

COMPTES RENDUS DU V^e CONGRÈS
DE
L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

Toulouse 5 - 10 Juillet 1965



Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

LABORATOIRE D'ENTOMOLOGIE DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

LES INTERCOMMUNICATIONS DANS LES SOCIÉTÉS DE GUEPES DU GENRE VESPA

H. MONTAGNER,

Laboratoire de Psychophysologie, Faculté des Sciences,
42, avenue de la Libération, Nancy.

Depuis les admirables travaux de Von FRISCH sur les danses des Abeilles, différentes formes d'intercommunications ont été mises en évidence chez les Insectes. Les modes d'expression varient d'une espèce à l'autre, les signaux échangés pouvant être tactiles, olfactifs ou gustatifs, acoustiques, visuels ou gestuels.

Les Abeilles ont incontestablement le « vocabulaire » le plus nuancé. La précision et la complexité des messages transmis par une butineuse sont telles que Von FRISCH n'a pas hésité à les considérer comme les composantes d'un véritable « langage » (Bienensprache). L'expression n'a rien de choquant, si on se réfère, par exemple, à l'analyse systématique de MOLES (1963) qui la définit et fixe ses limites au niveau animal. C'est ainsi qu'il est maintenant admis que les intercommunications entre deux Insectes peuvent être simples et ne comprendre que deux signaux : la présence du stimulus et son absence. C'est le cas du Ver luisant dont la phase lumineuse constitue un signal positif et la phase obscure un signal négatif. L'école de BUSNEL a étudié de façon précise des signaux acoustiques plus complexes et plus variés, chez divers Orthoptères. Cependant, on n'a pas découvert, depuis Von FRISCH d'intercommunications aussi compliquées que les danses des Abeilles.

On a longtemps soupçonné les battements antennaires de jouer un grand rôle dans la transmission d'informations entre deux Insectes, mais on ne les a pas analysés de façon systématique. Nous avons été nous-mêmes frappés par la fréquence et la rapidité des mouvements antennaires chez les Guêpes du genre *Vespa*, au cours de leurs échanges de nourriture. Ces mouvements d'antennes sont détaillés dans un mémoire, en cours de publication (MONTAGNER, 1965). Nous ne les décrivons donc pas une nouvelle fois, mais nous ferons ressortir les principales « phrases » antennaires, qui sont les composantes d'un véritable « langage tactile ». En outre, l'étude de la trophallaxie nous a permis de constater que, lorsqu'une ouvrière rencontre une autre et lui demande de la nourriture, elle adopte d'emblée une posture qui traduit son niveau global de dominance dans la colonie. L'ouvrière sollicitée se met elle-même immédiatement en posture érigée ou couchée, selon son propre rang social. Nous avons montré que ces niveaux

de dominances s'établissaient au cours des contacts trophallactiques successifs et fréquents qui se produisent entre les ouvrières du même nid. La constitution d'un « langage tactile » entre ces dernières, au cours des actes trophallactiques, permet donc l'établissement d'une autre forme d'intercommunication, le « langage gestuel ».

I. — LE « LANGAGE TACTILE »

Au cours d'un contact trophallactique, l'ouvrière en position de solliciteuse, doit assurer un état stimulant permanent au niveau de certains organes sensoriels de sa partenaire, pour déclencher ou renforcer ses régurgitations. Ses stimulations sont constituées par des balayages d'une de ses antennes (dite « antenne extérieure » ou S_{AE}) dans l'espace intermandibulaire (s_{im}) de la sollicitée. L'autre antenne de la solliciteuse (dite « antenne intérieure » ou S_{AI}) supplée l'absence temporaire des stimulations de S_{AE} , en venant se mettre, de façon synchrone, au contact des palpes de la sollicitée (s_p). Cette dernière répond par des rabattements d'une ou de ses deux antennes (s_{AG} et s_{AD}) au contact de celles de la solliciteuse ou à la jonction des mandibules (J_{Md}).

a) Les « phrases » antennaires du schéma général.

La solliciteuse est renseignée à tout moment sur l'abondance de la régurgitation que lui fournit la sollicitée par une de ses antennes qui se met contre le pont de substances régurgitées (S_{AI}). La solliciteuse est ainsi informée d'une diminution éventuelle des régurgitations de sa partenaire. Elle déclenche alors la stimulation ($S_{AE} \rightarrow s_{im}$) dont la signification peut être traduite de façon anthropomorphique par « je stimule tes éléments tactiles intermandibulaires (s_{im}) pour obtenir un renforcement de tes régurgitations ». La sollicitée répond toujours par la « phrase » ($s_{AG} \rightarrow J_{Md}$) : « je rabats mon antenne active (s_{AG}) à la jonction mandibulaire (J_{Md}) et recherche le contact sensoriel avec une ou tes deux antennes ». Lorsque les réserves de cette dernière sont en quantités suffisantes, cette « phrase » est suivie de ($s_{AG} \rightarrow D \text{ lat.}$) : « tes stimulations sont suffisantes, je retire mon antenne active ($D \text{ lat.}$: départ latéral) et je renforce mes régurgitations ». Après la réponse positive de la sollicitée, la solliciteuse ne prolonge pas ses stimulations dans son espace intermandibulaire, elle répond par ($S_{AE} \rightarrow D \text{ ext.}$) : « j'ai renforcé tes régurgitations, je cesse mes stimulations, je relève mon antenne (S_{AE}) vers l'extérieur » ($D \text{ ext.}$: départ vers l'extérieur).

Cette succession de « phrases » existe dans toute trophallaxie, quels que soient les rapports de dominance des deux insectes en présence. Elle est résumée et formalisée dans la *fig. 1* (la signification des symboles se trouve dans la légende).

b) Les « phrases » antennaires, lorsque les réserves de la sollicitée diminuent.

La diminution progressive des réserves entreposées dans le jabot de la sollicitée amène une nouvelle succession de « phrases » dont les principales sont résumées et formalisées dans les figures 3 et 4.

De la même façon que précédemment, on décrit de façon anthropomorphique des « phrases » antennaires caractéristiques. La sollicitée déclenche le signal ($s_{AG} \rightarrow J_{Md}$) : « je veux rompre le contact, mes réserves s'épuisent », la sollicitéeuse répond par ($S_{AE} \rightarrow s_{Im}$) : « je désire prolonger le contact, je déclenche une nouvelle stimulation dans ton espace intermandibulaire, pour renforcer tes régurgitations »; « pendant ce temps, je retiens ton antenne active avec ma deuxième antenne ($S_{At} \rightarrow s_{AG}$) », etc... Selon l'abondance des réserves entreposées dans le jabot de la sollicitée, le langage antennaire des deux ouvrières évolue comme dans les fig. 2, 3 et 4.

Ces « phrases » antennaires existent dans tout contact trophallactique, à moins que la sollicitéeuse ne soit rapidement satisfaite par les régurgitations successives de la sollicitée, et ne brise elle-même la trophallaxie.

L'établissement d'une échelle de dominances ne perturbe, ni la nature, ni l'ordre des « phrases ». Il y a seulement des éléments réactionnels supplémentaires. Le plus fréquent est le renforcement des « phrases » stimulantes de la sollicitéeuse dominante par des mouvements de pattes qui retiennent plus facilement et plus longtemps la sollicitée. Ceci se produit surtout lorsque cette dernière déclenche le signal ($s_{AG} \rightarrow J_{Md}$) : « mes réserves sont épuisées, je désire rompre le contact ».

II. — LE LANGAGE GESTUEL

Selon qu'une ouvrière est élevée ou basse dans l'échelle sociale, elle sollicite sa nourriture, en adoptant d'emblée une posture érigée ou couchée. Elle prend donc au départ du contact trophallactique une posture qui traduit globalement son rang social et dont le niveau est ainsi reconnu par l'ouvrière sollicitée. C'est un premier signal gestuel qui élimine déjà un certain nombre de contacts trophallactiques.

La sollicitéeuse qui aborde la trophallaxie en posture érigée, manifeste d'emblée un rang social élevé (schémas C et D de la fig. 5);

● ...elle obtiendra toujours le contact avec une ouvrière peu élevée dans l'échelle sociale. Celle-ci reconnaît immédiatement sa dominance élevée et se met en posture latérale couchée (sur le schéma D, la sollicitée est couchée sur le côté droit);

● ...En revanche, elle n'obtiendra le contact avec une ouvrière de même rang, ou plus dominante, que si celle-ci possède des réserves

abondantes dans son jabot (schéma C : la solliciteuse garde alors la posture érigée). Sinon, deux types de comportement sont possibles :

○ la sollicitée ne répond pas aux stimulations de la solliciteuse. Ses premières « phrases » sont négatives : elles sont constituées de rabattements antennaires entre les deux paires de mandibules. Elle empêche ainsi l'établissement et le maintien de tout contact trophallactique. L'ensemble des « phrases » antennaires de la sollicitée constitue un signal d'ensemble qui renseigne la solliciteuse sur son refus de régurgiter. Cela suffit, en général, pour que la solliciteuse n'insiste pas, accepte ce refus et recherche une autre partenaire;

○ si la solliciteuse essaye d'imposer plus longtemps ses stimulations antennaires, elle déclenche un deuxième type de réponse chez la sollicitée : celle-ci refuse encore une fois l'intercommunication antennaire, responsable du contact. Puis, elle se retourne contre la solliciteuse, en lui mordillant les pièces buccales et en l'agrippant parfois violemment.

La solliciteuse qui aborde le contact trophallactique en posture couchée manifeste d'emblée un rang social peu élevé, ou pas encore établi avec netteté (schémas A et B). Comme précédemment, c'est un signal gestuel qui renseigne sa partenaire sur son niveau global de dominance. L'acceptation du contact est conditionnée par la quantité de nourriture entreposée dans le jabot de la sollicitée.

Celle-ci réagit en fonction de son propre rang social. Elle ne se met en posture couchée que si elle est très basse dans l'échelle sociale (schéma A). Dans tous les autres cas, elle garde la posture érigée.

CONCLUSION

Lorsque deux ouvrières de Guêpes entrent en contact trophallactique, elles adoptent donc d'emblée des postures particulières qui les renseignent mutuellement sur leur rang social. Puis, l'ensemble des premiers mouvements antennaires de la sollicitée constitue un autre signal qui indique à la solliciteuse si elle accepte ou refuse la poursuite du contact. Lorsque ce signal est positif, les deux partenaires échangent des « phrases » antennaires absolument caractéristiques. Pour déclencher ou renforcer les régurgitations de la sollicitée, la solliciteuse doit d'abord stimuler certaines de ses pièces buccales, riches en récepteurs tactiles. La sollicitée répond par des rabattements d'une ou de ses deux antennes à l'encontre des propres antennes ou des palpes de la première qui répond à son tour, de façon précise et synchrone; et ainsi de suite. De cette façon, il s'établit un véritable langage tactile entre les deux partenaires d'une trophallaxie. La solliciteuse est renseignée à tout moment sur l'abondance des régurgitations de la sollicitée et sur l'évolution de sa dominance par rapport à l'autre, grâce à la nature et à l'ordre des réponses antennaires suc-

cessives. De la même façon, la sollicitée est informée de l'évolution de sa propre dominance, par rapport à sa partenaire.

A la suite de leurs trophallaxies successives, positives ou négatives, les ouvrières acquièrent ainsi une certaine connaissance de leur place dans l'échelle sociale de la colonie, ainsi que de la qualité et de la quantité de nourriture distribuée entre tous les individus. Par suite, elles sont assez rapidement informées d'un déséquilibre dans l'approvisionnement de la colonie. Il va en résulter des modifications dans le comportement des ouvrières. Par exemple, celles qui occupaient essentiellement une fonction de nourrices vont sortir du nid et contribuer à son approvisionnement.

Le langage gestuel et tactile des ouvrières de Guêpes régit donc, non seulement leurs rapports interindividuels, mais aussi la coordination de la plupart de leurs activités sociales.

BIBLIOGRAPHIE

- MOLES (A.), 1963 : Animal language and information theory. In « *Acoustic behaviour of animal* ». Ed. Busnel, 6, p. 112-131.
- MONTAGNER (H.), 1965 : Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les Guêpes du genre *Vespa*. Thèse. A paraître.

Intervention de M. DELIGNE.

Chez un individu donné, les antennes droites et gauches peuvent-elles jouer indifféremment le rôle de ce que vous appelez « antenne externe » et « antenne interne » ou y-a-t-il une asymétrie constante (ou statistique) entre-elles?

Réponse de M. MONTAGNER.

Il n'y a pas de position privilégiée pour la sollicitieuse : elle peut se coucher aussi bien sur le côté droit que sur le côté gauche.

Intervention de M^{lle} LEROY.

Quels sont les critères de dominance utilisés? Comment s'établit la hiérarchisation? Est-elle permanente?

Réponse de M. MONTAGNER.

L'étude des contacts trophallactiques chez les Guêpes du genre *Vespa* nous a montré, de façon constante, que les individus sont d'autant plus élevés dans l'échelle sociale, qu'ils ont obtenu davantage de contacts trophallactiques positifs. Il en résulte des postures, absolument caractéristiques des niveaux de dominance de chaque partenaire du contact : par exemple, un individu qui n'a obtenu que de rares trophallaxies positives adoptera d'emblée une posture couchée,

face à *n'importe quel solliciteur éventuel*, quel que soit le niveau de dominance de ce dernier. Si cet individu dominé possède des réserves en quantités suffisantes dans son jabot, *il acceptera toujours de régurgiter* sous l'effet des stimulations du solliciteur (le contraire n'est pas vrai). S'il n'a pas de réserves, il subira des mordillements et sera agrippé par le solliciteur (encore une fois, le contraire n'est pas vrai).

L'établissement d'une échelle de dominances est permanente, mais les individus qui appartiennent, à un certain moment, à un niveau social précis, peuvent régresser, ou avancer dans l'échelle sociale, selon qu'ils ont obtenu moins ou plus de contacts trophallactiques positifs que les autres.

Intervention de M. HOWSE.

Peut-être s'agit-il d'une chose que je n'ai pas bien comprise dans votre communication très intéressante, mais je voudrais demander si vous avez pu constater sans doute si il y a une stimulation seulement tactile des palpes de la sollicitée par les antennes de la solliciteuse?

Réponse de M. MONTAGNER.

La stimulation tactile des palpes de la sollicitée est assurée par une des antennes de la solliciteuse. Mais, il est vraisemblable que les palpes de la sollicitée reçoivent des stimulations olfactives, issues du passage des substances régurgitées entre les deux Insectes.

Intervention de M. BOUILLON.

Suite à l'intervention de M^{lle} LEROY; le niveau énergétique supérieur, correspondant à la dominance, ne peut-il être dû à autre chose qu'à l'intensité des échanges trophallactiques? en tout cas au départ? et à quoi?

Réponse de M. MONTAGNER.

L'hypothèse de niveau énergétique supérieur des Insectes qui ont obtenu davantage de contacts trophallactiques doit être réservée. Il est possible qu'il se produise un effet psycho-somatique, comme l'expliquait M. le Professeur GRASSE, l'autre jour, après la projection de mon film. Nous avons l'intention d'éclaircir ce point important, au cours de nos prochains travaux.

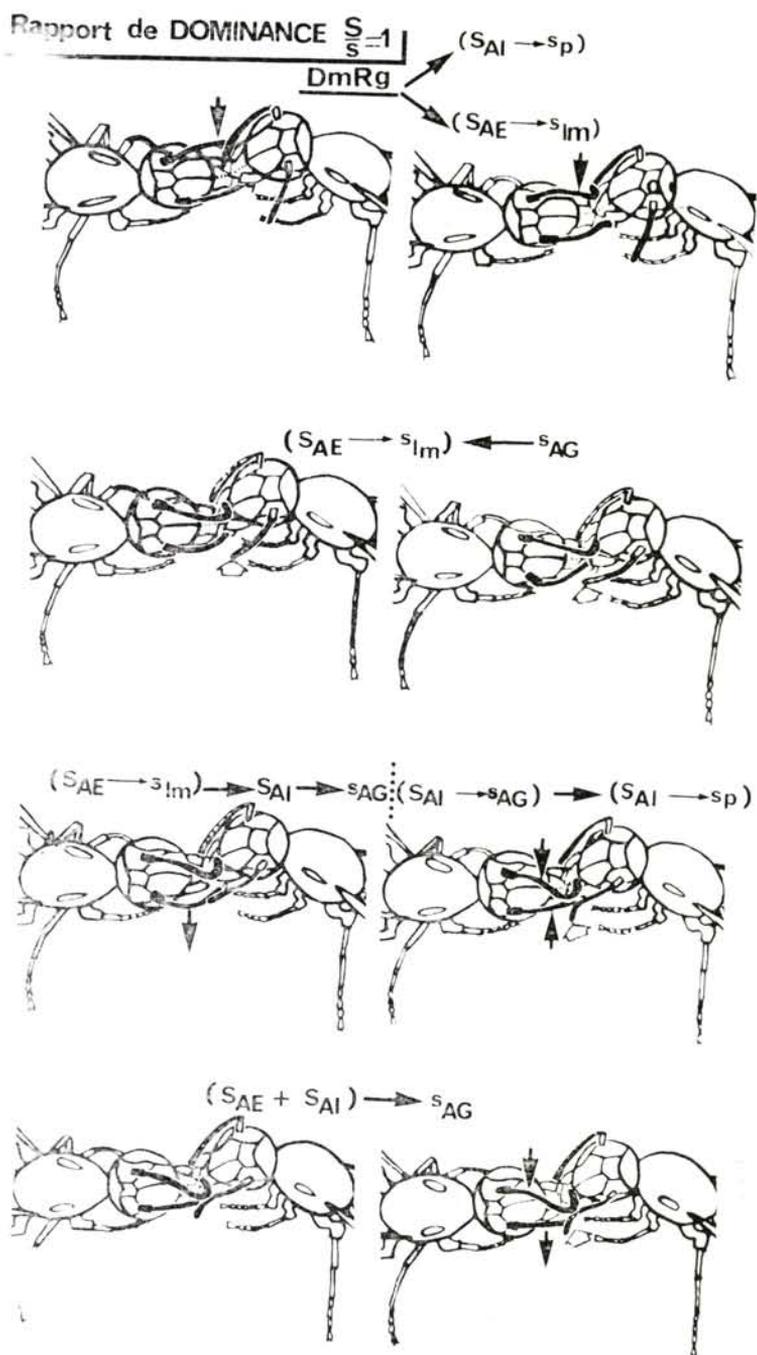
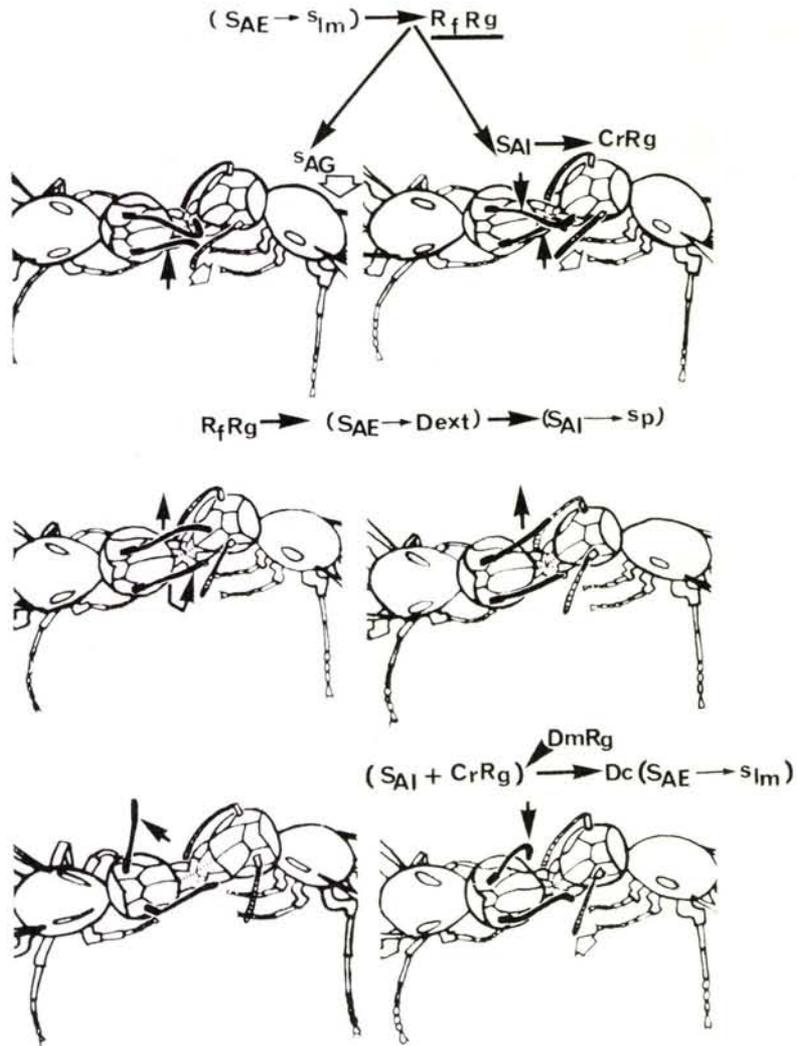


FIG. 1. — Formalisation de la succession des stimulations (de la solliciteuse) et des réponses (de la sollicitée, puis de la solliciteuse) qui permettent la continuité d'un contact trophallactique entre deux ouvrières d'égale dominance. La trophallaxie vient de commencer.



La sollicitée possède des réserves abondantes dans son jabot et répond à chaque stimulation de la sollicituse, sans chercher à rompre le contact.

Code utilisé : (l'utilisation d'un tel code permet de rechercher des « phrases » identiques, dans diverses conditions expérimentales)

- S** : Sollicituse
s : sollicitée
AE : Antenne extérieure de la sollicituse
AI : Antenne intérieure de la sollicituse
AG : Antenne gauche de la sollicitée
AD : Antenne droite de la sollicitée
sP : Palpes de la sollicitée
sIm : Espace intermandibulaire de la sollicitée
DmRg : Diminution de la régurgitation
RfRg : Renforcement de la régurgitation
CrRg : Contrôle de la régurgitation
Dext. : Départ de l'antenne extérieure de la sollicituse vers l'extérieur
Dc : Déclenchement.

Les petites flèches indiquent les déplacements effectifs de chaque antenne.

Les grandes flèches indiquent la ou les conséquences d'un déplacement antennaire.

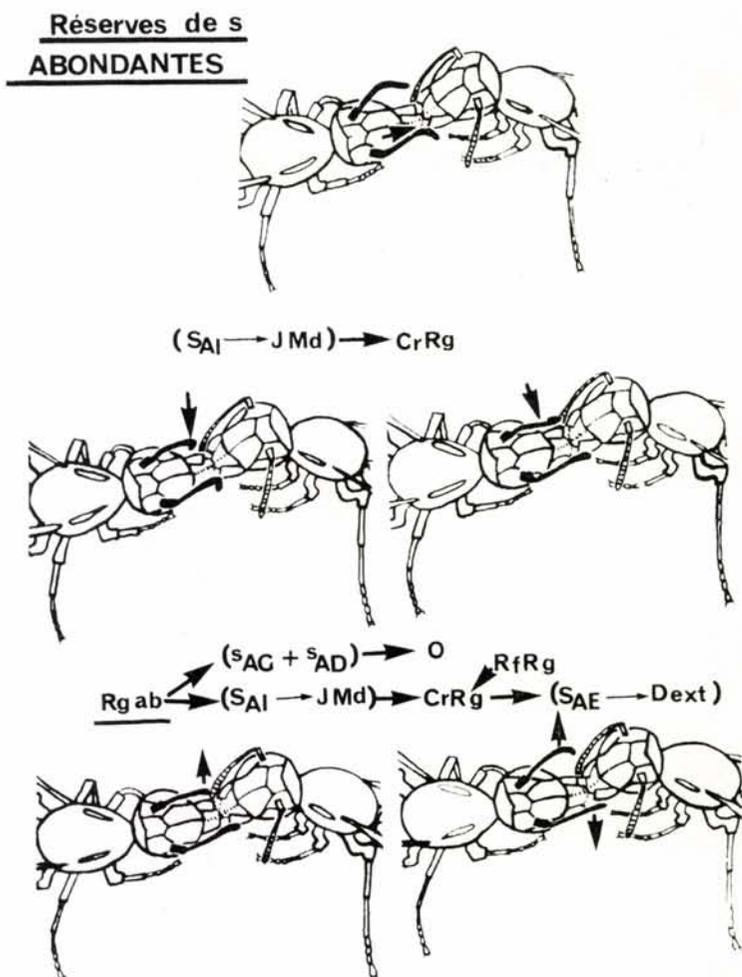


FIG. 2. — Succession des phrases antennaires entre deux ouvrières, lorsque les réserves de la sollicitée sont abondantes. Dans ce cas, la sollicitée régurgite de façon continue à la suite des premières stimulations portées par la solliciteuse dans son espace intermandibulaire. Celle-ci ne développe donc pas de nouvelles stimulations. Les antennes de la sollicitée restent passives.

Le code utilisé est le même que celui de la Fig. 1.

Il faut ajouter : JMd : Jonction mandibulaire des 2 insectes

Rgab : Régurgitations abondantes.

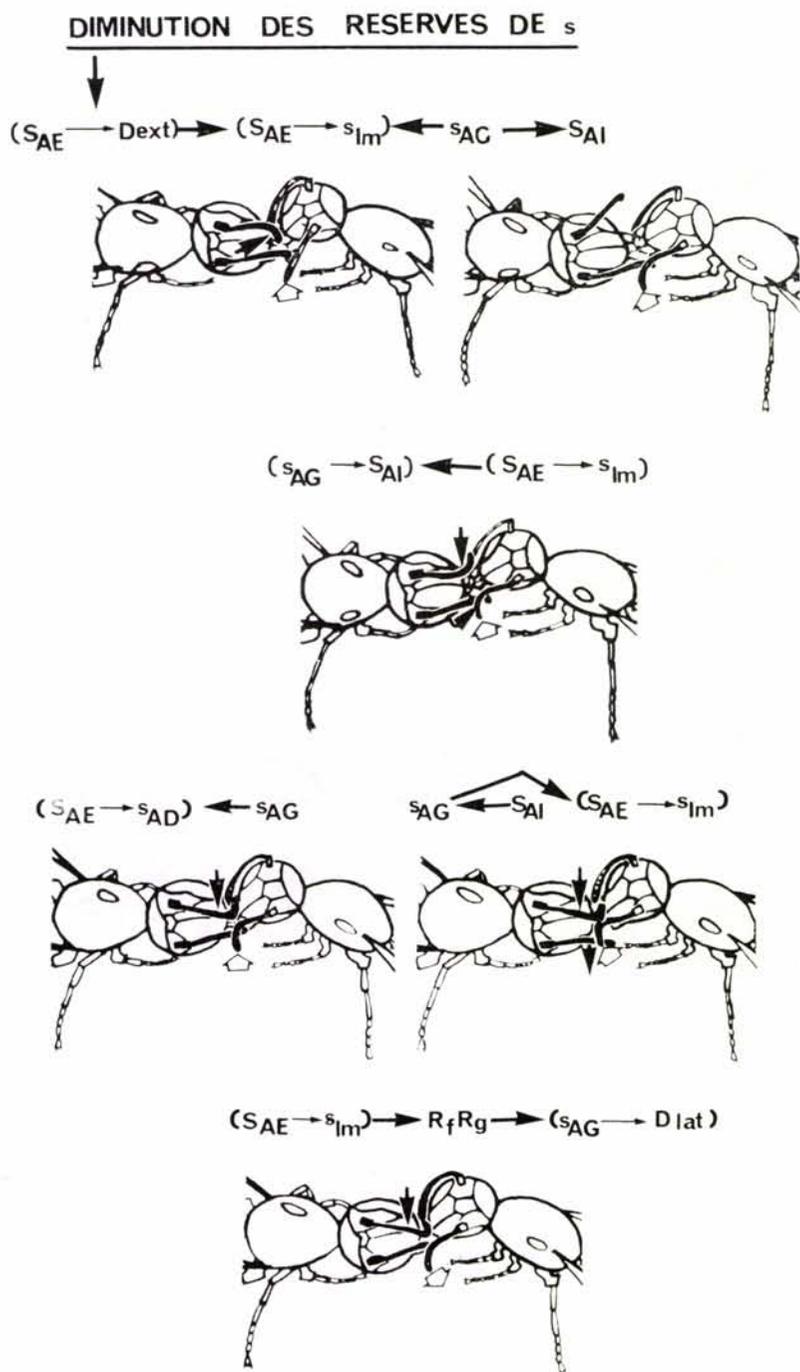


FIG. 3. — Succession des stimulations et des réponses qui se produisent entre deux ouvrières lorsque les réserves de la sollicitée commencent à s'épuiser. Dans ce cas, la sollicitée rabat souvent une antenne qui, après avoir rencontré les antennes de la sollicituse, cherche à s'insinuer entre les deux paires de mandibules. La sollicituse réagit en essayant de repousser cette antenne avec les siennes.

Le code utilisé est le même que celui de la fig. précédente.

FIN DES REGURGITATIONS: Réserves de s épuisées

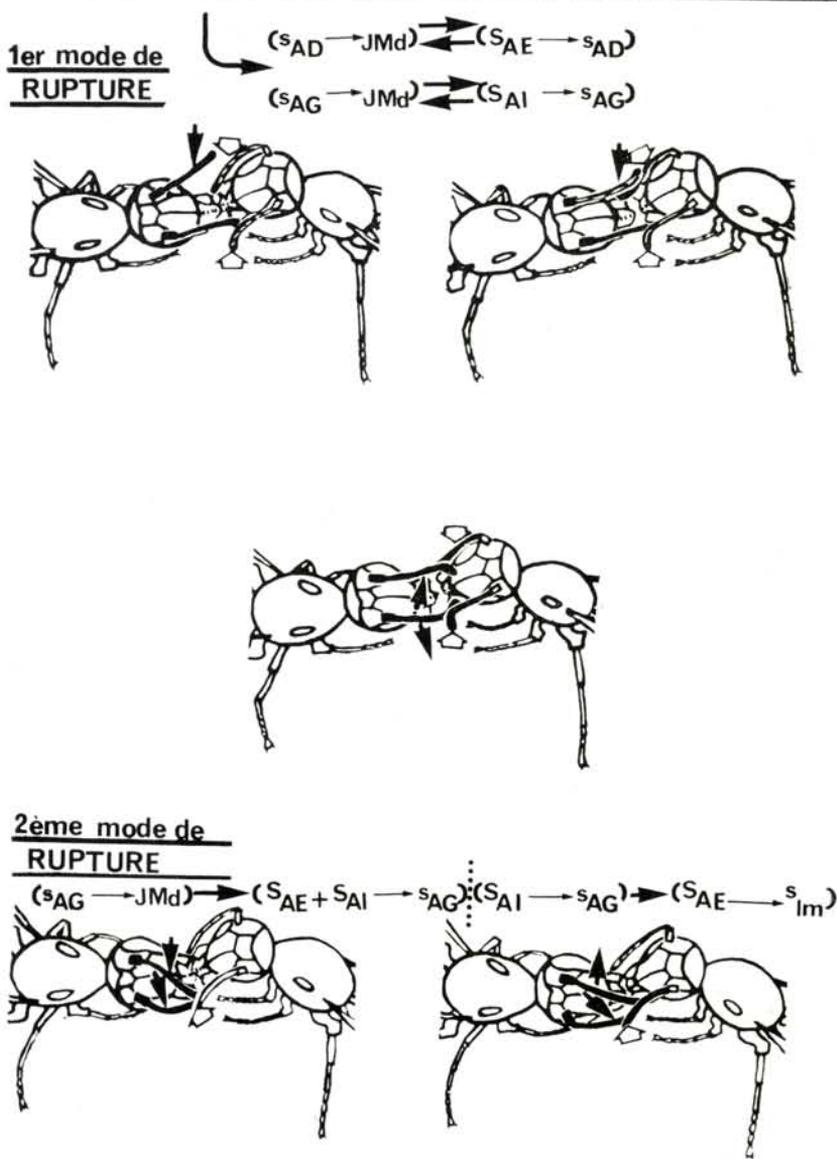


FIG. 4. — Succession des stimulations et des réponses qui se produisent entre deux ouvrières, au moment de la rupture du contact trophallactique par la sollicitée. La sollicitée cherche sans arrêt à insinuer une ou deux antennes entre les deux paires de mandibules. La sollicitée essaye de les repousser chaque fois. Le code utilisé est le même que celui de la fig. précédente.

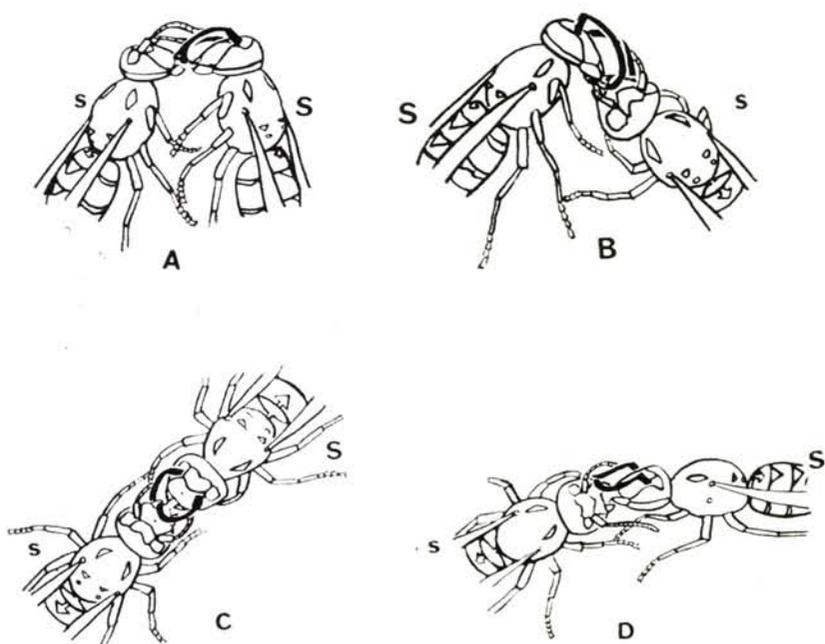


FIG. 5. — Les différentes postures adoptées d'emblée par les deux partenaires d'un contact trophallactique.

S : solliciteuse

s : sollicitée

A : les deux ouvrières sont de rang social très bas

B : la solliciteuse a un niveau social égal ou inférieur à celui de la sollicitée

C : la solliciteuse a un niveau social très élevé, la sollicitée pouvant avoir une dominance égale ou légèrement inférieure

D : la solliciteuse est très dominante — la sollicitée est très dominée.