime pas les problèmes d'utilité et de non utilité ! ils sont tellement subjectifs, sujets à caution. Nous n'avons qu'un moyen de mesurer ce caractère d'utilité et nous ne sommes jamais sûrs que nous frappons exactement sur le bon caractère : établir le taux des descendants. Si les descendants portant ce caractère sont plus nombreux que les autres, nous disons que ce caractère est favorable. Mais pour en arriver à dire cela, il y a de nombreuses difficultés.

LE MASNE : Mon opinion sur HAMILTON est que sa proposition, bien qu'intéressante, est extrêmement théorique, et manque pour le moment de confirmations expérimentales.

2° - EXPOSE DE MONSIEUR Ch. NOIROT

" DONNEES RECENTES SUR LE POLYMORPHISME DES TERMITES "

Il ne s'agit pas de faire une revue complète du problème, mais seulement d'exposer quelques acquisitions récentes et quelques réflexions sur des particularités mal connues du polymorphisme des Termites. Il ne sera pas question ici du rôle des phéromones, qui font l'objet d'un exposé distinct.

I. Rappel de quelques caractères fondamentaux des Isoptères

- Insectes hétérométaboles, les stades larvaires sont actifs, une case fonctionnelle ne correspond pas forcément à des individus ayant achevé leur développement. Les seuls vrais imagos sont le roi et la reine (et à certaines saisons les ailés). Possibilités dans bien des espèces de suivre les étapes du développement post-embryonnaire (stades morphologiquement reconnaissables), de reconnaître le moment où la détermination devient visible, d'étudier les potentialités de chaque stade (régulations, réorientations...).

- Détermination des castes de plus en plus précoce et de plus en plus rigide en allant des formes primitives aux plus évoluées. Mais inversement, le comportement devient plus complexe et plus plastique.

- Sociétés fondamentalement bisexuées, mais les mâles et les femelles ne jouent pas toujours des rôles exactement symétriques.

II. La caste des soldats

Cette caste est parfaitement définie par sa morphologie, son comportement et sa physiologie. Il n'existe pas l'équivalent chez les autres Insectes, sociaux ou non. Incapables d'activité de construction et de récolte, incapables même de se nourrir par eux-mêmes, leur unique fonction est la défense (comme l'a montré Monsieur GRASSÉ dès 1939), pour laquelle ils présentent des adaptations remarquables, d'autant plus poussées que l'espèce est plus évoluée. Inversement, ils ont subi par rapport aux ouvriers, une régression plus ou moins marquée d'organes intervenant dans la récolte, la construction, etc...

Ces adaptations et régressions sont des faits non seulement phylogéniques, mais aussi ontogéniques, car dans la plupart des cas les soldats se différencient à partir d'ouvriers ou d'équivalents fonctionnels (pseudergates) ; les cas, relativement peu nombreux, où les soldats se forment à partir de larves (inactives, à alimentation dépendante) paraissent bien être d'évolution récente.

Les étapes de la différenciation des soldats ont été étudiées en détail par J. DELIGNE dans sa thèse (1970) chez un grand nombre d'espèces, des plus primitives aux plus évoluées. On sait que, chez tous les Termites, le soldat se différencie en deux stades : apparaît d'abord le soldat-blanc, d'allure et de comportement lafvaires, mais où les traits du soldat définitif sont déjà reconnaissables, puis le soldat proprement dit. Les processus histologiques et morphologiques de cette différenciation, les changements dans la physiologie et surtout dans le comportement qui les accompagnent ont amené DELIGNE à comparer cette évolution à la métamorphose des Insectes holométaboles : les deux phénomènes, impliquant histolyse et histogenèse, s'effectuent en deux mues successives ; la première mue modifie surtout la forme extérieure, l'enveloppe tégumentaire, et permet la régressions des caractères adaptatifs respectivement de l'ouvrier et de la larve ; la seconde est précédée de la refonte des organes internes, et en particulier de la musculature, et achève la différenciation des caractères du soldat ou de l'imago. Le stade soldat-blanc est comparable à la nymphe, et assure le passage d'un type d'adaptation à un autre : dans un cas, l'organisation larvaire, essentiellement trophique, fait place à l'imago, chargé de la reproduction et de la dissémination de l'espèce ; dans l'autre, les adaptations successives sont liées à la vie sociale : d'abord récolte, construction, soin du couvain, ensuite défense.

Toutefois, si les modalités morphologiques et histologiques de la transformation ouvrier-soldat sont l'équivalent d'une holométabolie il s'agit bien évidemment d'une convergence car le déterminisme endocrinologique est tout différent : dans la mesure où on peut généraliser les conclusions tirées de l'étude d'une seule espèce, Kaltermes flavicollis (généralisation que je tiens pour légitime), la formation du soldat est corrélative d'un taux très élevé d'hormone juvénile, supérieur sans doute à celui qui est nécessaire à inhiber le développement imaginal (LUSCHER, 1969). A cet égard aussi, le soldat des Termites présente un type de développement tout à fait original.

III. Sexe et polymorphisme

Si les sociétés de Termites sont fondamentalement bisexuées, on peut pourtant déceler des tendances évolutives aboutissant à des différences qualitatives et quantitatives dans le rôle des mâles et des femelles dans la colonie.

a) Le dimorphisme sexuel des imagos

Il est considéré classiquement comme nul. Cela est vrai chez beaucoup de Termites inférieurs, mais chez les Termites supérieurs, il existe souvent une différence de taille entre ailés mâles et femelles.

Surtout, l'étude attentive de la morphologie et de l'anatomie des ailés montre, chez les femelles de Termitidae, toute une série d'adaptations qui préparent l'ailé femelle à la physogastrie caractéristique de la reine fonctionnelle comme l'ont montré les travaux de C. BORDEREAU : chez certains ailés femelles de Termitidae (Cubitermes, par exemple), la cuticule intersegmentaire et pleurale présente un plissement de l'épicuticule, qui n'existe pas chez le mâle, et qui rend compte de la première phase d'accroissement de la cuticule abdominale (la seconde phase, plus importante encore, implique une croissance de la cuticule, y compris de l'épicuticule). En outre, les membranes pleurales présentent, chez la femelle, des soies articulées beaucoup plus nombreuses que chez le mâle. Chez la reine physogastre, ces soies paraissent intervenir indirectement dans le phénomène d'exsudation. Enfin, le système trachéen présente un dimorphisme sexuel marqué d'une part au niveau des gonades, d'autre part par la présence, chez la femelle seulement, de rosettes trachéennes autour des stigmates, origine probable du "tissu adipeux royal".

b) Dimorphisme sexuel et sexe des neutres

J'ai montré naguère que, chez beaucoup de Termitidae, l'existence de petits et grands ouvriers est due à un dimorphisme sexuel, les grands ouvriers étant d'ailleurs, suivant les espèces, soit mâles soit femelles. Il est remarquable que ce dimorphisme sexuel des neutres ne soit pas forcément de même sens que celui des imagos ailés (chez les Macrotermitinae, les grands ouvriers sont mâles, et il est fréquent au contraire que les imagos femelles aient une taille supérieure à celle des mâles). En revanche, un dimorphisme sexuel apparaît exceptionnel chez les soldats. Bien au contraire, les soldats des Termites supérieurs appartiennent fréquemment à un seul sexe, soit mâle soit femelle suivant les espèces. Dans des cas extrêmes, Trinervitermes par exemple, tous les soldats sont mâles, tous les ouvriers fonctionnels sont femelles.

Dans quelques cas, les choses vont beaucoup plus loin, et tous les neutres sont du même sexe. Le fait est maintenant bien établi dans deux genres, fort éloignés systématiquement :

1) Genre Anacanthotermes (Hodotermitidae) ou tous les neutres, soldats et ouvriers sont du sexe mâle :

A. ochraceus (CLEMENT, 1953)
A. ahngerianus (ZHUZHIKOV, ZOLOTAREV et MEDNIKOVA, 1972)

2) Genre Schedorhinotermes (S. putorius et S. lamaniamus) où tous les neutres sont du sexe femelle : RENOUX 1970.

Il est vraisemblable que l'étude attentive d'autres genres apportera d'autres exemples comparables. J'ai fait quelques observations sur un Nasutitermitinae du Brésil où il se pourrait que, là aussi, tous les neutres soient mâles, mais ces observations, faites sur un matériel trop restreint, demandent vérification.

Peut-être faut-il rapprocher de ces faits quelques autres qui montrent une tendance à l'intersexualité chez certains Termites :

Chez Anacanthotermes ochraceus, il y a fréquemment de petits oocytes dans les testicules des neutres (CLEMENT, 1953).

Chez Neotermes zuluensis (Kalotermitidae), GEYER (1951) trouve des oocytes dans les testicules des mâles (imagos, soldats, pseudergates), dans 78 % des individus examinés.

Chez Kalotermes flavicollis, j'ai observé à plusieurs reprises des oocytes dans les testicules de larves âgées et de pseudergates, mais le phénomène paraît beaucoup plus rare que dans les cas précédents.

Il y a donc, chez un certain nombre de Termites, des anomalies dans le déterminisme du sexe qu'il s'agit de comprendre. J. RENOUX (à Brazzaville) a entrepris l'étude des chromosomes de Schedorhinotermes (méthode des squash) ; cette étude est techniquement très difficile mais on peut déjà affirmer qu'il ne s'agit pas d'un mécanisme d'haplo-diploïdie comparable à celui des Hyménoptères.

Conclusion

C'est chez les Termites que les diverses castes présentent les différences les plus profondes, au moins quant à leur morphologie. Pourtant, tous les faits nous indiquent que ce polymorphisme n'est pas de nature génétique, mis à part les gènes contrôlant le sexe, et qui, nous l'avons vu, peuvent influer, directement ou non, sur les potentialités individuelles. Il faut donc admettre que le même stock de gènes est responsable de la différenciation d'une imago, d'un ouvrier ou d'un soldat. Deux grands types d'explication sont possibles : dans le premier, l'ensemble du génome intervient pour la différenciation de chaque caste, mais l'expression finale de l'activité des gènes est modulée par d'autres facteurs, et notamment l'équilibre hormonal de l'individu ; dans le second, des gènes différents commanderaient la différenciation des diverses castes (il y aurait par exemple un stock de gènes "soldats") ; chaque individu possèderait l'assortiment complet, mais suivant les influences subies au cours de son développement, certains gènes seraient réprimés, d'autres activés (répressions et activations commandées en définitive par l'équilibre

hormonal). Cette dernière interprétation, défendue notamment par WIGGLESWORTH, me paraît assez séduisante ; elle rend bien compte des changements d'orientation fréquemment observés chez les Termites (transformation d'ouvrier en soldat) ; elle explique bien la rareté des intercastes ; elle permet aussi de comprendre que le dimorphisme sexuel dans la taille puisse être parfois de sens inverse chez les ouvriers et les imagos.

Quoi qu'il en soit, il n'est pas interdit de penser que le problème puisse être bientôt étudié expérimentalement (par exemple par les techniques de culture d'organe), et peut-être, grâce à leur polymorphisme, les Insectes sociaux fourniront-ils des systèmes expérimentaux permettant de mieux comprendre le mode d'expression des gènes chez les Métazoaires.

Bibliographie

BORDEREAU, C. 1967 : Cuticule intersegmentaire des imagos de Termites supérieurs (Isoptera, Termitidae) : Dimorphisme sexuel, ultrastructure, relations avec la physogastrie de la reine. C.R. Acad. Sc. Paris, 265 (D), 1997-2000.

BORDEREAU, C. 1968 : Etude au microscope électronique à balayage des membranes intersegmentaires et pleurales chez les imagos de Termites supérieurs (Isoptera - Termitidae). C.R. Acad. Sc. Paris, 267 (D), 1972-1975.

BORDEREAU, C. 1971 : Dimorphisme sexuel du système trachéen chez les imagos ailés de Bellicositermes natalensis Haviland (Isoptera, Termitidae) ; rapports dvec la physogastrie de la reine. Arch. Zool. exp. gén., 112, 33-54.

CLEMENT, G. 1953 : Sur la différenciation d'ovocytes dans les testicules des "neutres" d'Anacanthotermes ochraceus. C.R. Acad. Sc. Paris, 236, 1095-1096.

DELIGNE, J. 1970 : Recherches sur la transformation des jeunes en soldats dans la société de Termites (Insectes Isoptères). Thèse d'Etat Bruxelles.

GEYER, J.W.C. 1951 : The reproductive organs of certain Termites, with notes on the hermaphrodites of Neotermes. Entomol. Memoirs, Dept. Agric., U.S. Afric. Vol. 2, part 9, 233-325.

LUSCHER, M. 1969 : Die Bedeutung des Juvenilhormons für die Differenzierung der Soldat bei der Termite Kalotermes flavicollis. Proceeding VI° Congress IUSSI (Berne), 165-170.

RENOUX, J. 1970 : Développement des neutres chez les Termites du genre Schedorhinotermes (Rhinotermitidae) : ouvriers et soldats sont tous du sexe femelle. C.R.Acad Sc. Paris, 270 (D), 2315-2317.

ZHUZHIKOV, D.P., ZOLOTAREV, E.Kh., MEDNIKOVA, T.K. 1972 : (Postembryonic development of Anacanthotermes ahngerianus Jacobs.) (En Russe). Termites (Collected articles). Transact. of Entomol. Div. N° 2, edit. by E.Kh. Zolotarev. Moscow Lomonosov State Univ.

DISCUSSION

PLATEAUX : Connaît-on des hétérochromosomes chez les Termites ?

NOIROT : Je ne peux pas encore vous répondre. Il y en a probablement.

GRASSE : Si nous n'avons pas étudié ces chromosomes au Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, c'est parce que c'est très difficile : les plaques équatoriales, même en pleine spermatogénèse, sont très difficiles à débrouiller, alors que chez les Acridiens on compte les chromosomes comme on veut, même lorsqu'il y a une polyploïdie très avancée. Chez le Termite, les chromosomes sont très tassés. Mais avec les techniques actuelles, on peut arriver à écarter les chromosomes et à les compter.

PLATEAUX : L'existence d'intersexués suggère que l'équilibre génique qui détermine le sexe n'est pas très stable. On peut se demander si le développement en soldats ne modifie pas aussi les hormones qui aboutissent à l'expression du sexe. On peut se demander s'il n'y a pas des hormones androgènes ou gynogènes.

NOIROT : Je n'ai pas perdu tout espoir de découvrir une glande androgène.

On ne peut pas imaginer le mécanisme dont vous parlez parce que tous les neutres sont du même sexe. La détermination du sexe se fait très précocement. Ensuite, la transformation de l'ouvrier en soldat se fait sans changement de sexe, alors que l'équilibre endocrinologique est complètement différent.

PASTEELS : Chez Schaedorhinotermes, le sex-ratio aberrant dont vous avez parlé apparaît à partir de quel moment du développement ? Par exemple, y a-t-il déjà un sex-ratio aberrant chez les larves du premier stade ?

NOIROT : Il faut distinguer à quel moment on est dans le développement de la colonie. Quand on est à un moment où il n'y a pas formation de nymphes, c'est à dire la plus grande partie de l'année, il n'y a que

des femelles. Mais, pour les périodes de formation des nymphes, RENOUX a encore des précisions à apporter. La formation des nymphes étant en effet un phénomène saisonier, nous sommes limités dans le temps. Il y a deux poussées de nymphes par an (de quelques semaines chacune) et RENOUX n'a pas encore tous les renseignements pour pouvoir dire à quel stade les nymphes se forment. Disons que c'est soit au 2e, soit au 3e stade de développement. Les nymphes sont morphologiquement reconnaissables au 3e stade en général, parfois au 2e : ça dépend des colonies.

LE BRUN : Je crois qu'il ne faut pas pousser trop loin l'analogie entre le soldat blanc et la nymphe des holométaboles, car le soldat, le vrai soldat avec ses mandibules, peut encore muer.

NOIROT : L'imago des holométaboles aussi !

LE BRUN : Oui bien sûr. Mais le soldat conserve toute sa plasticité et je crois même qu'on pourrait obtenir des super soldats, en faisant des implantations appropriées de corps allates. Je crois que le soldat reste très plastique, très polyvalent. Alors que la différenciation chez l'holométabole est quelque chose de strictement orientée vers l'imago.

NOIROT : Mais on a obtenu des mues d'imagos d'holométaboles avec des réversions au moins partielles.

LE BRUN : Oui, mais l'analogie est un peu excessive. S'il y a analogie, c'est le côté spectaculaire des transformations qu'on peut comparer. Mais en ce qui concerne la finalité, c'est un peu différent. Le soldat de Termite reste très larvaire.

NOIROT : J'ai trouvé intéressante cette idée de DELIGNE. Chez un Coléoptère, la métamorphose n'est pas énorme. Elle est moins spectaculaire que chez un Termite.

GRASSE : J'ai dit depuis longtemps que le soldat présente une métamorphose véritable et très profonde.

NOIROT : Oui, sur le plan physiologique et sur celui du comportement.

GRASSE : Sur le plan du comportement, tout est changé.

PASTEELS : Je suis tout à fait d'accord avec DELIGNE pour son analogie qui est pertinente. Il y a quand même sur le plan endocrinologique une différence entre l'adulte d'holométabole et le soldat : c'est la persistance de la glande de mue chez le soldat. A-t-on une idée si cette glande de mue peut être fonctionnelle ou non, par exemple après avoir implanté des cerveaux actifs ?

NOIROT : A ma connaissance, le problème n'a pas été abordé. Ce qu'on peut dire : histologiquement, les glandes de mue des soldats ont tout à fait l'allure de glandes de mue au repos le plus complet. C'est tout ce que je peux dire. Je ne pense pas qu'on ait fait des expériences d'implantations de cerveau ou de quelque chose comme ça ? Réactiver les glandes de mue du soldat : je n'en sais rien ! Mais a priori, ça n'est pas impossible.

PLATEAUX : Vous avez sollicité la comparaison avec les Fourmis. Je pense que lorsqu'on parle de soldats de Fourmis, il ne faut pas oublier qu'au départ l'expression est anthropomorphique. Elle désigne d'abord des major qui, sur un plan fonctionnel, n'ont strictement rien de soldats. Cependant, il existe des soldats fonctionnels, en particulier chez les Atta, les Anomma et bon nombre d'"Army Ants" : leurs mandibules sont très fortement développées par rapport au reste.

NOIROT : Morphologiquement, oui ! Mais sur le plan du comportement, je ne suis pas sûr que la séparation des fonctions soit très nette chez les Anomma. Toutes mordent fort !

PLATEAUX : Oui - En tout cas, chez les Atta le comportement est nettement caractérisé. Le soldat, aux dimensions souvent très voisines des plus grandes ouvrières, est un individu qui reste à la périphérie des calies ; il ne sort pas et mord tout ce qui passe à sa portée. En revanche, quand on parle du soldat de Pheidole, il s'agit d'une ouvrière major qui n'a aucune fonction défensive. On peut en dire autant de beaucoup d'autres soldats.

GRASSE : SCHNEIRLA a-t-il vu des différences chez les Doryles ?

PLATEAUX : Il y a chez les Eciton des individus à mandibules immenses.

GRASSE : Je les ai vus, je les connais. Fait-on des distinctions pour les comportements ?

LE MASNE : Je le demande aux "Myrmécologues Africains" si chez les Anomma les très grands individus ne prennent pas sur la colonne une position qui leur est réservée.

NOIROT : Oui, mais est-ce bien strict ? Les petits individus aussi le font.

PASTEELS : Je crois que chez les Termites aussi, la différence entre le comportement des soldats et des ouvriers n'est pas toujours aussi stricte. Les ouvriers de Termite participent aussi à la défense dans bien des cas.

NOIROT : Je n'ai jamais dit le contraire. Le point important est que les soldats ne participent ni à la construction ni à l'alimentation. Que les ouvriers aient un comportement agressif, oui, vous avez raison ! C'est surtout la perte de fonctions "psychologiques" qui est remarquable chez les soldats.

GRASSE : Dans toute ma carrière, je n'ai vu qu'une fois un soldat porter une larve.

LEVIEUX : Bien qu'il n'y ait pas d'étude détaillée sur les Dorylines africaines, je ne pense pas qu'on puisse dire qu'il y a une différence fondamentale entre ouvrières; Le point essentiel est (SCHNEIRLA l'a montré) que les différences d'allométrie de la mandibule par rapport à la tête chez les grandes et les petites ouvrières ne permettent pas toujours à toutes les ouvrières de faire la même chose. Il y a peut être seulement une grande série d'ouvrières : les différences dans leurs fonctions éthologiques avec celles des petites seraient dues à l'impossibilité matérielle de faire certaines tâches.

GRASSE : Cela n'est pas le cas des soldats de Termites dont le comportement est mort, inhibé.

PASSERA : Je suis d'accord avec PLATEAUX : le soldat de Pheidole n'est qu'une grosse ouvrière puisqu'on arrive facilement à lui faire élever une couvée complète. Une colonie avec une reine et des soldats arrive parfaitement à élever le couvain et à le faire éclore. Ces soldats sont donc bien des ouvrières.

3° - EXPOSE de Mademoiselle Joanna PETAL

" LE CYCLE DE DEVELOPPEMENT DE LA POPULATION DE MYRMICA LAEVINODIS Nyl. ET LES CHANGEMENTS DANS LA COMPOSITION DE LA SOCIETE "

Le travail présenté entre dans le cadre d'une étude de la productivité de l'écosystème herbacé. Il a été mené entre 1964 et 1971 dans les prairies du Parc National de Kampinos près de Varsovie.

De 1964 à 1971 on observe une forte baisse de la taille moyenne de la société. Cela est dû à la mortalité des ouvrières au cours de l'hiver, à la mortalité des vieilles ouvrières et des larves au cours de la belle saison, ainsi qu'aux modifications de la production : les sociétés produisent davantage de sexués que d'ouvrières depuis 1966.

Les années où la production des sexués augmente sont caractérisées par des modifications de la production journalière au cours de la saison. On peut distinguer en général deux maxima de production : l'un en juin, l'autre dans la première moitié d'août. Le premier correspond à l'apparition des ouvrières, le deuxième à celle des sexués. Mais certaines années le premier maximum est repoussé dans le temps ; alors ce maximum correspond principalement à une production de sexués ; par contre la production d'ouvrières est retardée, et très diminuée.

Ce retard dans le processus de production peut dépendre de différents facteurs tels que la température, la pluviosité, la nourriture disponible dans le milieu. La structure sociale de la société semble jouer un grand rôle dans la détermination de la possibilité d'accroissement de la société et de la composition de la société en individus des différentes castes. La production totale augmente, et la part relative des sexués dans la production diminue, les années où la structure par âge de la société est plus différenciée, et où l'on trouve dans la société des ouvrières âgées nées au cours de 2 ou 3 années différentes.

DISCUSSION

LE MASNE : Je tiens à souligner l'intérêt et la solidité des résultats de Mademoiselle PETAL. C'est la première fois que nous avons une analyse aussi sérieuse de populations sur des sociétés de Fourmis. L'analyse a été faite sur toute l'année grâce à des prélèvements hebdomadaires pendant 7 années consécutives. L'étude s'est déroulée

dans la nature. Les conséquences sont : la structure de la société, une année donnée, intervient sur la production d'ouvrières, donc la structure et le développement de cette société les années suivantes. Nous le soupçonnions depuis longtemps ; nous avons là des preuves solides.

PLATEAUX : Une première chose m'a intéressé : le fait qu'il y ait certaines années 2 périodes de production maximale de couvain et d'autres années (moins bonnes sur le plan météorologique) une seule période, en retard, et qui correspond surtout à une production de sexués. C'est intéressant parce que ça corroborre ce que dit BRIAN au sujet de l'action de la température sur l'orientation du développement des larves. Les larves élevées à basse température (18°) donnent plus facilement des reines que celles élevées à une température plus élevée (25°). Donc il est très logique qu'un mauvais printemps avec réchauffement tardif, aboutisse à un élevage de reines nombreuses.

NOIROT : J'ai été très intéressé par ce que vous avez dit sur les variations dans la composition en classes d'âge des ouvrières. Il semble donc que lorsqu'on a une population d'ouvrières très âgées, ça retentit sur la production suivante. Mais pourriez-vous préciser quel est le rapport entre le fait d'avoir des ouvrières de 2 ans d'âge, par exemple, et la production des sexués ?

Mademoiselle PETAL : Quand la composition par âge des ouvrières est plus différenciée, la production totale de la société est plus grande. Mais la part des formes sexuées dans cette production n'est pas très élevée. Il me semble que la population d'ouvrières plus âgées donne un certain équilibre dans un certain ordre de production. Il me semble que la production de sexués en grande quantité n'est pas utile pour la société.

LE MASNE : Le travail de Mademoiselle PETAL se passe dans le cadre d'une équipe qui analyse tout l'écosystème de prairies non traitées par l'Homme. La production de matière vivante est étudiée de manière précise. Nous n'avons pas l'équivalent en France.

PLATEAUX : On peut faire un autre rapprochement entre le travail de Mademoiselle PETAL et des recherches de laboratoire : BRIAN a montré que le rapport $\frac{\text{NOMBRE DE LARVES}}{\text{NOMBRE D'OUVRIERES}}$ avait une grande importance sur l'élevage de reines. Quand il y a plus de 3 larves par ouvrière, il n'y a pas élevage de reine. Or nous constatons que lorsqu'il y a un

élevage abondant de sexués, ça se fait aux dépens du nombre de jeunes ouvrières produites dans l'année. L'année suivante, la population d'éleveuses est plus faible (et plus pauvre en jeunes éleveuses), et la population larvaire n'est pas nécessairement diminuée, si bien que le nombre de reines qui pourra être ensuite élevé sera plus faible. Par ailleurs, des élevages par des ouvrières âgées ou par des ouvrières jeunes ne donnent pas les mêmes résultats. Les ouvrières âgées sont dans l'ensemble de mauvaises éleveuses de reines, alors les jeunes ont tendance à élever beaucoup de reines. Donc, lorsque la colonie s'appauvrit en jeunes ouvrières, il y a de plus grandes difficultés à obtenir un élevage de reine. L'année qui suit une grande production de sexués ne peut pas être encore une année de grande production de sexués.

4° - EXPOSE DE MONSIEUR L. PLATEAUX

" LE POLYMORPHISME SOCIAL CHEZ LES FOURMIS "

Définition : Le polymorphisme social est le phénomène de l'existence au sein d'une même société unispécifique, de deux ou plusieurs formes distinctes par leurs fonctions (physiologie et comportement) et le plus souvent aussi par leur morphologie. Chacune de ces formes est une caste, éventuellement une sous-caste.

Ceci convient aux Hyménoptères, moins bien aux Isoptères, chez lesquels certaines castes sont constituées d'individus non parvenus au terme de leurs métamorphoses.

Dans cette perspective, les mâles d'Hyménoptères sociaux constituent un sexe non différencié en castes, ces dernières n'existant que chez les femelles. Même dans les cas exceptionnels où le mâle se présente sous deux formes distinctes, dont une ergatoïde, ces formes ne correspondent pas à des fonctions diversifiées, mais à une seule et même fonction fécondatrice.

I. ETUDE BIOMETRIQUE ET DIFFERENTS TYPES DE POLYMORPHISME

Je reprends la classification des polymorphismes chez les ouvrières élaborée par WILSON (1953), la première qui soit fondée sur des données biométriques. Il importe de bien choisir les grandeurs mesurées.

1) Monomorphisme : les ouvrières varient dans des limites étroites, ou leurs variations sont isométriques (droite d'allométrie à pente $\alpha = 1$), ou elles réalisent à la fois ces deux conditions. L'histogramme de distribution des mesures est unimodal et suit la courbe normale de Gauss. Exemple : Formica exsectoides.

2) Allométrie monophasique : les ouvrières varient dans des limites plus larges et de façon allométrique sur un organe au moins (coefficient d'allométrie $\alpha \neq 1$), la droite d'allométrie formant un segment unique, de pente constante. Cette allométrie peut être faible, avec histogramme unimodal (Lasius fuliginosus), ou forte, avec histogramme bimodal (Camponotus castaneus).

3) Allométrie diphasique : les variations, très étendues et allométriques sur un organe au moins, définissent deux coefficients d'allométrie différents, selon la taille des ouvrières ; la droite d'allométrie est brisée en deux segments de pentes différentes $\alpha 1$ et $\alpha 2$. La pente du segment inférieur est souvent proche de un, celle du segment supérieur montrant une forte allométrie. L'histogramme présente un mode fortement déplacé vers les petites tailles, parfois un autre

mode, à peine indiqué, vers les grandes tailles. Exemples : Atta texana, Anomma nigricans. Il s'agit là d'espèces à polymorphisme très étendu et très complexe, du fait du polyéthisme qui s'y superpose. WILSON voit dans ce type une transition de la monophasie à la triphasie. Je préfère le considérer comme une voie divergente, le passage de la mono à la triphasie se réalisant directement, par deux brisures concomitantes de la droite d'allométrie.

4) Allométrie triphasique : la droite d'allométrie est brisée en deux points, formant ainsi trois segments. Les segments extrêmes présentent des pentes souvent voisines de un, le segment intermédiaire manifestant une très forte allométrie, correspondant aux ouvrières media. L'histogramme présente deux modes (minor et major) relativement symétriques par rapport aux media, bien que souvent inégaux. Exemples : Oecophylla smaragdina, nombreux Camponotus, dont C. cruentatus.

5) Dimorphisme complet : le segment médian du cas précédent disparaît. Ne demeurent que les minor et major, suivant des segments proches de l'isométrie, mais non alignés, du fait d'un décalage qui montre que le phénomène dérive de l'allométrie triphasique. Exemples : Pheidole, Camponotus (Colobopsis).

6) La sous-caste major peut disparaître, la minor présentant à elle seule, un monomorphisme secondaire. Il peut être difficile de savoir si un monomorphisme est primaire ou secondaire. La comparaison reines-ouvrières peut y aider.

7) Evolution du polymorphisme social : je classe ces polymorphismes en deux voies progressives distinctes (et une troisième plus douteuse), ayant en commun une première étape : le passage du monomorphisme primaire à l'allométrie monophasique. A ce stade, les deux voies se dessinent :

a) Chez Camponotus, l'histogramme des tailles présente une bimodalité "symétrique" (comme deux courbes de Gauss côte à côte), chaque mode correspondant à l'une des sous-castes major et minor ; l'instauration d'une triphasie va de pair avec un creusement du fossé séparant major et minor (écartement, ou amincissement, des deux courbes de Gauss), par raréfaction des media. Ce processus se continue dans le dimorphisme, puis, par disparition des major, dans un monomorphisme secondaire.

b) Chez Messor, la distribution des tailles est unimodale, à mode fortement déplacé vers les minor, l'histogramme étant très dissymétrique (même si une esquisse de second mode tend à apparaître vers les major). Ce modèle peut devenir diphasique, une phase

minor se distinguant du reste. Mais ce reste est loin d'être simple, comprenant des individus encore très variables, dont certains se distinguent par un polyéthisme ou un polymorsphisme qualitatif sans brisure nette de la droite d'allométrie (Atta, Eciton, Anomma). Il peut se réaliser une triphasie, mais sans raréfaction des media (au reste complexes), et même une tétraphasie (Anomma). La disparition hypothétique de tout ce qui ne serait pas minor pourrait aboutir à un monomorphisme secondaire.

Evidemment, ces deux voies, Camponotus et Messor, ne définissent en acuune façon des phylogénies, mais simplement deux processus différents, jalonnés par des exemples de positions systématiques diverses. Mais ces deux voies semblent confirmées par le fait que le genre Camponotus marque plusieurs étapes de l'une et l'ensemble Messor-Atta des étapes de l'autre.

Une troisième voie, très hypothétique, pourrait mener directement d'un monomorphisme primaire à un monomorphisme à grand écart reine-ouvrière sans élaboration ni perte d'intermédiaires.

8) Passage reine-ouvrière : Il reste ici beaucoup à faire, d'autant plus que la majorité des Fourmis sont parvenues à un complet dimorphisme reine-ouvrière, les intercastes étant très rares ou absents. Cependant, l'étude d'un très grand nombre d'individus permet parfois d'observer tous les intermédiaires, intercastes inférieurs, moyens et supérieurs, chez certaines espèces (Leptothorax nylanderi). L'ensemble reines-intercastes-ouvrières présente une allométrie triphasique très marquée, où les intercastes remplacent les media dans une phase régressive quant à la largeur de la tête. Des vestiges d'une semblable triphasie semblent exister dans divers genres (Messor, Camponotus) où très peu d'intercastes sont encore connus.

Par une étude attentive, on devrait découvrir plus d'intercastes que l'on n'en connaît actuellement, particulièrement là où la reine et l'ouvrière sont de tailles peu différentes. C'est le cas de bien des espèces primitives à polymorphisme faible et d'espèces parasites, dont certaines reines ergatoïdes font penser à des intercastes féconds.

II. ASPECTS PHYSIOLOGIQUES DU POLYMORPHISME SOCIAL

1) Essaimage et fécondation :

Les reines sont fécondables, possèdent une spermathèque et manifestent un comportement de vol nuptial. Généralement, tout cela manque aux ouvrières. Cependant quelques espèces possèdent des ouvrières fécondables pourvues de spermathèque (Ponera eduardi, Techno-

myrmex). Ces grandes ouvrières sont à rapprocher des intercastes ou des reines ergatoïdes.

2) Ponte et reproduction :

Les ovaires d'ouvrières sont souvent réduits à un ovariole, ceux des reines en comprenant plusieurs, les intercastes manifestant tous les états intermédiaires. Lorsqu'il y a quelques ovarioles chez l'ouvrière, il en existe un grand nombre chez la reine. L'unique ovariole est stérile chez les ouvrières de diverses espèces (Tetramorium, Solenopsis, etc). D'autres ouvrières ne pondent bien qu'en l'absence de reine (Plagiolepis, Dolichoderus, Messor, Camponotus, etc). D'autres enfin pondent en présence de la reine, mais moins qu'en son absence (Myrmica, Leptothorax). Parfois cette ponte des ouvrières se limite à quelques individus produisant des oeufs d'alimentation à l'usage de la reine (Atta). Les reines fécondées sont toujours des reproductrices prolifiques, les non fécondées pondant parfois bien (Leptothorax), plus souvent mal ou aucunement.

La reine non fécondée et l'ouvrière ne produisent que des descendants haploïdes et mâles. Les quelques travaux qui leur prêtent une descendance femelle ne me paraissent pas convaincante.

3) Effet de groupe :

Les ouvrières de beaucoup d'espèces (Myrmica, Dolichoderus, etc) ne pondent que si leur effectif dépasse un certain seuil. D'autres espèces (Leptothorax) pondent peu dans l'isolement, beaucoup en groupe. Les reines d'espèces polygynes (Plagiolepis) pondent plus en groupe qu'en isolement. Les reines d'espèces monogynes pondent parfois davantage en groupe de deux (Camponotus), parfois moins ou pas davantage (Lasius, Leptothorax).

4) Interaction entre les castes :

L'influence de la reine sur les ouvrières est très différente de celle des ouvrières sur la reine : stimulation de la ponte de la reine par les ouvrières, inhibition de celle des ouvrières par la reine, etc. La reine non fécondée n'exerce pas d'inhibition sur les ouvrières (Myrmica, Leptothorax), ce qui la rapproche de l'ouvrière.

5) Polyéthisme : Il désigne la diversité du comportement des ouvrières entre lesquelles les tâches de la colonie sont réparties. En cas de monomorphisme, la répartition de ces tâches est souvent orientée par l'âge des ouvrières, les plus jeunes étant davantage occupées aux travaux intérieurs, les plus vieilles aux tâches extérieures (Myrmica), sans que ce soit exclusif. En cas d'allométrie ou de dimorphisme, les tâches sont plus souvent réparties suivant les sous-castes

différentes, soit préférentiellement (major de Pheidole mauvaises nourrices, meilleures pourvoyeuses), soit de façon rigoureuse (soldat portier de Colobopsis, jardinière-minor et soldat d'Atta). Les castes reine et ouvrière sont totalement différentes par leurs fonctions (polyéthisme rigoureux), celles-ci étant complémentaires et nécessaires à la vie de la société.

III. FACTEURS DU DETERMINISME DES CASTES

1) Espèces à diapause larvaire hivernale : elles appartiennent à des genres souvent très éloignés les uns des autres : Formicidae (Lasius, Plagiolepis), Myrmicidae (Aphaenogaster, Messor, Tetramorium, Solenopsis, Myrmica, Leptothorax). On connait relativement bien le cas de plusieurs Leptothorax, Myrmica, Plagiolepis, présentant beaucoup de points communs.

Le cycle annuel de Leptothorax nylanderi est tel que le nid contient habituellement, outre la reine fondatrice, des individus de trois "générations" - ou couvées - successives. La couvée de rang n commence avec les oeufs du printemps, dont il éclot bientôt des larves; les premières de ces larves constituent un couvain rapide donnant, à la fin de l'été, des ouvrières (éclosion imaginale tard en saison), tandis que les autres - plus nombreuses - deviennent hivernantes. La couvée de rang n-1 comprend au départ ces larves sortant d'hivernage, qui évoluent en adultes mâles, reines et ouvrières. La couvée de rang n-2 est constituée des ouvrières qui sortent d'hivernage, mélangées à quelques ouvrières survivantes de rang plus ancien. Tout au long de ce cycle sont recensés les facteurs pouvant intervenir dans le déterminisme des castes.

Le facteur Ψ (influence de la constitution cytoplasmique de l'oeuf) n'a pas été observé chez L. nylanderi. La croissance préhivernale des larves hivernantes (C) favorise leur évolution ultérieure en reine (début de détermination trophique) : parmi les larves ayant atteint le 3e stade, les plus grandes deviennent reines plus facilement que les autres. La diapause - ou dormance - obligatoire (D), qui se manifeste avant l'hivernage, affecte simultanément les larves et les ouvrières ; elle rend les larves aptes à réaliser une croissance de reine après environ 2 mois de diapause ; elle rend les ouvrières aptes à amener ces larves à l'état de reine, mais après un hivernage plus long (4 à 5 mois, de préférence). L'hivernage (H) prépare le réveil printanier, en favorisant le déroulement bénéfique de la diapause et coordonne les états des larves et ouvrières. La correspondance des états physiologiques (φ) des larves et ouvrières est habituellement réalisée dans la nature, mais l'expérience démontre sa nécessité.

puis intervient un déterminisme trophique, reposant sur l'activité nourricière des ouvrières (O), activité variant avec l'âge de celles-ci et modulée par les influences de la reine (R), du rapport numérique ouvrières/larves et de la nature des larves (L), de la température (θ) qui intervient aussi directement sur les larves (en réglant les vitesses de développement et de croissance).

Au regard de ces facteurs, Leptothorax nylanderi, Myrmica rubra et Plagiolepis pygmaea se ressemblent ou diffèrent entre elles. Chez P.p. (méridionale), le nombre de reines élevées augmente avec la température entre 15 et 27°C. Chez L.n. et M.r. (nordiques), le nombre de larves reines diminue quand la température d'élevage (constante) passe respectivement de 15 à 24°C et de 18 à 25°C.

La nature de l'oeuf joue un rôle certain chez Myrmica : les petits oeufs, pondus à cadence rapide, donnent plus facilement des ouvrières que des reines. Le couvain rapide de Myrmica est beaucoup plus important que celui de Leptothorax (et contient des mâles).

La croissance préhivernale des larves du stade 3 est favorable à l'évolution des larves en reines chez Myrmica, L. nylanderi, L. parvulus. Par contre, chez L. affinis, cette croissance est rare et ce sont les petites larves du 3e stade qui donnent des reines après hivernage. A l'inverse, les larves reines de Tetramorium caespitum deviennent géantes avant l'hivernage, leur orientation paraissant dès alors irréversible.

La correspondance des états physiologiques des larves et ouvrières, préparée par l'hivernage en commun, est nécessaire chez Myrmica, Leptothorax et Plagiolepis pygmaea. On n'obtient que l'élevage d'ouvrières en utilisant expérimentalement des larves, ou des ouvrières, en état non hivernal. Chez L. nylanderi, les ouvrières, placées à 24°C après hivernage, montrent une évolution de leur aptitude à élever des reines, au cours des semaines successives de leur cycle : aptitude nulle à la première semaine, augmentant de la 2e à la 4e semaine, nulle aux 5e et 6e semaines. Cependant, l'élevage demeure plus rapide par les ouvrières en 5e et 6e semaine que par des ouvrières témoins déroulant leur cycle sans changement de couvain.

L'influence de la reine est générale mais non uniforme. Le plus souvent la présence de la reine (ou des reines chez les polygynes) amenuise ou annule l'élevage de reines (Myrmica, Leptothorax, Plagiolepis pygmaea) ; mais parfois il semble que la présence de la reine soit nécessaire à tout bon élevage (Tetramorium). Les reines non fécondées sont sans effet chez Myrmica et Plagiolepis, avec effet particulier chez Leptothorax (stimulation de l'élevage de reines si la reine non

fécondée est bien intégrée au groupe d'éleveuses). Cette influence varie au cours du cycle, étant beaucoup plus marquée dans les premiers jours suivant l'hivernage : les 10 à 15 premiers jours chez L. nylanderi (à 24°C), les 9 premiers jours chez P. pygmaea. La reine parasite de P. grassei inhibe l'élevage de reine de pygmaea et non de grassei.

Le nombre de larves par ouvrière éleveuse : Chez Plagiolepis pygmaea, le meilleur élevage de reines est obtenu pour une larve par 20 ouvrière , avec des résultats moindres s'il y a plus de larves. Chez Myrmica, il n'y a plus élevage de reines au delà de 3 larves par ouvrière. Chez Leptothorax nylanderi, on peut obtenir des reines avec 6 larves par ouvrière (et même davantage), mais l'optimum donnant le plus de reines varie d'une colonie à l'autre (de une à 4 larves par ouvrière).

La nature des ouvrières éleveuses : les vieilles ouvrières sont surtout pourvoyeuses, les jeunes nourrices (Myrmica). Les vieilles élèvent moins de reines que les jeunes (Leptothorax). Il y a de bonnes et de mauvaises éleveuses de reines (Leptothorax) : les bonnes éleveuses accordent plus de soins aux grosses larves qu'aux petites, à l'inverse des mauvaises éleveuses (gabarit préférentiel).

2) Espèces sans diapause larvaire : Il s'agit d'espèces qui hivernent sans couvain (Formica, Dolichoderus, Pheidole) et de nombreuses Fourmis tropicales ou subtropicales (Monomorium, Oecophylla, etc).

Les ouvrières de Formica nigricans ont une grande aptitude à élever des reines à deux périodes de l'année : mars-avril et août. Le reste de l'année, elles ne sont aptes qu'à élever des ouvrières. Un facteur cytoplasmique de l'oeuf (variant avec la saison) prédispose partiellement celui-ci à devenir reine ou ouvrière. La reine inhibe fortement l'élevage de reines : pour obtenir cet élevage, il faut 30 ouvrières en absence de reine, 600 ouvrières en présence de reine.

F. polyctena est soumise à certains de ces facteurs suivant des valeurs différentes : faible inhibition de la reine et fort dimorphisme saisonnier des oeufs avec déterminant cytoplasmique formé en vitellogenèse et jouant le rôle majeur ; oeufs hiémaux, gros et riches en ADN, donnant des reines quand les conditions d'élevage sont moyennes; oeufs estivaux, petits et pauvres en ADN, donnant des ouvrières dans ces mêmes conditions. Une nourriture appauvrie (peu d'ouvrières nourrices ou beaucoup de reines inhibitrices) fait évoluer en ouvrières les larves reines présomptives. Une nourriture enrichie (élevage par des nigricans en phase d'élevage de reine) fait évoluer en reines les larves issues d'oeufs estivaux.

Les deux facteurs, nourriture et inhibition de la reine, se retrouvent chez Dolichoderus quadripunctatus et Monomorium pharaonis. Chez cette dernière, le régime alimentaire des larves diverge en deux voies, celles-ci étant âgées de 9 à 10 jours. On retrouve le rôle de la nourriture chez Pheidole, avec une hypothétique influence limitative des "soldats" (major) sur l'élevage de soldats. Les reines et ouvrières d'Oecophylla sont issues des mêmes petits oeufs et déterminées par la nourriture, avec inhibition de la reine sur l'élevage de reines. Le couvain de sexués des Dorylides est attractif comme la reine et provoque la division de la colonie, dont une partie demeure avec la reine, l'autre avec ce couvain (dont il ne survivra qu'une seule reine).

IV. CONCLUSION

Les idées de WHEELER sur le déterminisme génétique des castes de Fourmis doivent être abandonnées, mais ce déterminisme demeure complexe : on observe les mêmes types de polymorphisme et de déterminisme des castes chez des espèces très éloignées, tandis que des espèces plus voisines présentent des modèles très différents.

Il reste beaucoup à faire pour éclairer l'ensemble de ce problème : reconnaissance de séries évolutives sur des groupes restreints (Cf. Camponotus), étude du passage reine-ouvrière surtout chez les Fourmis primitives (évolution de la divergence entre les premières castes), nature des sexués de remplacement (ouvrières pondeuses principales ?), actions de phéromones, déterminisme des castes chez beaucoup d'espèces, etc.

DISCUSSION

NOIROT : De l'exposé de PLATEAUX, j'ai retenu, entre autres, 2 possibilités de discussion : (1) Je constate la différence de point de vue, de langage, d'attitude d'esprit, entre Termitologues et Myrmécologues. On se demande parfois si on parle des mêmes problèmes.

(2) Je note que chez les Fourmis, les phénomènes trophiques jouent un rôle important dans le déterminisme des castes. Mais je suis resté sur ma faim. S'agit-il de phénomènes qualitatifs (connaît-on les sécrétions spécifiques que tel ou tel type d'ouvrière donnerait à tel ou tel type de larve) ? Y a-t-il simplement des phénomènes quantitatifs ? L'influence des reines se ferait-elle par modification du comportement trophique des ouvrières ? etc... Voilà le genre de questions auxquels pense celui qui n'a jamais travaillé sur les Fourmis.

Chez les Termites, on peut suivre de très près les étapes du développement postembryonnaire des individus ; chez les Fourmis, c'est plus difficile. En revanche, chez les Fourmis, on peut suivre facilement le comportement trophique des individus, mais c'est plus difficile chez les Termites, surtout le comportement des ouvrières-nourrices.

LE MASNE : Je pense que NOIROT a raison. Mais, on pourrait peut-être pour le moment laisser le premier point de côté. Ne pourrait-on d'abord demander à PLATEAUX de répondre sur ce qu'il entend par une bonne ou mauvaise nourrice ?

PLATEAUX : Sur certains points, j'ai pu distinguer les ouvrières qui étaient bonnes ou mauvaises nourrices ; les vieilles ouvrières sont en effet plutôt mauvaises nourrices et les jeunes plutôt bonnes. Mais beaucoup de choses ne sont pas claires. Par exemple, j'ai eu des colonies d'ouvrières de Leptothorax qui n'ont jamais été capables d'élever une seule reine, malgré toutes les expériences. D'autres en élèvent avec une grande facilité, même en présence de la reine, avec toutefois un pourcentage plus faible qu'en l'absence de la reine. S'agit-il là d'un facteur génétique ou autre ? Pour l'instant, je n'en sais rien. Une autre question se pose : l'importance de la qualité de la nourriture. Les expériences de BRIAN montrent que chez les Myrmica la quantité d'aliments protéiques absorbés est plus grande pour produire une larve de reine qu'une larve d'ouvrière. Il y a donc au moins un certain rapport entre l'aliment protéique et l'alimentation sucrée. Il y a vraisemblablement aussi des productions de glandes salivaires, mais la question n'est pas très avancée. Madame DARCHEN qui travaille sur Messor doit pouvoir en dire quelque chose.

Madame DARCHEN : Du point de vue quantitatif, c'est difficile. Je pense utiliser des éléments marqués pour étudier ce problème : GOSSWALD a étudié cela, mais peut-être pas toujours de façon satisfaisante. Il pense que les glandes pharyngiennes des ouvrières influenceraient le déterminisme des castes dans le "sens reine". Mais il n'y a pas d'expériences vraiment concluantes.

Madame BONAVITA : Divers travaux utilisant des radioisotopes ont permis de montrer que chez Formica les larves de sexués sont davantage nourries avec des sécrétions de glandes que les larves d'ouvrières (GOSSWALD et KLOFT - 1960). D'autre part, le polyéthisme chez les ouvrières s'accompagne de modifications anatomiques. Certaines glandes sont

beaucoup plus développées chez l'ouvrière nourrice que chez la récolteuse âgée. D'autres modifications existent au niveau des ovaires.

PASSERA : A propos de la nourriture protéique, vous avez cité fort justement BRIAN. Il pense que les larves de sexués reçoivent plus de protides que les larves d'ouvrières. Chez Plagiolepis, j'ai établi les protéinogrammes des larves de sexués et des larves de non sexués. J'ai obtenu un résultat curieux : il y a moins de bandes (de fractions protéiques) chez les larves de sexués que chez les larves d'ouvrières. Mais il n'y a peut-être pas de rapport direct entre le nombre de fractions de l'hémolymphe et la quantité de protéines reçues par la larve.

DELYE : Est-ce que l'influence de la reine en tant que productrice d'oeufs a été examinée ? Vous avez parlé de sociétés qui produisaient facilement des sexués, d'autres qui n'en produisaient pas. A-t-on étudié cela du point de vue de l'oeuf ? Y aurait-il un déterminant génétique ?

PLATEAUX : Ceci a été étudié par BRIAN chez Myrmica. En ce qui me concerne, je n'ai pas étudié l'influence de l'oeuf. Chez Leptothorax, les seuls oeufs qui ont des chances de se développer directement en ouvrières sans donner de larves hivernantes sont les premiers pondus. Je ne pense pas qu'on puisse dire qu'ils se développent mieux parce qu'ils sont un peu plus gros que les suivants. Mais ils sont pondus dans un contexte différent. Il est difficile de dire pourquoi ils évoluent directement et, eux seuls, en ouvrières. Pour le reste, je n'ai étudié que des larves sortant d'hivernage. Donc la causalité qui pouvait remonter à l'oeuf m'échappe complètement. L'hivernage est une nécessité : la diapause se déclare spontanément au sein d'une colonie maintenue au chaud (c'est prouvé chez de nombreuses Fourmis). HÖLLDOBLER l'a montré chez Camponotus, PASSERA chez les Plagiolepis. Donc l'hivernage est une nécessité, mais ça m'éloigne de l'origine.

Madame DARCHEN : A propos du problème de l'alimentation des larves, on a parlé de protides et de glucides, mais pas de lipides. Or il est bien connu que les glandes pharyngiennes des ouvrières contiennent une substance huileuse riche en stérols, qui sont des substances de haut métabolisme pour les Insectes. On peut alors penser que les glandes auraient un rôle trophique, mais à l'échelle oligodynamique plutôt qu'à l'échelle quantitative.

PASSERA : Je voudrais revenir au problème de l'oeuf. Vous avez cité tout à l'heure des travaux sur Pheidole pallidula et vous dites que le déterminisme trophique semble être bien établi. Vous faisiez allusion à quels travaux ?

PLATEAUX : A GOETSCH et GREGG. Mais GREGG a surtout insisté sur une éventuelle inhibition du soldat sur l'élevage de soldats. Je ne crois pas beaucoup à cette inhibition. Je penserais plutôt que les soldats sont de très mauvaises nourrices.

PASSERA : J'ai refait des travaux sur une autre espèce (Pheidole pallidula) - GREGG avait travaillé sur un Pheidole américain (Pheidole morrisi). Je retrouve les mêmes résultats que GREGG. En revanche, en ce qui concerne les travaux de GOETSCH sur Pheidole pallidula, je trouve des résultats tout à fait opposés : je n'ai pas l'impression que le déterminisme soit trophique. J'ai plutôt l'impression qu'il y a un composant cytoplasmique dans l'oeuf qui joue un rôle très important. Ce sont les oeufs pondus en tout premier dans la saison (de l'ordre de quelques jours) qui semblent se développer en larves de sexués. Il faut surveiller la colonie jour après jour après l'hibernation et attraper la reine lorsqu'elle monte à la surface et ça n'est pas facile chez les Pheidole.

PLATEAUX : Est-ce qu'il a été possible de faire élever ces oeufs par des ouvrières qui n'étaient pas au même stade saisonnier ?

PASSERA : Oui ! J'ai fait élever des oeufs pondus par une reine sortant d'hivernation, par des ouvrières sorties d'hivernation depuis 3 mois ou même 10 mois. J'ai obtenu des sexués. Je me pose donc un problème : il y a certainement quelque chose qui se passe au niveau de l'ovaire de la reine.

PLATEAUX : Je ne pense pas que ça puisse être génétique. Je penserais plutôt que ça peut être cytoplasmique. Génétique, ça suppose que les premiers oeufs aient une certaine constitution génétique, et on ne voit pas très bien comment ça pourrait se faire. Le hasard de la fécondation ne permet pas cette hypothèse. En revanche, cytoplasmique oui, je suis d'accord.

PASSERA : Oui, il doit certainement se passer quelque chose pendant l'hiver. Il faudra certainement faire d'autres expériences en faisant varier les conditions d'hivernation, pour voir si les premiers oeufs pondus donnent toujours des larves de sexués.

LE MASNE : Est-ce que la discussion est terminée sur le problème des oeufs et de la détermination germinale ? Pouvons nous aborder l'autre problème, celui d'un langage différent, de concepts différents entre Myrmécologues et Termitologues ? Je pense qu'en réalité, ce sont les

problèmes qui sont différents. Je pense que pour les Myrmécologues, nous avons des problèmes univoques, centrés, dont l'analyse expérimentale a commencé. En revanche, il semble que chez les Termites, les problèmes soient beaucoup plus multiformes. Par exemple, chez certaines espèces, les soldats et les ouvriers sont tous du même sexe, tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre ; chez d'autres espèces, il y a des neutres des 2 sexes. L'analyse expérimentale des facteurs est-elle allée loin chez les Termitologues ?

NOIROT : La discussion qui vient de se terminer sur le rôle trophique de la nourriture m'a déçu. Il me semble en effet que, chez les Fourmis, selon les espèces, la part respective d'aliment brut ou simplement régurgité, donné aux larves, et la part des sécrétions glandulaires des ouvrières varient beaucoup. Chez les Termites, c'est moins variable, il y a beaucoup moins de variations dans le type de nourriture que reçoivent les différents individus de la société. Chez les Termites supérieurs, à part les soldats (et encore pas toujours), toutes les castes, tous les stades qui en dépendent, sont nourris uniquement de sécrétions. On parle d'habitude de sécrétions salivaires, parce que les glandes salivaires sont les seules glandes vraiment très développées qui morphologiquement peuvent jouer un rôle trophique quantitatif essentiel. Ca ne veut pas dire que d'autres glandes ne jouent pas un rôle qualitatif plus discret. Je pense donc que le problème trophique se pose de façon plus simple chez les Termites que chez les Fourmis, ce qui pourrait vouloir dire que le rôle différentiel de la nourriture est moins important chez les Termites que chez les Fourmis. Mais c'est seulement une impression.

Voici ce que je voulais dire par langage différent : je pensais surtout au diagramme projeté par PLATEAUX sur les relations d'allométrie entre les ouvrières de Fourmis. Ces études sont intéressantes et nécessaires. Mais j'ai l'impression qu'on s'en tient là. A mon avis, c'est une analyse nécessaire, mais formelle. Ce qui m'intéresserait, par rapport à ce qui se fait chez les Termites, mais je sais que c'est très différent chez les Fourmis, c'est comment se réalise la dispersion plus ou moins grande des imagos au cours du développement. Qu'entend-on d'un point de vue ontogénique, quand on dit que dans telle ou telle espèce de Fourmis, les media ont disparu ? On a alors 2 groupes d'ouvrières : les major et les minor, mais que se passe-t-il au cours du développement ? Est-ce une catégorie de larves qui a disparu, ou plutôt est-ce que la divergence s'est accrue ? Je souhaiterais donc que ces diagrammes, tout à fait nécessaires, soient revus en termes d'ontogénèse.

PLATEAUX : Le problème est le suivant : les diagrammes permettent d'observer statistiquement un état de chose et de mettre en séries cet état de chose, suivant un certain nombre de groupes. Mais ceci ne peut nous donner aucune indication sur la manière dont se réalisent les castes. Je dois reconnaître que nous n'en sommes pas encore à pouvoir faire des schémas récapitulatifs. Nous y parvenons à peu près pour classer les résultats, mais pour le classement des modalités, nous ne savons rien. On en est simplement à envisager différents types : cas où les larves hivernent, - d'autres où elles n'hivernent pas, etc...

RICHARD : On pose un peu trop à mon sens le problème du polymorphisme en problème de courbes exprimant des mesures corporelles ou de physiologie alimentaire individuelle. N'y a-t-il pas d'autres problèmes ? N'y a-t-il pas de relations entre la forme des ouvrières qui nourrissent et la forme des larves qui reçoivent la nourriture ? ou entre les formes exprimées ontogénétiquement par les différents individus et la nourriture échangée au cours de la trophallacie ? N'y a-t-il de nombreuses modalités à décrire des comportements trophallactiques et des polymorphismes qui y sont attachés. APrès tout, PLATEAUX disait que certaines ouvrières soignaient de façon brutale et d'autres de façon moins brutale. Je repense à tout ce que SCHNEIRLA écrivait sur les Eciton à propos des interactions demandes larvaires ⟶ nourrissages au cours des cycles, à propos des successions réciproques de phase stationnaire à phase nomadique. Je crois qu'il faudrait étudier très soigneusement tous ces problèmes.

PLATEAUX : Je crois qu'on touche là aux différences de langage entre Termitologues et Myrmécologuqes. Un Termitologue pense plus facilement à l'individu qui est influencé au sein de la colonie et éventuellement aux neurosécrétions de cet individu. Le Myrmécolggue pense plus volontiers à ce que fait l'ouvrière nourrice. Il y a des exceptions : WEIR par exemple a étudié les neurosécrétions des larves de Myrmica et a constaté que la dormance correspondait à un certain état. Mais ça ne va pas très loin. Très souvent les larves de Fourmis sont très pauvres en comportement et en perception. On a tendance, probablement à tort, à les considérer comme des sacs dans lesquels les ouvrières mettent ce qu'il faut, selon leur comportement, et il est certain que c'est le comportement des ouvrières qui est le plus riche. Chez les Termites, c'est tout à fait différent.

LE MASNE : Il y a quand même des éléments de comportement étudiés par les Myrmécologues. Dans des travaux récents, BRIAN décrit des ouvrières qui font des blessures à certaines larves. Par ailleurs, SCHNEIRLA n'a pas analysé avec précision les facteurs éthologiques dans les mécanismes qu'il a décrits.

MONTAGNER : Je suis tout à fait de l'avis de RICHARD. Je crois qu'il y a toute une étude de comportement à faire sur les relations entre les imagos et les larves pour approcher encore plus précisément le déterminisme des castes. Chez les Guêpes par exemple, nous avons vu il y a quelques années que les larves d'ouvrières et les larves de fondatrices filles ne reçoivent pas le même approvisionnement des ouvrières nourrices : les larves de fondatrices filles reçoivent davantage de nourriture sucrée et protéique que les larves d'ouvrières. La nourriture qui est donnée aux larves de fondatrices-filles comporte aussi des sécrétions des glandes mandibulaires beaucoup plus abondantes que celle qui est fournie aux larves d'ouvrières. Or le comportement des larves de fondatrices n'est pas tout à fait le même que celui des larves d'ouvrières. En effet, si toutes les larves effectuent des rotations dans leur alvéole, les ouvrières sont beaucoup plus attirées par les larves de fondatrices dont les mouvements de rotation sont plus amples que ceux des larves d'ouvrière.

Par ailleurs, on ne peut comprendre le comportement alimentaire d'une ouvrière si on n'a pas suivi toutes ses relations depuis la naissance imaginale aussi bien avec d'autres ouvrières qu'avec des larves. En effet, c'est en sollicitant pour la 1ère fois les larves qu'une ouvrière apprend à faire régurgiter une larve, puis à faire régurgiter une ouvrière. Si par le jeu des rencontres au hasard, elle obtient plusieurs régurgitations tôt après l'éclosion, elle approvisionne tôt les larves. Obtenant de plus en plus de régurgitations des autres ouvrières, son niveau de dominance augmente en même temps. Elle a tendance à se consacrer à l'approvisionnement des larves. Dans le cas contraire, elle cherche à obtenir des régurgitations des ouvrières qu'elle rencontre. Ayant obtenu peu de contacts trophallactiques et subi des agressions des ouvrières sollicitées, elle aura tendance à sortir, à se consacrer à l'approvisonnement global du nid et à ne pas s'occuper des larves. Plusieurs sortes d'ouvrières peuvent donc être distinguées dans les différentes tâches sociales, en particulier dans l'approvisionnement des larves. Seule, l'étude de l'ontogénèse permet de mettre en évidence une telle différence dans le comportement des ouvrières. Comme le disait RICHARD, je crois effectivement qu'il y aurait intérêt à mener une étude ontogénétique serrée des relations

imagos-larves pour comprendre encore mieux les problèmes de polymorphisme et de déterminisme des castes.

PLATEAUX : En ce qui concerne le comportement des ouvrières, il y a effectivement beaucoup à voir. Je reconnais qu'il y a chez les larves des observations très importantes à faire ; On reconnaît par exemple une larve prête à accueillir la nourriture d'une larve bloquée.

LE MASNE : Il est certain que le comportement des larves entre en jeu de façon précise et qu'il n'est pas assez étudié.

PLATEAUX : J'ai d'ailleurs constaté un effet de l'état des larves sur l'activité des ouvrières. Si on donne à des ouvrières en diapause un contingent de larves qui sortent d'hivernage, elles démarrent quand même l'élevage. Elles subissent donc une influence certaine des larves.

PASTEELS : Je voudrais revenir sur ce que NOIROT disait sur les Myrmécologues qui se concentrent essentiellement sur l'adulte et les Termitologues sur les larves. Je voudrais poser une question : Ne peut-on avoir le développement larvaire d'une société de Fourmis ? Ne peut-on savoir combien de stades larvaires existent ? Chez combien d'espèces de Fourmis, connaît-on le nombre des stades larvaires avant d'arriver à l'ouvrière ?

PLATEAUX : On peut généralement identifier les 3 premiers stades, mais au-delà du 3ème, on ne peut dire le plus souvent s'il y a une mue. J'ai vu une fois une mue du stade 2 au stade 3. J'ai vu 3 mues arrêtées aux stades 1 ou 2. Il y a peut-être un 4ème stade.

LE MASNE : Nous ne savons pas voir les mues des larves de Fourmis.

NOIROT : Je sais qu'il est difficile de voir la mue, mais ça doit être possible de faire une analyse soignée de la morphologie d'une larve. On doit trouver des caractères qui permettent de distinguer les différents stades successifs. Il faut regarder de très près.

PLATEAUX : Je n'exclue pas qu'il n'y ait plus de mue à partir du 3e stade, puisqu'on n'en a jamais vu.

NOIROT : Avez-vous des structures sclérifiées chez les larves du 3ème stade ?

PLATEAUX : Il y a la capsule céphalique qui est en général sclérifiée, mais modérément, ainsi que les pièces buccales. Il y a aussi les soies. Chez Leptothorax, les soies des grosses larves sont de la même taille que celles des larves en début du 3ème stade. Je n'ai pas vu de différences entre elles.

PASSERA : Il est évident qu'il ne faut pas s'attacher à chercher les mues larvaires chez les Fourmis. Chez Plagiolepis, je n'en ai jamais vu. Vous êtes très en avance sur moi. Mais il y a tout de même des variations morphologiques au niveau de la capsule céphalique, de la répartition et de la forme des sensilles. C'est encore plus net chez Pheidole : le nombre de dents des mandibules semble varier en fonction du stade larvaire. Chez Tetramorium, Caespitum, BRUDER et GUPTA (1972) viennent de déterminer les nombre des stades larvaires en examinant les mandibules, les maxilles et les poils du corps.

Madame MASSON : J'ai fait une étude ontogénétique du développement de la chaine nerveuse chez les Fourmis. Je me suis donc attachée à suivre les stades en même temps que l'évolution du système nerveux. On peut effectivement reconnaître assez nettement au moins 3 stades, en se fondant sur la sclérification des pièces buccales et des soies. On retrouve des sortes de patterns qui correspondent à ce qu'on trouve sur le plan du système nerveux.

PLATEAUX : Avez-vous vu quelque différence au-delà du 3ème stade ?

Madame MASSON : Au-delà du 3ème stade, il y a très peu de variations du système nerveux. Sur le plan extérieur, j'ai vu un renforcement de la sclérification, mais il n'y a pas de grandes modifications externes.

LE MASNE : Il est possible qu'il n'y ait que 3 stades chez les Fourmis et non 5 comme on peut le lire dans les les livres.

NOIROT : Je voudrais poser 3 questions aux Myrmécologues

1. Y a-t-il le même nombre de stades larvaires chez les larves de reine et les larves d'ouvrière ?

2. Sait-on à quel moment de la vie larvaire se fait la divergence de développement entre les 2 sortes de larves ?

3. Quand on a des ouvrières bien distinctes, peut-on les reconnaître au stade larvaire et à partir de quand ?

Il me semble que la réponse à ces questions pourrait permettre de mieux comprendre le problème du polymorphisme. En d'autres termes, à quel moment du développement se fait l'orientation visible de l'individu ?

Madame BONAVITA : Monsieur PLATEAUX a réalisé une expérience dans laquelle il donne à des Fourmis de grande taille des larves de Fourmis normalement petites. Il avait constaté qu'il obtenait des sexués. Cela répond peut-être à la question de l'importance des relations entre larves et adultes : selon la taille de la larve, l'ouvrière pourrait répondre en nourrissant d'une manière ou d'une autre.

PLATEAUX : L'expérience à laquelle vous faites allusion est en un certain sens une aberration, mais qui a marché. Il s'agissait de larves de Leptothorax, hypocéphales, qui ont été données en nourrices à des ouvrières de Myrmica dont les larves sont orthocéphales. Ca a marché quand même. Ce qui tend à prouver finalement que les Myrmica ne sont pas trop difficiles sur les stimulations larvaires. Mais j'ai perdu beaucoup de larves : l'adoption a été fragile. Il y a certainement eu une stimulation des larves vis à vis des ouvrières, puisque les larves ont reçu très souvent une nourriture très abondante. Un fait existe : les ouvrières bonnes éleveuses de larves s'intéressent beaucoup plus aux grosses larves qu'aux petites. Si on introduit une reine dans le groupe au départ, le gabarit préférentiel des larves les mieux nourries est modifié. Je pense essayer des leurres pour préciser tout cela.

LE MASNE : Ce point de la discussion est intéressant : un groupe fait des suggestions à un autre groupe. L'étude des larves doit être faite chez les Fourmis : c'est moins facile pour les Fourmis que chez les Termites, mais nous allons essayer d'aborder ce problème.

PASTEELS : Existe-t-il une étude sur les gonades des larves de Fourmis?

NOIROT : Celle de WEYER

Madame DARCHEN : J'ai étudié récemment des larves de Crematogaster. Je n'ai pu voir que 3 stades larvaires, en mesurant la longueur des mandibules. J'ai regardé aussi la répartition des poils.
Les larves d'ouvrières du stade I sont glabres
" " " II ont des poils avec des crochets
" " " III ont seulement des poils.
Il y a de très nombreuses variations, mais les larves qui donnent des reines sont toujours des larves à poils (elles n'ont jamais de crochets) et correspondent à un stade III.

LE MASNE : Je crois que chez les Ponera, il y a plus de 3 stades larvaires, peut-être 5.

NOIROT : Je voudrais revenir à l'un des points qui sépare le Termitologue du Myrmécologue. Chez les Termites, les études sur les approvisionnements sont beaucoup moins avancées que chez les Fourmis. Mais mon impression est que c'est beaucoup moins varié que chez les Fourmis. Ce qu'on sait tend plutôt à faire penser que la nourriture a un rôle global dans la différenciation des castes plutôt qu'un rôle spécifique (il faut simplement que les animaux soient assez bien nourris).

Ce qui reste mystérieux : pourquoi une larve du 1er stade chez les Termites supérieurs s'engage-t-elle irréversiblement, dès la 1ère mue, dans la voie neutre ou la voie sexuée ? Il ne s'écoule pas beaucoup de temps entre l'éclosion de l'oeuf et le moment où la larve est déterminée. Est-ce avant le 1er stade, ou bien est-ce que ça se passe au cours du 1er stade ? On ne le sait pas.

PASTEELS : Il y a une faille dans les études sur les Termites. Les Termitologues n'ont pas assez étudié les stades dits adultes. Par exemple, considérer chez les Termites supérieurs la caste des ouvrières comme une caste homogène sans variations physiologiques ou éthologiques en fonction de l'âge, serait une grave erreur . Ce problème n'a pas été assez analysé chez les Termites.

Vendredi 13 Octobre

et

Samedi 14 Octobre

" LES COMMUNICATIONS CHIMIQUES CHEZ

LES ARTHROPODES SOCIAUX "

1° - EXPOSE INTRODUCTIF DE J. LECOMTE

LECOMTE insiste sur les points suivants :

- C'est un sujet traité depuis longtemps, puisque, dès le XIXème siècle, des systèmes de communications chimiques ont été mis en avant pour expliquer les reconnaissances d'Insectes sociaux appartenant ou non à la même colonie. Mais, c'est dans les 20 dernières années que cette question a fait de gros progrès, surtout dans le domaine des moyens d'analyse chimique. LECOMTE rappelle l'isolement du Bombykol par Butenandt : il a fallu 250 000 femelles pour obtenir 2 mg de Bombykol. Puis, grâce à la Chromatographie en phase gazeuse, on a pu descendre au-dessous du mg. pour travailler utilement. Enfin, à l'heure actuelle, le Spectromètre de masse permet de travailler sur des microgrammes de substance.

- Cependant, il n'y a pas de très gros progrès au niveau des concepts. Nous sommes à un moment où les définitions des phéromones deviennent encombrantes (on parle par ailleurs d'allomones, par exemple). On a fait une assimilation abusive entre phéromones et releasers Lorenziens.

On pourrait maintenant essayer de savoir comment agissent les phéromones, comment elles sont perçues. Enfin, on ne sait pas grand chose sur l'ontogénèse de la réponse, sur la préparation à la réponse.

2° - EXPOSE DE B. KRAFFT

" LA TOLERANCE RECIPROQUE CHEZ LES ARAIGNEES SOCIALES "

Introduction :

De nombreuses espèces d'Araignées se comportent comme si elles ne distinguaient pas leurs congénères de leurs proies habituelles. Les études récentes sur les Araignées Sociales (Agelena consociata, Agelena republicana, Stegodyphus sarasinorum) ont montré qu'il existait une tolérance réciproque chez ces espèces. Il n'est peut être pas inutile d'élargir le problème de la tolérance aux Araignées dites solitaires, qui montrent souvent des relations inter et intraspécifiques qui peuvent correspondre à une prédisposition à la vie sociale.

Le comportement prédateur des Araignées à toiles n'est pas très sélectif. Il peut être déclenché par tout objet qui vibre. La perception d'un stimulus spécifique inhibant la morsure est donc nécessaire pour la vie en groupe.

Ce mécanisme d'inhibition correspondant à une tolérance individuelle apparaît vraisemblablement dans les rapports intra et interspécifiques. CLOUDSLEY THOMPSON (1955) a noté une vague tolérance entre les espèces d'Amaurobius ferox, similis et Amaurobius fenestralis élevées dans une même cage. KULLMANN (1972) a pu observer que Stegodyphus lineatus accepte facilement les jeunes de Stegodyphus sarasinorum. Les associations interspécifiques naturelles se rencontrent dans le cas du commensalisme ou du parasitisme des toiles de Nephile, d'Argiopes et de Cyrthophora par les Araignées du genre Conopistha (Theridionide). Selon LEGENDRE (1960) ces Araignées ne bénéficient d'aucune tolérance mais sauraient adapter leur comportement pour éviter d'être capturées.

Les associations intraspécifiques artificielles peuvent être réalisées sans dommage avec Stegodyphus lineatus. Les associations intraspécifiques naturelles sont nombreuses, par exemple les rassemblements d'hivernage des Clubionides, des Attides et des Dysderides. On ne peut expliquer leur formation qu'en admettant l'existence d'un mécanisme réduisant au moins partiellement le nombre de morsures entre les individus.

Toutes les Araignées vivent groupées dans le cocon au début de leur vie et dans certains cas, les Lycoses transportent les jeunes sur le dos. Peut-être ne s'agit-il ici que d'une inhibition du comportement prédateur comme c'est le cas chez Dolomedes qui transporte son cocon dans ses chélicères.

Un comportement maternel plus élaboré se rencontre chez Coeletes terrestris qui offre des proies à ses jeunes. Theridion sisyphium, Theridion saxatile, Stegodyphus lineatus, Stegodyphus pacifus, différentes espèces d'Eresus et d'Amaurobius nourrissent leurs jeunes par trophallaxie. Souvent les 2 modes de nutrition sont utilisés simultanément. Il ne fait aucun doute qu'il existe dans ce cas un mécanisme assurant la tolérance réciproque entre les jeunes et entre jeunes et mère.

Il est remarquable que des espèces sociales ont été décrites dans toutes les familles auxquelles appartiennent ces Araignées qui nourrissent leurs jeunes :

- Theridiidae : Anelosimus socialis = Theridion eximium
- Amaurobiidae : Amaurobius socialis
- Agelenidae : Agelena consociata
  Agelena republicana
- Eresidae : Stegodyphus sarasinorum
  Stegodyphus mimosarum

Mécanisme de la tolérance réciproque : Pour certains, Theridion sp. épargne ses jeunes parce que ceux-ci adoptent un comportement particulier à son approche (immobilisation). Leur comportement serait donc voisin de celui de Conopistha.

Selon TRETZEL (1961-1963) Coeletes terrestris reconnaîtrait ses jeunes par l'intermédiaire des vibrations qu'ils émettent, sans l'intervention d'un stimulus chimique dans le mécanisme de la tolérance. D'autre part la mère avertit les jeunes par des vibrations lorsqu'elle a capturé une proie. Il y aurait donc uniquement un système de communication par vibrations. C'est une hypothèse raisonnable, cependant le rôle des vibrations dans la reconnaissance interindividuelle chez Agelena consociata et Stegodyphus sarasinorum n'empêche pas l'intervention d'une phéromone.

L'attaque est foudroyante chez Agelena consociata, l'Araignée frappe la proie de ses pattes puis la mord. En faisant vibrer artificiellement une Araignée sur sa toile on peut inciter ses congénères à l'attaquer et tester la protection dont elle bénéficie.

Les Agelena consociata vivantes, vibrées sur la toile d'un nid ne sont pas mordues par leurs congénères. Il en est de même pour les Araignées tuées au CO_2. Il s'agit donc d'un stimulus, différent d'une réaction comportementale. Néanmoins dans les conditions naturelles, les Araignées distinguent les vibrations émises par leurs congénères, de celles qui sont produites par les proies et lorsqu'un individu se précipite par erreur sur une autre Araignée, cette dernière s'immobilise

instantanément. Le mécanisme de la tolérance réciproque peut donc être scindé entre 3 étapes qui sont :

- Reconnaissance des vibrations émises par un congénère qui se déplace normalement.
- Immobilisation du congénère en cas de contact à la suite d'une erreur d'orientation.
- Intervention d'un stimulus tactile ou chimique perçu par les pattes et les pédipalpes.

Les Araignées lavées dans un mélange d'alcool et d'éther sont irremédiablement mordues lorsqu'on les fait vibrer sur la toile. D'autre part, la structure du tégument d'Agelena consociata est très voisine de celle d'Agelena labyrinthica. Or ces dernières sont systématiquement mordues si on les fait vibrer. Ces expériences sont en faveur de l'intervention d'un stimulus chimique dans le mécanisme de la tolérance réciproque chez Agelena consociata.

Il est cependant impossible d'éliminer l'intervention conjointe d'un stimulus tactile. Les Agelena consociata blessées que l'on fait vibrer sur la toile sont mordues dans plus de 50 % des cas mais surtout au niveau de la lésion. Cette réduction de tolérance peut être due soit à la modification structurale de la surface tégumentaire au niveau de la lésion, soit à l'absence de la phéromone dans l'hémolymphe.

KULLMANN (1972) et ZIMMERMANN (1972) ont fait des expériences analogues sur les Eresides. Il est interessant de noter que la tolérance s'étend également à d'autres Araignées de la famille des Eresides que l'on fait vibrer sur les toiles de Stegodyphus sarasinorum et en particulier à Stegodyphus lineatus. Des boulettes de moëlle de sureau badigeonnées à l'aide d'un broyat d'abdomen de Stegodyphus sarasinorum et Stegodyphus lineatus sont protégées des morsures de Stegodyphus sarasinorum dans environ 20 % des cas. La tolérance réciproque des ces Araignées est donc liée à la présence d'un stimulus chimique mais il est possible qu'un stimulus tactile intervienne également. Le même stimulus chimique serait dans ce cas présent chez un grand nombre d'Eresides ou tout au moins chez les Araignées du genre Stegodyphus. Des expériences identiques ont été faites sur Eresus sp. dont les jeunes restent groupés jusqu'à la 6ème mue et mangent la mère après la 3ème mue.

Si on teste ces Araignées entre elles à différents stades, on constate qu'après la 6ème mue 20 %, seulement des Araignées mordent leur congénère, après la 7ème mue 33 % et après la 8ème mue 80 %. De la moëlle de sureau imprégnée d'un broyat d'abdomen de ces 3 stades est régulièrement mordue dans 80 % des cas. Chez cette espèce, la tolérance réciproque serait davantage liée à un stimulus tactile.

L'intervention d'un stimulus chimique dans le mécanisme de la tolérance réciproque implique l'existence d'un récepteur correspondant. Les Chémorécepteurs des Araignées sont fort mal connus. FOELIX (1970) a décrit chez Araneus diadematus, des poils concentrés à la face inférieure des pattes et qui correspondent selon cet auteur aux chémorecepteurs du genre Calliphora. Ils possèdent une double lumière, une pointe émoussée et une innervation multiple. Les prolongements dendritiques parcourent le poil sur toute sa longueur. La surface de ces poils est striée.

Des observations effectuées au microscope électronique à balayage m'ont permis de trouver des poils identiques mais nettement plus complexe chez Agelena consociata. Ils sont concentrés à la face inférieure des pattes et à leurs extrémités. Ils présentent une double lumière et les 2/3 supérieur du poil portent un grand nombre de ramifications piriformes très courtes. Deux arguments plaident en faveur du rôle chémorécepteur de ces poils :

- Chez les Araignées sociales, la morsure est toujours précédée d'un contact bref avec l'extrémité de la première paire de pattes ou éventuellement des pédipalpes. C'est la face inférieure des pattes qui entre en contact avec la proie ou le congénère. Il est absolument certain que c'est par l'intermédiaire de ce contact que l'Araignée perçoit le stimulus de la tolérance réciproque. Le récepteur mis en jeu doit donc se trouver à ce niveau. Or ces poils sont précisément localisés à ces endroits.

- Ce sont les seuls poils qui présentent une structure asymétrique. Leurs ramifications piriformes sont toutes dirigées vers l'extérieur et peuvent donc entrer directement en contact avec le substrat exploré. Leur morphologie et leur répartition sont donc en accord avec leurs éventuelles fonctions chémoréceptives.

DISCUSSION

RICHARD : Que pensez-vous des stimuli visuels ? Vous avez en effet parlé seulement des stimuli vibratoires. Je pense que dans les comportements parentaux et les comportements interindividuels des Araignées, sociales ou non, la vision joue un rôle, même lorsqu'il s'agit d'Araignées à toile.

KRAFFT : Les Araignées à toile utilisent peu la vision dans leur comportement prédateur et leur comportement maternel, dans la mesure où la plupart de ces comportements se déroulent la nuit.

Si la vision est peu développée chez l'ensemble des Araignées à toile, ça n'est pas le cas des Araignées coureuses : les stimulations visuelles jouent un rôle important dans le comportement de ces dernières;

RICHARD : C'est quand même un petit anthropomorphisme de dire qu'on élimine le sens visuel parce que les Araignées se déplacent la nuit. Après tout, ça n'est pas parce que nous ne sommes pas tous nyctalopes que les Araignées n'ont pas les moyens d'apprécier un certain nombre de radiations dans l'infra rouge ou dans d'autres bandes qui peuvent passer la nuit. On sait parfaitement que beaucoup d'animaux peuvent voir dans une très faible quantité de lux.

KRAFFT : Je peux répondre par une observation que j'ai faite sur Agelena consociata. Il arrive très exceptionnellement qu'en chassant, une Araignée se trompe et se précipite sur un congénère qui a couru sur la toile d'une manière inhabituelle. Or, elle ne s'arrête que lorsqu'elle entre en contact avec ce congénère. On peut donc supposer que si la stimulation visuelle était suffisante pour inhiber le comportement prédateur, ce contact direct ne serait pas nécessaire . C'est le cas d'Agelena, mais je ne dis pas que, chez d'autres espèces, le stimulus visuel n'intervient pas pour une part plus importante.

DARCHEN : Contrairement à ce qu'on pense pour les Araignées en général la vision d'Agelena consociata est assez bonne. Chez cette espèce, j'ai vu par exemple des gardiennes du nid se déplacer très rapidement à la vue d'un Insecte qui volait à proximité et parallèlement à la toile.

KRAFFT : Oui, la vision intervient très certainement. J'ai fait une expérience sur le retour à la niche, quand l'Araignée a capturé une proie. Chaque fois que j'inversais l'allumage de projecteurs diamétralement opposés, l'Araignée faisait un tour de 180° et partait dans l'autre sens. Donc la vision intervient, mais je ne crois pas qu'elle joue un rôle très important. Dans votre observation, ne pensez-vous pas que des vibrations transmises par l'air auraient pu jouer un rôle ?

Madame MASSON : Vous avez parlé de phéromones et de perception olfactive. S'agit-il de sensibilité de type gustatif ou de type olfactif ? Vous avez en effet montré qu'il y avait un contact très net entre les soies et le support, ce qui laisserait à supposer qu'il y a un contact tactile très important ou bien que la chimiosensibilité soit

de type gustatif et non olfactif. Qu'en pensez-vous ?
Une autre question : dans les travaux que vous mentionnez, ne s'agirait-il pas de soies gustatives et non olfactives ?

KRAFFT : En fait, il faudrait dans ce cas parler de chemoréception de contact chez les Araignées. En effet, le contact est absolument obligatoire. J'ai fait un film dans lequel on voit bien que les Araignées se précipitent sur la proie ou le leurre qu'on fait vibrer, puis s'arrêtent au moment précis où elles le touchent. On ne peut donc parler véritablement d'olfaction c'est à dire de perception de substances transmises par l'air. On parle alors effectivement de chémoréception de contact. Il existe des organes olfactifs chez les Araignées, l'organe décrit par LEGENDRE et l'organe de BLUMENTHAL, mais leur fonction olfactive devrait être confirmée par des expériences basées sur le comportement habituel de ces animaux.

3° - EXPOSE DE D. LEBRUN

" LES PHEROMONES DANS LA BIOLOGIE DES TERMITES "

Il ne semble pas exister chez les larves de Calotermes flavicollis Fabr. de lignées conduisant à telle ou telle caste. Les larves sont totipotentes. Ce sont les facteurs externes et notamment les facteurs sociaux qui déterminent le devenir des larves.

Ces facteurs s'expriment par le jeu des phéromones dont le rôle apparaît multiple.

1 - Dans la production des castes

L'hormone juvénile, issue des corps allates, a un rôle déterminant dans le polymorphisme. La nature d'une mue dépend du taux d'hormone juvénile présent dans le sang.

Cette hormone s'oppose à la différenciation imaginale, maintient la condition larvaire et assure, quand son taux est élevé, la transformation en soldats (1) (2).

Ce rôle de l'hormone juvénile est illustré par les intercastes, obtenus par implantation de corps allates dans des nymphes proches de la mue imaginale (3). Ces intercastes allient, de façon étrange, les caractères propres à l'imago et au soldat.

On ignore la nature des facteurs qui, en augmentant le taux sanguin d'hormone juvénile, assurent la transformation en soldat.

On sait, cependant, que la présence du couple royal favorise l'apparition de soldats (4). On peut donc postuler l'existence d'une phéromone royale qui stimulerait l'activité des corps allates. Une élévation du taux d'hormone juvénile par ingestion directe d'hormone juvénile existent dans les Termitières : contenu rectal d'ouvriers et de soldats, exsudat anal de reines, champignons (5). Dans ce cas, l'hormone juvénile joue le rôle d'une phéromone.

Chez Calotermes flavicollis, une phéromone inhibitrice de la sexualisation des larves semble émaner du couple reproducteur. Son mode d'action est inconnu. On sait cependant que les mues de néoténie sont des mues prématurées, affectant les individus orphelins ayant mué depuis peu. On peut donc penser que du couple reproducteur émane une phéromone royale ayant une action freinatrice sur l'activité des glandes de mue (peut être par voie neurocérébrale).

Cette phéromone qui inhiberait la formation de sexués néoténiques, pourrait d'être d'origine céphal ique (5).

. Sa nature chimique pourrait l'apparenter, voire l'identifier, à la substance royale (Phéromone I) des glandes mandibulaires d'abeille (7). Nous-même avons montré que les glandes mandibulaires de sexués fonctionnels de Calotermes flavicollis, implantées dans des nymphes, inhibaient la différenciation imaginale (8).

2 - Dans l'équilibre numérique

La formation des castes est suivie de l'élimination des individus surnuméraires. Chez Calotermes flavicollis, les sexués néoténiques nouvellement formés se livrent à des agressions mutuelles, suivies de cannibalisme. Cette lutte se poursuit tant que subsiste, dans la colonie, plus d'un reproducteur de chaque sexe (9). Les sexués néoténiques paraissent donc émettre des substances odorantes ("phéromones de surface") qui permettent une reconnaissance mutuelle (peut être par chimioréception de contact) et s'accompagnant d'agressivité.

On a pensé que les soldats surnuméraires étaient victimes du cannibalisme des larves. Il semblerait également que les soldats émettent une phéromone spécifique, inhibitrice de leur propre caste (10 (11).

Autres phéromones

Des phéromones sont utilisées pour marquer les pistes de recherche de nourriture. Il s'agit de substances odorantes issues notamment de la glande sternale (12) (13). Divers composés chimiques, trouvés parfois dans la phéromone naturelle, sont des indicateur de pistes. Citons l'acide n-hexanoïque et le farnésol (14), un hydrate de Carbone biterpénoïde (15), des attractifs alimentaires (16).

Les termites émettent des phéromones qui déclenchent l'alarme et la défense contre les ennemis. L'une d'elles a été identifiée à l' α-pinène (17). L'attraction sexuelle est due à des phéromones émises par des formations épidermiques dorsales, les glandes tergales (18). Des phéromones paraissent intervenir dans les phases préliminaires de l'activité constructrice (19). Enfin la cohésion d'une société est assurée par des substances odorantes provoquant l'attraction entre ses divers membres. L'une d'elles a été identifiée au cis-hexène-3-ol-1- (20).

De nombreux travaux concernant la structure et l'histophysiologie des glandes productrices de phéromones ont été entrepris (21). Nous-même, à l'aide du microscope électronique à balayage avons étudié l'organisation ultrastructurale de surface propre à ces glandes. Cette étude révèle des ornementations cuticulaires variées, ainsi que les dispositifs sensoriels et les lieux probables d'émission des phéromones

produites (pores, cratères, plages criblées).

En résumé, les phéromones constituent un élément essentiel parmi les mécanismes qui président au développement des sociétés de Termites.

BIBLIOGRAPHIE

(1) LUSCHER, M. et SPRINGHETTI, A. 1960, J. Ins. Physiol., 5, 190-212.
(2) LEBRUN, D. Bull. Biol., 1967, 51, 139-217.
(3) LEBRUN, D. Ins. Soc., 1970, 27, 159-175.
(4) SPRINGHETTI, A. Monit. Zool. Ital., 1970, 4, 99-105.
(5) SANNASI, A.... Ins. Soc., 1972, 19, 81-85.

(7) SANNASI, A. Nature, 1972, 237, 457.
(8) LEBRUN, D. Comptes Rendus, 1972, 274, 2077-2079.
(9) RUPPLI, E. Ins. Soc., 1969, 16, 235-248.
(10) SPRINGHETTI, A. Boll. di Zool., 1968, 35, 371.
(11) NOIROT, Ch. In Bull. int. S.F.U.I.E.I.E.I.S., 1971, n° 1
(12) LUSCHER, M. et MULLER, B. Naturwiss., 1960, 47, 503.
(13) STUART, A.M. Nature, 1961, 189, 419.
(14) KARLSON, P. ... J. Ins. Physiol., 1968, 14, 1763-1771.
(15) MOORE, B.P. Nature, 1966, 211, 746-747.
(16) RITTER, F.J. ... Ent. Exper., 1969, 12, 611-622.
(17) MOORE, B.P. J. Ins. Physiol., 1964, 10, 371.
(18) WALL, M. Proc. VI Congr. I.U.S.S.I., Bern. 1969, 295-297.
(19) STUART, A. Science, 1967, 156, 1123-1125.
(20) VERRON, H. Comptes rendues, 1962, 254, 4089-4091.
(21) voir QUENNEDEY, A.Z. Zellforsch., 1971, 121, 27-47.

DISCUSSION

LE MASNE : Vous avez dit qu'on avait montré l'intervention de substances chimiques dans la construction, et que des phéromones auraient un rôle dans la réalisation du plan. On a pensé qu'il y avait de tels phénomènes, mais on ne l'a pas montré.

LEBRUN : La question du plan de construction suivant des traces a été montrée (par STUART je crois). C'est le cas de la délimitation des premières ébauches de construction de la termitière.

NOIROT : STUART n'a jamais parlé de plan. Il a montré que lorsque les Termites Zootermopsis construisent, ils déposent avec leur glande ternale une marque qui favorise ensuite la venue d'un autre termite pour construire au même endroit. Il n'est pas question de plan là dedans. La phéromone de piste joue un rôle dans la stimulation de l'activité constructrice.

sternale une marque qui favorise ensuite la venue d'un autre termite pour construire au même endroit. Il n'est pas question de plan là dedans La phéromone de piste joue un rôle dans la stimulation de l'activité constructrice.

Vous avez dit que la phéromone royale freine la mue chez Calotermes. Je crois que c'est aller au-dejà des faits. (1) Il n'y a pas seulement une phéromone royale, mais plusieurs. (2) S'il y avait réellement une phéromone royale qui bloque la mue, on devrait, en supprimant le couple royal, et en isolant les Termites, provoquer des mues accélérées. Ça n'est pas ce qu'on observe. GRASSE et moi-même avons élevé des Termites isolés : les mues sont beaucoup ralenties et très rares. C'est à dire qu'il faut suivre LUSCHER : il pense, sans l'avoir démontré, que certaines phéromones émises par le roi et la reine freinent le développement sexuel. Mais d'autres phéromones distinctes stimulent la mue. (3) Vous avez dit que les soldats de Calotermes pourraient émettre une phéromone qui déclencherait l'agressivité des pseudergates et provoquerait la destruction des soldats supplémentaires. Avez-vous constaté cette agressivité ? Avez-vous la preuve qu'il y a une action phéromonale qui déclenche le massacre des soldats ?

LEBRUN : Non, absolument pas ! Je me rapporte aux travaux de SPRINGHETTI et de RUPPLI.

NOIROT : Les travaux de RUPPLI se rapportent au massacre des néoténiques Il y a là une agressivité des néoténiques. Mais en ce qui concerne les soldats, je ne l'ai jamais constaté chez Calotermes. Ce qui a été montré dans quelques cas : les soldats ont une action inhibitrice sur la formation de nouveaux soldats. C'est donc un mécanisme différent : il a été démontré par RENOU chez Schaedorhinotermes.

LEBRUN : L'agressivité des pseudergates ne serait pas déclenchée sur les soldats en surnombre ?

NOIROT : On a signalé parfois le massacre de soldats, mais il semble que ça se produise dans certaines conditions vraiment pathologiques (dans des colonies qui ont beaucoup souffert par exemple).

QUENNEDEY : En ce qui concerne les produits isolés des glandes sternales, tous les isolements ont été faits en prenant des animaux entiers ou le bois dans lequel ils vivaient. Il y a une forte présomption pour que le produit vienne de la glande sternale, mais ça n'est pas sûr.

LEBRUN : RITTER dit que, dans la glande sternale de Reticulitermes, on trouve du 2-decatrienol, substance considérée comme un phagostimulant dans le pin infesté par Lenzites trabea.

4° - EXPOSE DE MADAME CAMMAERTS-TRICOT

" COMMUNICATIONS CHIMIQUES CHEZ MYRMICA RUBRA"

Afin de préciser la notion mal définie d'alarme chez les Fourmis, nous recherchons la signification exacte des phéromones sécrétées par Myrmica rubra : sécrétions de la glande à poison, de la glande de Dufour et des glandes mandibulaires (ces dernières consistent en 3-octanone, 3-octanol, 3-nonanone et en 6 méthyl-3-octanone).

Les Fourmis utilisées sont maintenues au laboratoire dans des boîtes de Pétri posées sur une plaque servant d'aire de récolte. Nous observons le comportement des ouvrières vis-à-vis d'objets posés sur l'aire de récolte. Ces objets sont des morceaux de papier Whatman n° 1 supportant un individu entier de la colonie testée ou d'une autre espèce (L. flavus), une tête, un gaster ou un système glandulaire d'une fourmi de la colonie.

L'activité des substances des glandes mandibulaires est étudiée en analysant le comportement des ouvrières vis-à-vis de morceaux de papier fitre imbibés de 0,01 cc d'une solution de ces substances dans de la paraffine liquide.

Nous avons étudié :

(1) le pouvoir d'agrégation de ces divers objets, leur pouvoir attractif et les réactions locomotrices qu'ils provoquent.
(2) l'émission de phéromones par les premières ouvrières atteignant ces objets et recrutant ainsi des congénères.
(3) l'influence de ces objets sur le comportement de piqûre des M.rubra.

(1) Les objets présentés agrègent tous (exception faite d'une source de 6 méthyl-3-octanone) les ouvrières mais selon des processus différents. Un individu étranger à la colonie ou une source de 3-octanol arrêtent les ouvrières, une source de 3-octanone ou une glande de Dufour les attirent, une source de 3-nonanone ou une glande à poison augmente la sinuosité de leur trajet.

(2) Des recherches en cours révèlent une émission de phéromones par les premières ouvrières réagissant aux objets. Les fourmis déposent la sécrétion attractive de leur glande de Dufour sur l'aire avoisinant une source des phéromones mandibulaires, une glande de Dufour ou un étranger à la colonie. D'autre part, elles déposent leur phéromone de piste, contenue dans leur glande à poison, en s'éloignant d'une glande à poison ou d'une source de perturbation (un individu étranger à la colonie, par exemple).

(3) La sécrétion de la glande à poison incite les ouvrières à piquer un ennemi, tandis que la 3-octanone et la 3-nonanone inhibent ce comportement agressif.

Tout ceci nous amène à proposer un schéma expliquant le système de communication chimique permettant aux M. rubra de défendre collectivement leur société.

Les ouvrières déposent la sécrétion de leur glande de Dufour près d'une source de pertubation. En se dirigeant vers leur nid, elles déposent leur phéromone de piste contenue dans leur glande à poison. Les objets étrangers et mouvants sont piqués par les ouvrières : le contenu de la glande à poison incite les Fourmis à piquer au même endroit, les Myrmica se protègeant des attaques de leurs congénères par la sécrétion de leurs glandes mandibulaires.

DISCUSSION

GRASSE : J'ai pris un très grand intérêt à écouter cette communication précise. Les observations sont bien faites et les expériences me paraissent très bien montées. Mais je n'ai pas compris la différence que vous faites entre aggrégation et attraction. L'aggrégation est un phénomène qui résulte soit d'une attraction soit d'une répulsion. Dans ce dernier cas, l'aggrégation est généralement peu dense, mal organisée. Dans le cas de l'attraction, l'aggrégation peut être très forte. Ce sont de vieilles notions établies notamment par RABAUD et PICARD.

Madame CAMMAERTS : Une aggrégation peut résulter essentiellement d'un changement dans la locomotion. Si les individus se déplacent de moins en moins vite, à un endroit donné, et si vous comptez les individus présents à cet endroit là, vous aurez de plus en plus d'individus. Par exemple, la Fourmi ne sent pas le sucre de loin. Mais si vous mettez du sucre sur l'aire de récolte d'une colonie, les Fourmis qui arrivent sur cette aire sont arrêtées par le sucre.

LE MASNE: pour répondre à M. GRASSE, je pense que Madame CAMMAERTS et PASTEELS emploient le terme "aggrégation" dans un sens qu'ils ont défini, dont ils donnent les critères, et non pas (malheureusement, peut-être) dans le sens où ALLEE ou RABAUD l'ont défini. C'est une convergence de termes. Mais il faudrait peut-être mieux demander à PASTEELS de l'expliquer.

PASTEELS : Je précise simplement que Madame CAMMAERTS a utilisé les termes d'aggrégation, de taxie, etc... comme FRAENKEL et GUNN l'ont défini dans leur ouvrage "Orientation chez les animaux".

GRASSE : Ces termes là ont un sens précis. Il faut indiquer par exemple que l'attraction n'est pas le seul facteur provoquant l'aggrégation. Vous avez des rassemblements, des augmentations de densité. Et puis, aggrégation laisse entendre qu'il y a des rapprochements entre les individus dans bien des cas. Il faut préciser : s'agit-il d'une foule, d'un phénomène social ? C'est capital. Il faut l'analyser.

LECOMTE : Je n'ai pas parfaitement saisi la technique qui vous sert à visualiser les traces de pattes.

Madame CAMMAERTS : Je présente l'objet testé sur une petite plaque en verre enduite de noir de fumée. La Fourmi se déplace là dessus et, avec ses pattes et son abdomen, enlève un peu de noir de fumée. Je regarde cette plaque au binoculaire en éclairant par en-dessous. Cette plaque est ensuite utilisée comme négatif.

MONTAGNER : Si j'ai bien compris, lorsque vous mettez en évidence le comportement agressif, vous vous fondez essentiellement sur le nombre de piqûres.

Madame CAMMAERTS : Oui. Les Fourmis mordent aussi. Mais chaque fois que la Fourmi mordait, je ne savais pas s'il s'agissait d'un acte agressif ou si c'était pour transporter ou dégager. J'ai donc préféré compter les piqûres.

MONTAGNER : Oui, mais peut être faudrait-il faire une analyse plus fine des manifestations du comportement agressif. C'est ce que nous avons fait chez les Guêpes qui m'inspire cette question. Chez les Guêpes en effet, le comportement agressif se traduit essentiellement par des mordillements et des agrippements, et non des piqûres. La piqûre semble être davantage un comportement d'auto-protection.

Madame CAMMAERTS : Oui. Il est probable que la piqûre ne survient que lorsqu'il y a mouvement. J'ai l'intention d'étudier davantage le comportement agressif.

5° - EXPOSE DE Cl. MASSON ET A. FRIGGI

" LA PERCEPTION OLFACTIVE CHEZ LES FOURMIS :
ASPECTS MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES "

Présentation de quelques-uns des résultats morphologiques et électrophysiologiques obtenus sur les récepteurs olfactifs antennaires de l'ouvrière de la Fourmi Camponotus vagus.

ANATOMIE

Etude au moyen de plusieurs techniques (microscopie optique de coupes normales et contraste de phase sur coupes semi-fines ; microscopie électronique à balayage et à transmission) de la répartition et de la nature des récepteurs olfactifs situés sur l'antenne notamment des structures basiconiques, coeloconiques, ampoulliformes.
Description de l'organisation ultrastructurale d'un nouveau type de sensille olfactif dont l'originalité permet d'envisager un rôle particulier dans le processus de perception de l'information active.
Ref. biblio. : MASSON et FRIGGI 1971a, 1971b ; MASSON, GABOURIAUT et FRIGGI 1972.

ELECTROPHYSIOLOGIE

Présentation d'un nouvel appareil de stimulation mis au point au laboratoire et permettant de programmer rigoureusement les concentrations des substances stimulantes afin d'en étudier les divers effets sur les cellules sensorielles olfactives.
Ont notamment été présentés quelques résultats concernant :

- le problème des sensibilités différentielles et des seuils de réponses des cellules olfactives
- les réponses en fonction du niveau de l'activité initiale des cellules
- les réponses en fonction des concentrations
- le caractère de la reproductibilité de la réponse olfactive

Ref. biblio. : MASSON et FRIGGI 1971b ; MASSON et FRIGGI 1972a, 1972b ; FRIGGI et MASSON 1972.

Ces quelques résultats font partie d'un ensemble de recherches qui vise, dans un premier temps à approfondir l'analyse neurophysiologique du codage qualitatif et quantitatif de l'information olfactive chez les Fourmis.

DISCUSSION

CHAUVIN : Vous avez fait un beau travail. Mais j'éprouve une certaine gène. Ces appareils donnent de très belles courbes. Mais que va-t-on en faire ? Qu'est-ce que ça nous donne sur le comportement ? Comment la Fourmi reçoit-elle les messages sensoriels ? Il faut étudier, bien entendu, la forme des messages sensoriels. C'est une étape essentielle, mais qui n'est rien sans l'étape suivante. Que fait l'animal de ces messages ? Par exemple, si vous obteniez des réactions électrophysiologiques à certaines substances et si ensuite, sur un test de comportement global, vous n'obteniez rien du tout, ça serait embêtant. Ce que vous faites est une étape essentielle de la recherche, mais il faudrait à un certain moment passer à l'étape suivante.

D'autre part, vous savez certainement que d'immenses recherches de comportement ont été faites sur les rapports entre la structure chimique de substances et les réactions comportementales de l'animal à ces substances. C'est une voie ennuyeuse, parce que parfois il y a des corrélations, parfois il n'y en a pas. Un jour ou l'autre, on devrait cependant trouver une corrélation entre les activités électriques et les substances chimiques d'une part et le comportement d'autre part. Mais attendez-vous à des surprises.

Mme MASSON : Je ne peux encore répondre sur les problèmes de comportement. Au départ de mes recherches, j'avais pris le problème à l'envers: j'avais essayé de voir les projections sensorielles que recevait l'animal au niveau du Deutocerebron ; Mais je me suis heurté à un plus grand mur encore et ça ne m'a pas menée très loin. En plus, on connaît très mal ces structures centrales. Je pense donc que la première étape est d'étudier l'entrée de la stimulation et le premier codage.

Par ailleurs, comme on parlait de phéromones tout à l'heure, il faudra effectivement étudier l'action des complexes odorants. Ce sont ceux là qui entrainent des comportements. Mais l'état des recherches actuelles en physiologie ne permet absolument pas de dire quelque chose sur l'action des mélanges. Ces dernières années on a fait de nombreuses recherches sur les complexes. On en est revenu, on se remet à étudier les stimulations et les réponses dues non pas aux complexes mais aux mélanges de corps purs très bien connus. On est obligé de passer par là si on veut étudier l'entrée des informations.

PASTEELS : Parmi les substances que vous avez utilisées, l'une est naturelle chez Camponotus : c'est l'acide formique. MASCHWITZ a montré

que c'était une substance d'alarme pour les Formica. Avez-vous vu une différence dans les réactions de vos sensilles à l'acide formique par rapport aux autres substances ?

Madame MASSON : Pas spécialement. Il n'y a rien de particulier.

GRASSE : La question de PASTEELS est pleine d'intérêt. En effet, ce que vous avez montré est évidemment très important, mais ça n'a de valeur que d'un point de vue physiologique. On ne peut pas aller au-delà. Nous ne savons pas à cette étape de l'analyse s'il s'agit de stimulus significatif ou pas. Nous ne savons pas davantage s'il s'agit d'une stimulation apportant une information autre que douloureuse, noniceptive. Cette analyse est donc très limitée. Le physiologiste est toujours arrêté s'il n'a pas recours à l'étude du comportement. A l'appui de mes dires, l'étude de la décharge des organes électriques des Poissons. Tant que les Physiologistes sont restés au niveau de la physiologie pure, ils n'ont rien compris. Il a fallu les études de physiologie et de comportement de LISSMANN pour que le problème s'éclaire. Pour les Insectes, c'est la même chose.

Mais je tiens à vous féliciter pour la qualité de vos travaux.

GERVET : Je voudrais surtout insister sur ce que peut apporter ce genre de recherche à celui qui étudie le comportement. Un des points capitaux est de trouver quels sont les stimulus significatifs, c'est à dire comment les divers agents physiques ou chimiques du milieu sont utilisés par l'animal dans son comportement normal. Au point de vue du codage et du décodage des informations il y a plusieurs niveaux dans la transformation d'un agent physique en un signal biologique utilisable. Ces divers niveaux ont parfois été confondus, ou groupés en une formule vague : tel agent agit, ou n'agit pas, sur tel organisme. Une remarque de ce type est aujourd'hui insuffisante pour de nombreux problèmes.

Le niveau approché par Madame MASSON, celui des structures sensorielles permet l'étude du premier système de codage, celui qui transforme une modification chimique du milieu en un signal biologique pouvant transiter par les voies ascendantes. Il s'agit d'un préalable à l'étude de ce qui se passe à un niveau plus élevé pour assurer un tri entre ces signaux biologiques ascendants.

Evidemment il serait intéressant de savoir si, pour une même famille de Corps chimiques, il y a des différences, dès le niveau de l'organe des sens, entre substances biologiquement utilisées dans la

fourmilière et d'autres qui ne le sont pas. Cela permettrait d'explorer un peu mieux la notion de signification.

Mais il y a une autre question que je me pose (et que je vous pose par conséquent) : quand on dit qu'un stimulus est significatif à un instant précis, c'est à dire quand on parle d'état réactionnel spécifique, qu'est-ce que cela veut dire ? Quel système de filtrages des signaux se met alors en place ? Y a-t-il seulement une différence dans le décodage de l'information au niveau du centre ou est-ce que, suivant l'état de l'animal, il y a des modulations à un niveau plus périphérique.

Madame MASSON : C'est l'un des objets de la recherche que nous entreprenons maintenant.

GRASSE : Quand j'ai lancé en 1945 la notion de stimulus significatif, j'étais un peu audacieux. Je me suis rendu compte ensuite que je ne m'étais pas trompé. Qu'est-ce qu'un stimulus significatif ? C'est un message que l'animal est capable de décoder. Il ne peut pas tout décoder. Le stimulus significatif est celui qui trouve à son arrivée dans le système nerveux central un système capable de le déchiffrer, de le comprendre. Le dispositif qui permet le décodage est structural, il est dans le patrimoine héréditaire de l'espèce. Il faut bien comprendre que dans le flot continu de stimuli reçus par l'animal, la plupart ne l'intéresse pas, seuls ceux qui peuvent être décodés l'intéressent.

PLATEAUX : Combien de temps faut-il pour s'entrainer à placer une microélectrode dans la cellule choisie ?

Madame MASSON : Nous plaçons la microélectrode non pas dans la cellule mais au niveau des axones, juste derrière les corps cellulaires (les premiers corps cellulaires). C'est pourquoi nous parlons alors de premier codage. Combien de temps ? Ca va vite. Je ne sais pas exactement.

MONTAGNER : J'apprécie beaucoup les méthodes que vous utilisez et les objectifs que vous vous êtes fixés. Je suis d'accord avec ce qui a été dit auparavant. Mais il y a peut-être déjà un domaine dans lequel vous pourriez-nous être utile à tous : c'est l'étude ontogénétique de la réponse électrique de l'antenne. Est-ce que vous avez commencé ce type d'étude ? On aurait ainsi une idée de la mise en place des dispositifs de filtrage des stimuli depuis l'éclosion.

Madame MASSON : Ce problème est difficile. Mais j'étudie par ailleurs l'ontogénèse sur le plan des structures. Chez la nymphe par exemple, il

est très difficile d'imaginer qu'on aura vraiment une réponse, parce que les récepteurs sensoriels ne sont pas fonctionnels. Mais c'est un travail qu'il serait intéressant de faire.

Un de nos objectifs est aussi les études comparatives chez des espèces peu ou pas évoluées.

LE MASNE : Au stade actuel, Madame MASSON a une série de résultats sur des substances dont certaines peuvent avoir une valeur biologique et dont d'autres n'en ont probablement pas. L'acide formique donne une réponse comme les autres ? oui et non ! En effet il donne une courbe, mais sa courbe propre ; c'est plus haut que doit se faire un filtrage central qui fait intervenir un autre décodage : ça représente évidemment un stade ultérieur du travail. Il fallait d'abord démontrer la répétitivité des réponses, et les autres caractéristiques de réponse pour chacune des substances.

Madame MASSON : Ce qui me semble important, c'est le problème de la sensibilité différentielle. Tous les sensilles ne répondent pas de la même manière à tout.

6° - EXPOSE DE H. VERRON

" COMPORTEMENT OLFACTIF DE Lasius niger "

L'étude du comportement olfactif de Lasius niger, entreprise en vue d'analyser les relations interindividuelles qui s'établissent entre les membres d'une colonie, a pour but de préciser la part prise par l'individu dans le comportement d'un groupe soumis à une stimulation.

L'équivalence des résultats donnés par deux groupes identiques d'animaux soumis à la même épreuve, et leur constance lorsqu'on répète l'expérience dans les mêmes conditions, masque des phénomènes intéressants. Il existe entre les individus de grandes différences de réactivité dont il faut chercher les causes. Il y a d'autre part une fluctuation notable des réponses données par un même individu d'un jour à l'autre. S'agit-il d'une fluctuation liée à des facteurs physiologiques ou à un cycle ? Enfin certains sujets semblent présenter des caractéristiques particulières : ils sont, dans les limites de l'expérimentation, constamment posififs ou constamment négatifs.

DISCUSSION

Madame BONAVITA : Quels types d'ouvrière avez-vous prélevé ? Il est en effet bien évident que dans une société de Fourmis, tous les individus ne font pas la même chose. Avez-vous prélevé des Fourmis qui effectuaient la même tâche ou non ?

VERRON : Il s'agit de Lasius niger en élevage. Les individus du groupe attractif ou les réacteurs sont prélevés en dehors du nid. Mon but, c'est de chercher à caractériser les individus pris au hasard et une fois caractérisés, de voir ce qu'ils font. En effet, on peut soumettre ces groupes à des tâches particulières et voir comment ils se répartissent la besogne au cours de ces tâches.

PLATEAUX : Il serait intéressant de prélever des ouvrières à l'intérieur du nid. L'intervention sur un nid de Lasius pose certainement des problèmes importants, car ces Fourmis sont particulièrement agitées et troublées par les vibrations. Pour les calmer, on ne peut malheureusement pas utiliser le CO_2 qui leur est souvent fatal. Mais une possibilité existe : la mise au frigidaire pendant 5 minutes de toute la colonie qui devient alors fraiche et très calme. Dans ces conditions, on peut prélever un individu marqué sans déranger les Fourmis.

VERRON : Je ne suis pas encore passé au problème du marquage. Ca sera fait, mais je vous remercie de m'avoir donné cette idée pour les prélèvements d'individus marqués.

M. CAMMAERTS : Vous parlez d'attraction. Mais selon FRAENKEL et GUNN l'attraction est due à une orientation. Je me représente très mal comment on peut faire une mesure de l'orientation des Fourmis dans votre olfactomètre. J'aurais plutôt parlé d'aggrégation.

VERRON : Peu importe ! Je ne me disputerai pas sur les termes. Ce qui m'intéresse, c'est de caractériser un individu par rapport à une source attractive, à une source chimique (que l'on appelle ça attraction ou aggrégation, ça m'est égal). Pourquoi l'individu donne-t-il une réponse positive ou négative, ou hésitante ? Est-ce fonction d'un cycle, de l'âge, etc... ? Je voudrais m'assurer que la réponse présente une certaine permanence.

BENOIS : Les individus attractifs sont-ils vivants ou morts ?

VERRON : Vivants.

BENOIS : Par quoi les séparez-vous des individus du dessus ? N'y a-t-il pas des contacts antennaires entre les 2 groupes de Fourmis ?

VERRON : Je ne suis pas trop étendu sur la technique que j'ai déjà utilisé chez les Termites. Je précise : l'olfactométre est une gouttière fermée à la base par une toile métallique et le tube lui-même est fermé de la même manière. Les Fourmis ne peuvent avoir de contacts antennaires. Les individus qui sont dans le tube se trouvent à 1 cm environ du bord et sont donc séparés par 1 cm de l'animal réacteur.

Par ailleurs, des tests ont été faits avec l'appareil vide, avec des individus morts, etc... C'est à dire que je peux dire que l'attraction est en grande partie olfactive, que les vibrations, si elles interviennent, interviennent peu puisque les individus morts attirent de la même manière.

7° - EXPOSE DE J. PAIN

" PRODUCTION ANNUELLE DE PHEROMONE (acide céto-9 décène-2 oïque) CHEZ DES REINES VIERGES D'ABEILLES (Apis mellifica ligustica S.) "

L'acide céto-9 décène-2 oïque paraît être une production spécifique des sécrétions céphaliques des reines d'Abeilles du genre Apis. On le trouverait aussi dans les têtes des reines physogastriques du Termite Odontotermes assmuthi (SANNASI, GEORGE, Nature, G.B., 237, 1972, p. 457).

Chez les 4 espèces qui comporte le genre Apis, les quantités moyennes de phéromone royale dosable dans une reine semblent être du même ordre de grandeur. Chez Apis mellifica, les valeurs oscillent entre 100 et 200 µg d'acide.

Pour un autre acide gras, l'acide hydroxy-10 décène-2 oïque présent dans les sécrétions céphaliques des ouvrières, nous avons mis en évidence l'existence d'une variation annuelle (PAIN, ROGER, Ann. Abeille, 1 (1), 1970, p. 73-95).

Il nous a donc paru logique de rechercher si la production de la phéromone royale présente elle aussi une variation annuelle et si éventuellement, cette variation serait comparable à celle de l'acide hydroxy-10 décène-2 oïque.

Dans un rucher couvert, nous avons réalisé des élevages de reines chaque mois, pendant un an. Nous avons utilisé 4 colonies éleveuses pendant toute la durée de l'expérience : 2 colonies élevaient chaque mois un groupe de 23 larves.

Pour chaque série d'élevage, nous n'avons conservé en vue des dosages d'acide que le groupe de reines vierges ayant fourni le nombre le plus élevé de naissances.

Les reines dès leur naissance sont mises en présence de 50 ♀ d'âge connu. Les reines vierges restent à l'étuve (à 32° ± 1°C) pendant 23 ± 1 jours.

Au bout de ce laps de temps, elles sont sacrifiées. Les têtes sont prélevées et préparées en vue de leur analyse suivant la technique de la chromatographie en phase gazeuse.

Nous signalons qu'une partie des résultats doit paraître prochainement dans les C.R. Acad. Sci., Paris (PAIN, ROGER, THEURKAUFF, 1972, ...).

L'ensemble de ceux-ci seront repris plus en détails, dans Apidologie (note en préparation) et feront l'objet d'un nouvel exposé à LONDRES (Congrès des Insectes sociaux, en septembre 1973).

Nous résumons nos résultats brièvement : les quantités trouvées dans les têtes de reines vierges (23 j.) présentent des variations en fonction de la saison :

- Un 1er maximum important de phéromone royale se situe en juin (moyenne 925 µg).
- Un 2ème maximum est atteint en décembre (moyenne 460 µg)
- Un 1er minimum se situe à la fin de l'été, un second au début du printemps.

Les variations quantitatives d'acide céto-9 décène-2 oïque sont comparables à celles de l'acide hydroxy-10 décène-2 oïque.

On peut donc dire que la sécrétion des deux acides suit la même évolution saisonnière : maxima et minima se situent aux mêmes moments de l'année, mettant ainsi en évidence, en été, l'importance des sécrétions au moment des essaimages et des vols de fécondation, en hiver, leur importance pour la cohésion de la grappe.

DISCUSSION

NOIROT : Pourriez-vous préciser la corrélation qui existe entre la teneur des glandes mandibulaires de la reine en acide céto-9 et le cycle biologique de la ruche ?

Mademoiselle PAIN : Une colonie d'Abeilles se développe lentement au printemps, le couvain apparaît progressivement et la population devient de plus en plus importante. En juin il y a beaucoup de couvain, le renouvellement des nourrices est important, c'est la période des essaimages, celle aussi pendant laquelle les reines d'Abeilles s'accouplent. J'ai pensé qu'il y avait une relation entre ces évènements et la production importante de phéromone (la phéromone royale est une substance attractive sexuelle, c'est également une phéromone attractive d'agrégation envers les ouvrières essaimantes).

NOIROT : Je voudrais préciser ma question. C'est le problème des essaimages qui me trouble. Si je comprends bien, c'est au moment où il y a le plus de substances royale que le pouvoir inhibiteur de la reine est le plus faible parce qu'il apparaît de nouvelles reines et que cela provoque l'essaimage ?

Mademoiselle PAIN : Je dois préciser que notre travail s'est fait dans des conditions particulières, les reines sont maintenues en cagettes avec de petites populations d'ouvrières. Nous n'avons pas encore eu le temps d'étudier le cycle de production de la phéromone royale dans une colonie normale.

LECOMTE : Avez-vous quelques idées sur les variations saisonnières de la phéromone royale chez des reines pondeuses que vous prenez dans la ruche ?

Mademoiselle PAIN : Nous avons quelques idées. Les quantités d'acide céto-9 sont effectivement différentes. Mais nous n'avons pas encore assez de résultats pour en discuter aujourd'hui.

PLATEAUX : Ces variations saisonnières de l'acide céto-9 sont intéressantes pour un myrmécologue parce que les reines des Fourmis exercent des actions différentes suivant les moments du cycle. S'il y a des substances chez les Fourmis, on ne sait pas exactement lesquelles. En tout cas ce ne sont pas tout à fait les mêmes que chez l'Abeille. En plus de l'acide céto-9, de l'acide hydroxy-10, y-at-il d'autres phéromones émises par la tête de la reine d'Abeille ?

Mademoiselle PAIN : Nous ne connaissons pour le moment que le rôle de deux phéromones royales : les acides céto-9 et hydroxy-9 décène-2 oïque*.

PASTEELS : Pour des facilités expérimentales vous avez étudié la production de phéromones par des reines vierges en cagettes. Vous nous avez expliqué vos hypothèses à propos de l'essaimage. Je comprends bien votre point de vue mais est-il logique d'avoir des reines vierges en hiver ?

Mademoiselle PAIN : Non, justement. Normalement on ne fait pas d'élevage de reines en hiver : ce n'est pas habituel. Mais nous avons un rucher couvert, chauffé, nous pouvons nourrir les Abeilles en hiver et obtenir du couvain d'ouvrière et des reines. Or, on n'a jamais étudié les reines en hiver. Je ne suis pas étonnée qu'il y ait des quantités de phéromone assez importantes en cette saison : je pense que c'est peut-être pour maintenir la grappe hivernale.

* voir à ce sujet la dernière phéromone découverte dans Bee World, 54, n° 1, 1973, p. 11-24.

8° - EXPOSE DE R. CHAUVIN

" SUR LE MECANISME DE L'EFFET DE GROUPE CHEZ LES ABEILLES "

J'ai signalé jadis avec GRASSE (1) que les Abeilles, les Fourmis et les Termites isolés mouraient bien plus rapidement que les groupés. Plus tard (2), j'ai voulu élucider le mécanisme de la mort des isolés, sans parvenir à beaucoup de résultats. Les isolés auxquels on permet des échanges trophallactiques avec des groupés ne meurent pas ; si on les leur interdit en interposant une double toile métallique entre eux et les groupés, ils meurent aussi rapidement que les témoins complètement isolés. Beaucoup plus tard SITBON (3), (4) travaillant sous ma direction a étudié la teneur en sucres, en eau et en azote des Abeilles isolées et groupées, et la consommation en sucre candi des unes et des autres, sans y voir des différences significatives.

Je viens de reprendre depuis trois ans l'étude du phénomène Au lieu d'employer comme tous les auteurs jusqu'ici les cages de Mlle PAIN pour l'élevage des Abeilles isolées, je me suis servi des anneaux de verre connus en chimie industrielle sous le nom d'anneaux de Raschig. Ce sont des anneaux de 40 mm de diamètre sur 40 mm de haut. Je les emploie par séries de quarante, disposés sur un plateau de bois, lui-même recouvert d'une feuille de papier filtre. Les anneaux, sans fond, sont posés sur le papier filtre et fermés d'un couvercle en toile métallique que traverse un abreuvoir. Plus de 20 000 Abeilles ont été isolées de cette façon.

Une observation due au hasard m'a ouvert une voie tout à fait nouvelle pour comprendre le mécanisme de l'effet de groupe chez les Abeilles. Une série d'ouvrières avait été placée dans des cages non nettoyées, utilisées auparavant par des groupées (groupe de 10). La mortalité dans ces cages usagées fut quasiment nulle au bout des 10 jours (à l'étuve à 33°) que dure l'expérience ; chez les témoins, elle dépassa, comme, 25 % au cours du même laps de temps.

Tous les apidologues savent que lorsque des Abeilles groupées sont maintenues un certain temps dans une cagette à l'étuve, les parois de la cagette deviennent grisâtres, par suite du dépôt d'une substance cireuse. Je me suis donc demandé si les groupées ne sécrétaient pas une substance qui exerçait un rôle favorable sur la survie des isolés, et si enduit grisâtre ne contenait pas justement la substance en question.

On peut faire déposer cet enduit sur du papier qui tapisse l'intérieur des anneaux de Raschig , où l'on élève des groupées. Les papiers prolongent ensuite effectivement la vie des isolées. Toutefois, si l'on renouvelle souvent cette expérience, on s'aperçoit de certaines irrégularités.

Quoique les résultats aillent toujours dans le même sens, la survie des témoins n'est pas toujours suffisamment différente de celle des Abeilles en expérience pour que le test statistique (X_2) soit positif. On améliore l'expérience en présentant aux isolées, en même temps que le papier usagé par les groupées, les restes du candi qu'elles ont mangé (candi usagé). Parfois même le candi usagé à lui seul suffit à induire chez les isolées une survie statistiquement différente de celle des témoins. D'autre part les groupées doivent être maintenues au moins dix jours au contact des papiers qui tapissent leur cage ; sans quoi les résultats sur la survie des isolées sont très irréguliers. Il semble qu'en certaines occasions la substance protectrice soit déposée plus rapidement que dans d'autres.

Quant à l'origine de cette substance, on peut songer d'abord à la phéromone royale, que les ouvrières détiennent en petite quantité lorsqu'elles ont été en contact avec la reine. Mais les jeunes Abeilles, écloses à l'étuve, et qui n'ont pas été en contact avec la reine, peuvent également déposer sur les papiers la substance protectrice. D'autre part, l'extrait alcoolique total de sept reines déposé sur les papiers n'exerce pas la moindre influence sur la survie d'une série de 40 isolées. Enfin, les extraits de têtes d'Abeilles ou de thorax isolés (l'extrait initial a été préparé dans les deux cas par épuisement à l'acétone bouillante de 200 g de têtes ou de thorax) ne m'ont donné jusqu'à présent que des résultats très faibles ou nuls ; ces extraits étaient mélangés, en différentes doses, au candi donné aux isolées.

Comme bien des auteurs l'ont remarqué, l'Abeille qui se déplace sur un substrat ne le touche que du bout des pattes ; or il existe dans les tarses des Abeilles une glande volumineuse découverte par Arnhart (5) et que j'ai étudiée avec quelque détail (6). Cette glande pourrait être responsable du dépôt de la substance qui nous intéresse. Il est possible d'obtenir des tarses d'Abeilles en très grande quantité, en plaçant un essaim dans une boîte de bois dont la partie supérieure est en toile métallique. On voit à jour frisant les tarses dépasser la toile et s'agiter dans le vide. On peut en obtenir instantanément des milliers en promenant une lame de rasoir tangentiellement à la toile. Je recherche actuellement si les extraits de tarses, à eux seuls, ont un effet prolongateur de la vie chez les

isolées. BUTLER, FLETCHER et WATLER, en tout cas, ont déjà montré (7) que les traces laissées par les tarses des Abeilles sur les parois de la ruche servent à faciliter le repérage de l'entrée par les ouvrières.

Evidemment, si une substance est déposée par les tarses des Abeilles, on doit pouvoir la recueillir sur les rayons de la ruche. On y parvient en effet, à condition de bien choisir ces rayons. Les vieux rayons noirs, encrassés d'une substance complexe que j'ai étudiée jadis (8) et dont l'origine est inconnue, non seulement ne prolongent pas la vie des isolées, mais acccélèrent leur mort. Les rayons légèrement usagés et qui commencent à brunir, sont les plus actifs. La cire gaufrée du commerce est assez active. Or elle est extraite des rayons par l'eau bouillante, ce qui nous montre déjà que les corps qui nous intéressent doivent être relativement stables. Grâce à l'obligeance de mon Collègue BARBIER, l'étude par fractionnement des substances actives est commencée. On peut dire déjà qu'elles sont nettement plus abondantes dans la fraction neutre que dans la fraction acide.

Pour terminer, je proposerai une autre interprétation de l'expérience que j'ai décrite au début de cette Note ; si les isolées en contact avec les groupées à travers une toile métallique ne meurent pas, c'est peut-être à cause du dépôt de la substance protectrice sur la toile métallique, plutôt qu'à cause des échanges trophallactiques.

Conclusion. - Les Abeilles groupées déposent sur les parois de leur cage une substance ou un groupe de substances qui empêche la mort des Abeilles isolées, et ramène leur mortalité au niveau peu élevé de celle des groupées. La substance existe sur la cire des ruches et dans la cire gaufrée ; il est possible qu'elle soit sécrétée par les glandes tarsales ; elle ne se confond pas avec l'ensemble des phéromones royales.

(1) P.-P. GRASSE et R. CHAUVIN, Rev. scientif., 7, 1946, p. 461-64
(2) R. CHAUVIN, Physiol. Comp. OEcol., n° 1, 1952
(3) G. SITBON, Comptes rendus, 264, série D, 1967, p. 2035-2038
(4) G. SITBON, Comptes rendus, 266, série D, 1968, p. 1305-1307
(5) L. ARNHART, Arch. Bienenk, 5, 1923, p. 37-86
(6) R. CHAUVIN, Ins. Soc. 9, 1962, p. 1-5
(7) C.G. BUTLER, D.J. FLETCHER et D. WATLER, Anim. Behav., 17, 1969, p. 142-147
(8) R. CHAUVIN, Ann. Abeille, 5, 1962, p. 65-67.

DISCUSSION

LECOMTE : C'est un aspect très important de la vie des Insectes sociaux que de considérer les stimulations qui leur viennent de leur habitat, de leur gîte, GRASSE en a d'ailleurs beaucoup parlé.

La trophallaxie n'est certainement pas le seul moyen qui permet à des substances de circuler. Je rappelle par exemple que les mâles d'Abeilles régurgitent sur le sol et les parois de la ruche un certain nombre de choses, récoltées ensuite par les ouvrières : ça a été mis en évidence par des traceurs radioactifs. Un autre exemple : la trophallaxie indirecte que j'ai mis en évidence chez les Bourdons. On voit les ouvrières aller régurgiter dans un pot à miel, et les autres aller se nourrir dans ce pot.

Madame BONAVITA : Chez certaines Guêpes, les ouvrières sont totalement incapable de synthétiser certaines substances qui sont en revanche synthétisées par les larves (ISHAI). Les larves sont donc très utiles aux ouvrières qui ne peuvent vivre si on les sépare de leur couvain. Chez les Abeilles, le problème est très différent, puisqu'il n'y a pas de couvain en hiver.

CHAUVIN : Des phénomènes analogues existent chez les Souris : l'effet Whitten et l'effet Lee-Boot. Par exemple, lorsqu'une femelle vient d'être fécondée, elle avorte immédiatement si on la met dans la cage où a vécu un mâle étranger. Le cycle oestrien recommence. Si on lave la cage avec des solvants organiques, ça disparaît. C'est une curiosité, mais enfin c'est bien connu.

GRASSE : Vous parlez de la nécessité de la trophallaxie. Vous lui accordez trop d'importance dans un cas comme celui-là. Une stimulation olfactive doit suffire. Le rôle de l'olfaction dans l'équilibre vital est considérable. Une école de Psychiâtres a montré que nous avons des sensations olfactives inconscientes jouant un très grand rôle dans notre équilibre. C'est peut-être excessif mais c'est un point de vue intéressant. Une excitation générale peut très bien être entretenue par une odeur.

CHAUVIN : Vous me faites penser que mon exposé a été incomplet. Je n'ai pas discuté cette histoire de l'olfaction. Elle est délicate. Il vaudrait mieux qu'on dise chimioréception à distance et chimioréception de contact. On aurait pu en effet me faire l'objection suivante : vous dites que vous avez 450 Abeilles isolées dans une étuve, n'y a-t-il pas alors des impressions olfactives qu'elles ne peuvent pas manquer

de se transmettre l'une à l'autre ? C'est une expérience idiote, s'il y a chimioréception à distance. Alors, non seulement j'ai pensé à cela, mais j'ai fait les expériences suivantes : quand je procédais au conditionnement des morceaux de papier, je prenais des séries de 2 fois 40 cagettes, contenant chacune 10 Abeilles. Il y avait donc 800 Abeilles dans la même étuve. A l'étage supérieur de l'étuve, il y avait des expériences d'Abeilles isolées. Je voulais savoir si le fait qu'il y avait un grand nombre d'Abeilles dans l'étuve pouvait modifier les résultats des expériences. Ca ne modifie rien.

Un autre point assez singulier ; on peut dire, M. GRASSE, que même chez l'Homme (travaux de Mac LINTOCK), il y a des impressions olfactives qui ne parviennent pas à la conscience et qui modifient la physiologie (la synchronisation des règles chez des jeunes filles affectivement liées).

LE MASNE : On peut se demander si chez les Fourmis les effets de ce genre existent de manière importante. Je pense qu'ils sont peu importants, mais je serais heureux d'avoir des informations, à propos des Fourmis.

CHAUVIN : J'en ai une. Quand on élève des colonies de Formica polyctena et si on les laisse se mélanger à des Formica, d'une autre colonie, elles se tuent avec beaucoup d'ardeur. La réunion est moins catastrophique si le monde extérieur est parfaitement lavé et propre.

BENEST : Vous avez dit que les ouvrières ne semblaient pas capables de sécréter la substance protectrice. Ne peut-on penser plutôt qu'elles ne sécrètent pas cette substance en quantité suffisante ?

CHAUVIN : C'est une question très intéressante, mais gênante, parce qu'elle met l'accent sur une expérience que j'aurais dû faire et que je n'ai pas faite, c'est à dire : réunir tous les papiers des tubes où avaient vécu les isolées, et voir si l'ensemble de ces papiers modifiait quelque chose chez les isolées. Je le ferai quand j'étudierai le mécanisme précis de la réaction. Sans cette expérience, on ne peut en effet conclure.

GERVET : Un tout petit point : vous aviez parlé autrefois à propos de la ruche d'épagines, de repellines et d'allectines. Est-ce que vous avez abandonné cette nomenclature ?

CHAUVIN : Comme ces termes n'ont pas été retenus, je n'ai pas voulu m'en servir de nouveau. Pourtant, épagine vient du grec epago (je pose

dessus). Il me semblait que ça désignait bien des substances qu'un animal dépose sur un substrat. Mais comme personne ne les a utilisés par la suite, c'est tombé dans le silence.

LE MASNE : Vous avez souligné le vieillissement rapide des ouvrières. Dans quelle mesure, dans vos expériences, avez-vous pris des Abeilles d'âge identique ? Est-ce que cela n'a pas d'importance ?

CHAUVIN : Il me semble que vous faites allusion d'abord à la détermination de l'âge et ensuite au cycle annuel.

1. Les expériences sont faites sur des Abeilles écloses à l'étuve, je connais leur âge à 6 heures près. Je fais une randonisation pour être sûr que dans chaque lot il y a une répartition raisonnable d'Abeilles d'âge équivalent, à très peu d'heures près.
2. En ce qui concerne le cycle annuel, une Abeille de printemps n'est probablement pas le même Insecte qu'une Abeille d'Août. Il me semble qu'il y a des différences pour ces 2 types d'Abeilles mais je suis affirmatif, parce que j'ai pas encore complètement réduit ce facteur de variabilité.
3. Les Abeilles d'hiver que j'ai utilisées sont nées en automne. Leur physiologie est complètement différente de celle des autres. Je connaissais leur âge à 1 mois près : pour des Abeilles qui vivent 6 mois c'est honnête. Les résultats n'ont pas été formellement différents des Abeilles d'été plus jeunes.

DARCHEN : Une Abeille dans sa cagette a un comportement anormal : elle s'énerve, se déplace à grande rapidité. Il y a certainement un épuisement rapide de l'Abeille isolée. Lorsqu'on met un certain nombre d'Abeilles sans reine, on observe aussi que le comportement des Abeilles est anormal. Le comportement devient un peu plus normal, si on a une reine. Je me demande donc si, sans faire intervenir les substances, on ne peut expliquer la longevité plus grande des Abeilles groupées par rapport aux isolées, par l'épuisement moindre des groupées

CHAUVIN : C'est une bonne question. Mais je ne peux y répondre pour 2 raisons : (1) la difficulté de cerner les signes physiologiques de cet épuisement. Je pensais à un épuisement en glucides. Mais je n'ai rien vu. Peut être parce que ma méthode de dosage n'était pas assez fine. Je ne peux conclure. Par ailleurs dans mes expériences, les Abeilles disposent de glucides fournis ad libitum, elles ne sont pas du tout carencées. Je ne peux donc vous donner qu'une réponse ambigue (2) je n'ai pas de mesures intéressantes du comportement de l'Abeille isolée par rapport à celle quivit au sein d'un groupe. La première

mesure à laquelle on pense, c'est la mesure de l'activité : c'est possible pour l'isolée. Mais pour mesurer l'activité au sein d'un groupe, c'est un problème que je ne parviens à résoudre. J'avais pensé apprécier le niveau de bruit, mais ça n'est pas simple.

DARCHEN : Je vous parle de ça, parce que je pense que ça peut être un phénomène psychique.

CHAUVIN : Oui, mais il faudrait mesurer le calme et par suite l'agitation. Et ça, je ne sais pas le faire de façon précise.

DISCUSSION GENERALE
-:-:-:-:-:-:-:-:-

NOIROT : Il me semble que dans nos conférences on a parlé de beaucoup de choses. Mais il y a un type de phéromone dont on a très peu parlé à l'exception de l'exposé de KRAFFT, ce sont les phéromones qui agissent par contact. Il me semble que c'est là un domaine peu exploré Je voudrais demander aux Collègues s'ils ont des indications dans différents groupes sociaux sur l'importance que pourrait avoir la chimioréception de contact.

Madame MASSON : Si on examine une antenne de Fourmi, il est évident qu'on trouve un grand nombre de récepteurs gustatifs, plus qu'on ne peut l'imaginer à première vue, parce qu'ils sont associés à une sensibilité tactile. Une étude ultrastructurale montre qu'un grand nombre de récepteurs tactiles sont associés à des récepteurs gustatifs. Il serait intéressant de voir la part de la gustation dans les comportements tactiles.

LECOMTE : Il faut reconnaître que les tests qu'on utilise comme réponses de comportement se sont toujours bien adaptés à l'étude des substances de contact. Mais il est certain qu'il serait intéressant de voir aussi la chimioréception de contact.

NOIROT : Il y a au moins 2 domaines où je vois une importance possible de ces phénomènes. (1) La trophallaxie : les stimulations tactiles sont certainement très importantes, comme MONTAGNER l'a montré dans le cas des Guêpes. Mais il n'est pas sûr que le cas des Guêpes soit général. Il est possible que, dans les échanges trophallactiques, la chimioréception de contact joue un rôle. Il s'agit de savoir s'il s'agit de la perception de la nourriture échangée ou s'il y a des stimulations plus spécifiques (nature du donneur ou du receveur). (2) La reconnaissance du groupe social : je ne suis pas sûr que l'"odeur de la société" soit toujours une odeur et qu'il n'intervient pas aussi une reconnaissance de contact. Mon impression sur les Termites est que l'agressivité, ou la non agressivité, de sociétés différentes ou d'espèces différentes se déclenche à très courte distance, peut être même seulement quand les animaux entrent en contact mais l'analyse reste à faire.

MONTAGNER : Vous avez tout à fait raison de mettre l'accent sur ce problème. C'est pour étudier de façon précise le rôle des différents types de stimuli que nous fabriquons une Abeille artificielle à

laquelle nous nous efforçons de communiquer le programme des mouvements antennaires qui interviennent dans l'acceptation, la sollicitation, le refus du contact, etc... Ce leurre qui aura sensiblement la taille d'une ouvrière d'Abeille pourra être imprégné de diverses substances spécifiques. Peut-être saurons nous ainsi la part qui revient aux stimuli tactiles, à la chimioréception de contact et aussi à la chimioréception à distance. Nous sommes très sensibilisés par ce problème.

KRAFFT : En ce qui concerne les Araignées, on connaît 3 cas au moins où intervient une chémoréception de contact. (1) Il existe une phéromone émise par la femelle qui déclenche le comportement de cour du mâle chez les Lycosides. (2) J'ai essayé moi-même de trouver un mécanisme olfactif dans le groupement et l'interattraction chez les Araignées sociales. Les stimulations olfactives ne donnent aucun résultat positif. Mais quand on introduit une Araignée dans un olfactomètre en T, puis une deuxième Araignée après avoir sorti la 1ère, la 2ème arrive à suivre la piste de la 1ère. Pour cela, il lui faut un contact avec le fil laissé en place par l'Araignée précédente. (3) Enfin, si on fait passer 2 Araignées d'espèces différentes (une Amaurobius et une Stegodiphus) dans les 2 branches de l'olfactomètre et si on fait passer ensuite une 3ème Araignée, une Stegodiphus par exemple, elle arrive à distinguer les 2 fils. Il semble peu probable qu'il y ait une différence structurale entre les 2 fils, bien qu'aucune étude n'ait été faite au microscope à balayage.

JAISSON : En écoutant MONTAGNER, une idée m'est passée par la tête au sujet des substances actives et des leurres. Construire un leurre est effectivement excellent. Mais en essayant des substances actives à la surface du leurre, il risque de se heurter au problème des sites qui, sur le corps de l'animal, adsorbent ces substances actives. Car le leurre ne peut être viable que s'il est satisfaisant sur le plan mécanique mais aussi sur le plan chimique. Or une phéromone peut dans certains cas perdre de son efficacité en l'absence de la substance associée qui lui sert normalement de support.

GERVET : Pour répondre à la question que posait NOIROT je voudrais citer un cas de chémoréception de contact, c'est la réception qui règle l'oophagie différentielle chez le Poliste : dans un guêpier la reine détruit tous les oeufs pondus par d'autres femelles et respecte les siens. La reconnaissance des diverses catégories d'oeufs semble se faire au cours d'une palpation caractéristique.

Le point important que je voulais aussi souligner est que cette reconnaissance est en partie acquise ; la guêpe, d'une certaine façon "apprend" à reconnaître son oeuf.

Cette reconnaissance de diverses catégories d'oeufs selon l'origine semble inégalement répartie selon les groupes d'Hyménoptères. Elle a été citée chez d'autres Vespides que le Poliste (Vespula selon Marchal), chez une Scolie (Tiphia femorata selon Janvier). Elle ne semble pas évidente chez les Sphégides.

LE MASNE : Je pense que chez les Fourmis, nous avons un gros problème : l'attraction des ouvrières par les larves. Ces ouvrières restent fixées de très longs moments sur les larves, sans échanges dans un sens ou dans l'autre. Qu'est-ce qui les attire : le contact ou l'olfaction ? Madame BONAVITA a essayé de le déterminer. Les essais n'ont pas mis en évidence une olfaction à distance, même courte. Ca peut signifier deux choses : ou bien les essais n'ont pas été réalisés dans des conditions parfaites, ou bien il y a une chémoréception de contact qui fixe les ouvrières sur les larves.

PASTEELS : Je voudrais simplement faire une réflexion sur la méthodologie qu'on utilise pour étudier les phéromones de contact, notamment chez les Fourmis. Le problème est très délicat : il y a en effet de nombreuses glandes avec des phéromones. Comment faire pour qu'il n'y ait pas interférence entre les différents éléments ? On peut certes présenter une Fourmi, des glandes mandibulaires, des gonades, etc... Mais ce qui manque, c'est une étude très détaillée du système glandulaire des Fourmis.

LE MASNE : En ce qui concerne les sécrétions glandulaires éventuelles des larves, on ne sait rien.

o
o o

P R E M I E R E S I N F O R M A T I O N S

P R A T I Q U E S

---

sur les propositions de collaboration de

Monsieur AZOEUF (Responsable du Département de Radioéléments du Centre d'Etudes Radio-nucléaires de Saclay, B.P.n°2, 91 Gif sur Yvette - Tél. 951 80 00).

et de

Monsieur Ph. MEYER (Centre de Recherches de l'I.N.S.E.R.M., Groupe d'études sur la pollution atmosphérique, Chemin de ronde, 78 110 Le Vesinet - Tél. 976 06 32).

1° - M. AZOEUF a offert sa collaboration technique et scientifique pour l'utilisation de radioisotopes, de la radioactivation et de sources d'irradiation. Il a présenté un irradiateur de laboratoire du type Ammonite. Cet appareil comporte une source caesium 137. Il peut être utilisé pour la destruction des bactéries et par suite la stérilisation d'objets ou d'enceintes ; l'irradiation d'Insectes. La location de l'irradiateur Ammonite revient à 1 600 F par mois.

Pour les techniques de radio-activation, consulter :

G. LASCEVE, L.A. BUSCARLET et A. BOSSY. Int. Journ. of Applied Radiation and Radioisotopes 1972, 23, p. 265-270.

G. IPERTI, L.A. BUSCARLET, Contribution à l'étude d'une migration d'ADONIA notata Schn. par marquage avec l'Iridium 191 stable, Ann. Zool. Ecol. Anim. 1972, 4 (2), p. 249-254.

2° - M. PH. MEYER propose les livres et articles suivants pour aborder l'analyse factorielle.

COMREY - First course in factor analysis, Academic Press, 1973

HARMAN - Modern factor analysis, University of Chicago Press, 1967

GUERTIN W.H. Do the different methods of factor analysis still give almost identical results ? Perceptual and Motor Skills, 1971, 33, p. 600-602.

J.N.R. JEFFERS, Two case Studies in the Application of Principal Component Analysis, Applied Statistics 1967, 16, p. 225-236.

Mac CLEARN et MEREDITH . Dimensional Analysis of Activity and elimination in a Genetically heterogeneous group of Mice. Behaviour 1964, 12, p. 1-10.

SENOUSSI, COMREY et COLEMAN. Factors in Marital Discord. Journ. of Psychology, 1957, 44, p. 193-222.

Rectificatif au bulletin n° 1

Orientation des recherches de :

A. LENOIR. Etude des communications tactiles au cours de la trophallaxie.

M. MEUDEC. Espèce étudiée : Tapinoma erraticum

1. Etude écologique
2. Etude du transport du couvain.