

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

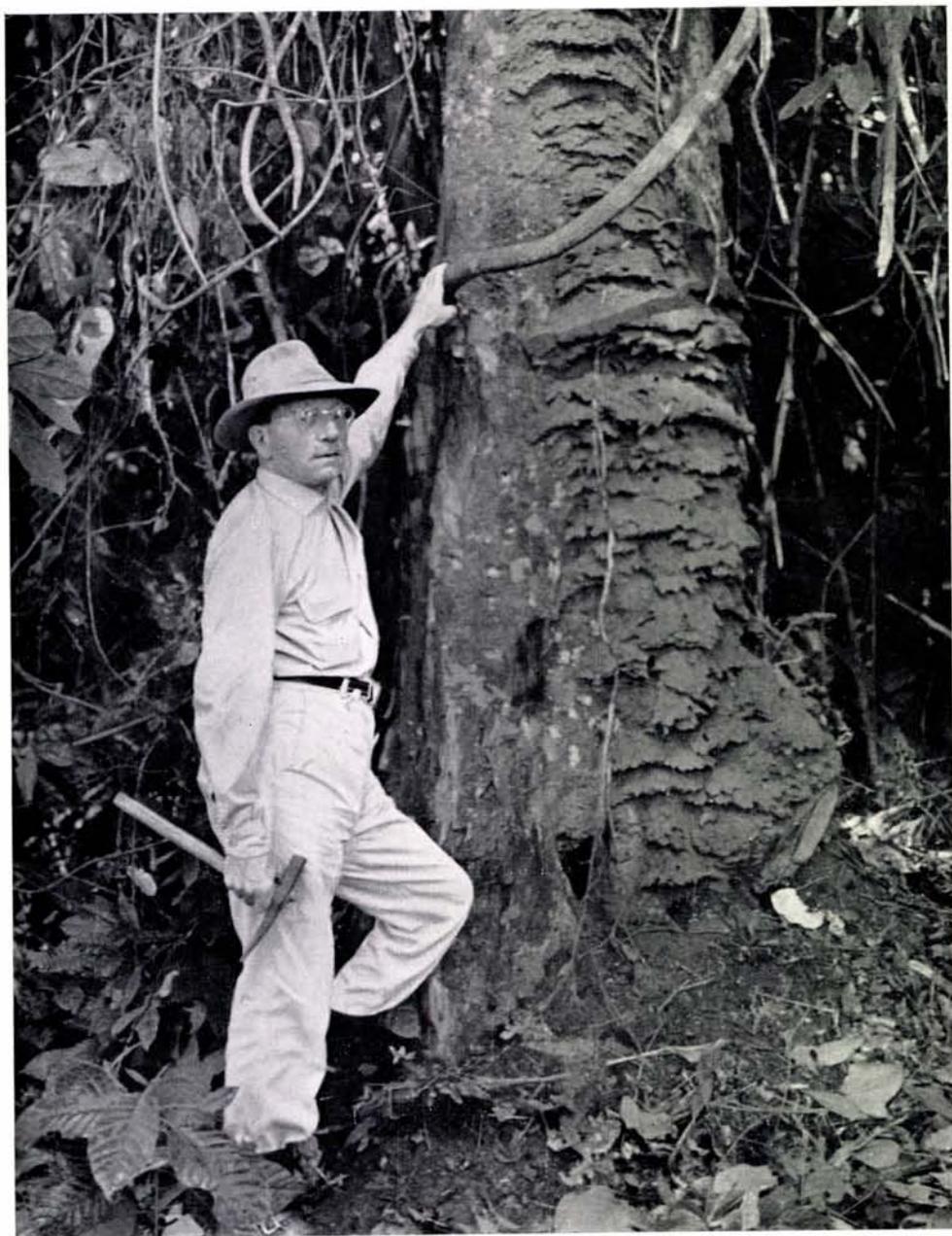
Toulouse 5 - 10 Juillet 1965



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

LABORATOIRE D'ENTOMOLOGIE DE LA FACULTÉ DES SCIENCES

COMPTES RENDUS DU V^e CONGRÈS
DE
L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX
TOULOUSE 5 - 10 Juillet 1965



En hommage à Monsieur le Professeur Pierre-Paul GRASSÉ,
Fondateur de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux,
à l'occasion de son 70^e Anniversaire.

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

INTRODUCTION

Lors de l'assemblée générale tenue à l'issue du IV^e Congrès de l'U.I.E.I.S. à Pavie en septembre 1961, il avait été décidé que la prochaine réunion aurait lieu en France.

Le laboratoire d'Entomologie de la Faculté des Sciences de Toulouse ayant été pressenti par le Bureau de la section nationale, le V^e Congrès s'est tenu à Toulouse du 5 au 10 juillet 1965.

Nous tenons à remercier très vivement :

Monsieur A. LOYEN, Recteur de l'Académie de Toulouse, qui a bien voulu accepter la Présidence de la séance inaugurale et dont l'aide constante tant morale que matérielle a permis d'en entreprendre avec confiance la réalisation.

Monsieur le Préfet de la région Midi-Pyrénées et le Conseil général de la Haute-Garonne.

Monsieur le Maire de Toulouse.

Monsieur le Doyen de la Faculté des Sciences.

Monsieur le Directeur général du C.N.R.S.

Monsieur le Directeur général de l'O.R.S.T.O.M.

Monsieur le Président du syndical professionnel national des fabricants de produits pour la protection chimique des Bois.

— dont la générosité en a facilité le déroulement.

ORGANISATION DU CONGRÈS

COMITÉ D'HONNEUR :

M. A. LOYEN, Recteur de l'Académie de Toulouse.

Monsieur le Préfet de la région Midi-Pyrénées.

Monsieur le Maire de Toulouse.

Monsieur le Professeur P. P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, Président de l'U.I.E.I.S.

Monsieur le Professeur J. BLAIZOT, Doyen de la Faculté des Sciences.

COMITÉ D'ORGANISATION :

M. A. LEDOUX, Professeur à la Faculté des Sciences.

M. Cl. TOROSSIAN, Maître-Assistant.

M. L. PASSERA, Assistant.



LISTE DES PARTICIPANTS

- M^{me} ALIBERT Jacqueline, Docteur, Laboratoire d'Évolution, 105, Boulevard Raspail, Paris (6^e).
- M. BACCIO Baccetti, Professeur, Via Romana 17, Firenze, Italia.
- M. BILIOTTI Émile, Directeur, Station de Zoologie agricole et de Lutte biologique, Route du Cap, Antibes (A.-M.).
- M^{me} BODOT-GUIRARD Paulette, Docteur, Les Cauvelles, Allauch.
- M. BOISTEL Jacques, Professeur, Faculté des Sciences de Rennes, Laboratoire de Physiologie Animale.
- M. BOUILLON Albert, Professeur, Université Lovanium, B. P. 220 Léopoldville XI, Congo.
- M. BURLIN Armand, Docteur, Chemin des Prés, Toulouse.
- M. CANARD Michel, Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire d'Entomologie.
- M. CARLISLE David Brez, Docteur, Anti-Locust Research Centre, College House, Wrights Lane, London W. 8.
- M. CASSIER Pierre, Docteur, 105, boulevard Raspail, Paris (6^e).
- M. CHAUVIN Rémy, Professeur, 14, rue Castagnary, Paris (15^e).
- M. CHRISTENSEN Paul, Professeur, Institute of General Zoology, Universitetsparken 3, Ø, Copenhagen, Denmark.
- M. DARCHEN Roger, Docteur, La Mancelière par Brezolles (E.-L.).
- M^{me} DARDAGNON Danièle, Docteur, Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire d'Entomologie.
- M^{lle} DELAGE Bernadette, Docteur, Station biologique, Les Eyzies.
- M. DELIGNE Jean, Docteur, Laboratoire de Zoologie, Université de Bruxelles, 50, av. F. D. Roosevelt, Bruxelles 5.
- M. DELYE Gérard, Docteur, 143, Chemin de Sainte-Marguerite à Saint-Tronc, Marseille (9^e B.) (B.-du-R.).
- M^{me} DELYE Paulette, 143, Chemin de Sainte-Marguerite à Saint-Tronc, Marseille (9^e B.) (B.-du-R.).
- M. DEMOLIN Guy, Docteur, Station de Zoologie agricole, Route du Cap, Antibes.
- M^{me} ELLIS Peggy, Docteur, Anti-Locust Research Centre, College House, Wrights Lane, London W. 8.
- M. ERNST Eberhard, Docteur, Schweiz. Tropen institut, Socinstr. 57, Basel-Schweiz.
- M. FOUABI Kouahou, Docteur, Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire d'Entomologie.
- M^{lle} FROMANTIN Jeanne, Docteur, Université d'Abidjan, B. P. 8 109, Abidjan-Cocody (Côte d'Ivoire).
- M^{me} FUZEAU-BRAESCH Suzel, Docteur, Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Orsay (S.-O.).
- M. GASPARD Charles, Docteur, Zoologie générale, Institut Agronomique de Gembloux, Belgique.
- M. GERVET Jacques, Docteur, CNRS-INP 6, 31, chemin J.-Aiguier, Marseille.
- M. GHOVANLOU Houchang, Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire d'Entomologie.
- M. GRASSE Pierre, Professeur, 105, boulevard Raspail, Paris.
- M^{lle} GRASSE Isabelle, 105, boulevard Raspail, Paris.
- M. GUILLET Jean-Claude, Docteur, 1, rue Jacques-Cassard, Rennes (I et V).
- M. HOWSE Philip Edwin, Docteur, Department of Zoologie, University College, Cathays Park, Cardiff (G.-B.).
- M. ITO Masaharu, Professeur, The Kyoto Unesco Association, c/o Mrs YAMAZAKI, Kawaramachi-Ebisugawa-Nishiiru-Agaru, Nakakyo-Ku, Kyoto, Japan.
- M. JOURDHEUIL Pierre, Docteur, Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire d'Entomologie.
- M^{lle} KELNER-PILLAULT Simone, Docteur, 45 bis, rue de Buffon, Paris V^e.
- M. KNETZ Gerhard, Docteur, 87, Würzburg Arndtstr. 12-B. R. D.
- M. KRAFFT Bertrand, Docteur, Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, Strasbourg.

- M. LAVABRE, Docteur, I.F.C.C., 34, rue des Renaudes, Paris (17^e).
- M. LECOMTE Jacques, Docteur, Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, Bures/Yvette.
- M. LEDOUX André, Professeur, Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire d'Entomologie.
- M^{me} LEDOUX Denise, « Clairval » chemin de Pechbusque, Pouvoirville, Toulouse.
- M. LEHMENSİK, Professeur, Parasitologische Abteilung des Zoologischen Instituts der Universität Bonn.
- M. LE MASNE Georges, Docteur, 31, chemin J.-Aiguier, Marseille (9^e).
- M^{lle} LEROY Yveline, Docteur, 138, boulevard de L'Hôpital, Paris XIII^e.
- M. LEVIEUX Jean, Docteur, Laboratoire de Zoologie de l'E.N.S., 24, rue Lhomond, Paris (5^e).
- M. LINDAUER Martin, Professeur, 6 Frankfurt, Siesmayerstr. 70.
- M. LOFOVIST Jan, Docteur, Entomological Inst. Helgonavägen, 3, Lund, Sweden.
- M. LOUIS, Laboratoire de Génétique Évolutive, Gif-sur-Yvette (S.-et-O.).
- M. LOUVEAUX Jean, Directeur, Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, Bures/Yvette.
- M. MATHIS Maurice, Docteur, 39, Parc du Val d'Or, Saint-Cloud.
- M^{me} MATHIS, 39, Parc du Val d'Or, Saint-Cloud (S.-O.).
- M^{me} MAURIZIO Anna, Docteur, Rosenweg 9, 3097 Liebefeld BE, Schweiz.
- M. MONTAGNER Hubert, Docteur, 42, avenue de la Libération, Nancy.
- M. NJIENST Michel, Docteur, Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire d'Entomologie.
- M. NGUYEN THANH XUAN, Docteur, Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire d'Entomologie.
- M. NOIROT Charles, Professeur, Faculté des Sciences, Laboratoire de Zoologie, Dijon.
- M^{me} NOIROT, Docteur, Faculté des Sciences, Laboratoire de Zoologie, Dijon.
- M^{lle} PAIN Jeanine, Docteur, Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes Sociaux, Bures/Yvette.
- M. PARDI Leo, Professeur, Via Romana 17, Firenze, Italia.
- M. PASSERA Luc, Docteur, Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences, Toulouse.
- M^{me} PASSERA Andrée, 76, Route de Narbonne, Bat. B, escalier 1, Toulouse.
- M. PASTEELS Jacques, Docteur, Faculté des Sciences, Laboratoire de Zoologie, Université libre de Bruxelles, 50, av. F.-D.-Roosevelt, Bruxelles 5.
- M. PAVAN Mario, Professeur, Istituto di Entomologia agraria, P. Botta, Pavia (Italia).
- M^{lle} PERSHAD SHOBHA, Docteur, Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, Bures/Yvette.
- M. PICHON Yves, Docteur, Laboratoire de Physiologie Animale, Faculté des Sciences, Rennes.
- M. PLATEAUX Luc, Docteur, 40, rue de Seine, Paris (6^e).
- M^{me} PLATEAUX Cécile, Docteur, 40, rue de Seine, Paris (6^e).
- M. POLDI Bruno, Docteur, Mantova (Italia) viale Leopardi 2.
- M. POUVREAU André, Docteur, I.N.R.A., Bures/Yvette (S.-O.).
- M. RICHARD Gaston, Professeur, Faculté des Sciences, Laboratoire de Biologie Animale, Rennes.
- M. RITTER VON SKRAMLIK Emil, Professeur, Direktor des physiologischen Instituts der Humboldt-Universität. Potsmader Str. 98 Ghs. r1, 1 Berlin 30.
- M. RÜTH Maurice, Docteur, 12, rue François-Villon, Bondy (Seine).
- M. SANDS William, Docteur, Termite Research, Unit c/o British Mus. (Nat. Hist.). Cromwell RD, London SW7.
- M^{me} SANDS K., Termite Research, Unit c/o, British Mus. (Nat. Hist.). Cromwell RD, London SW7.
- M. SANDULEAC Eugen, Professeur, Roumanie, Bucuresti-Chitila, str. Banat 54.
- M. SOULIÉ Jean, Professeur, Université d'Abidjan, B. P. 8109, Abidjan-Cocody (Côte d'Ivoire).
- M. SPRINGHETTI Antonio, Docteur, Istituto, di Zoologia, P. Botta, Pavia, (Italia).
- M. STRAMBI Alain, Docteur, CNRS-INP 6, 31, chemin J.-Aiguier, Marseille (9^e).
- M. STUART, Docteur, Department of Zoologie, 1101, East, 57 th.
- M^{me} STUART, Street, Chicago (Illinois).
- M^{me} TCHELEBI Marguerite, Docteur, 105, boulevard Raspail, Paris 6^e).

- M. TERRON Georges, Docteur, B. P. 337 Yaoundé (Cameroun).
M. TIRGARI Siavosh, Docteur, Laboratoire d'Entomologie, Faculté d'Agriculture d'Ahwaz, Iran.
M. TOHMÉ Georges, Professeur, rue Gemayel, Imm. Jean Melki, Beyrouth.
M. TOROSSIAN Claude, Docteur, Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire d'Entomologie.
M^{me} TOROSSIAN Jeanine, 44, rue d'Aubuisson, Toulouse.
M. VANDEL, Professeur, Faculté des Sciences de Toulouse, Laboratoire de Zoologie.
M. VERRON Henri, Docteur, Laboratoire d'Évolution, 105, boulevard Raspail, Paris (6^e).
M. VUILLAUME Maurice, Professeur, 42, avenue de la Libération, Nancy (M.-M.).
M. WOYKE Jersy, Docteur, Bee department, Agriculture college, Warsaw 25, Ursynow, Poland.
M. ZUBERI Habib A., Docteur, Unesco/Onuc B. P. 7248, Léopoldville (Congo).

PROGRAMME

LUNDI 5 JUILLET

- 9 h 30 Réunion des Congressistes — Remise des documents.
10 h Séance inaugurale.
11 h Réception par la Faculté.
15 h 30 M. LINDAUER (Frankfort), Orientierungs Leistungen des Geruchsinnes der Honigbiene.
18 h Réception à la Mairie de Toulouse.

MARDI 6 JUILLET

- 9 h M. CASSIER (Paris), en collaboration avec M^{me} TCHELEBI, Influences de la photopériode et de la Température sur *Locusta migratoria migratorioides* et sur *Schistocerca gregaria* (phase grégaire).
9 h 30 M. CARLISLE (Londres), en collaboration avec M^{me} ELLIS, The male pheromone of the Desert Locust *Schistocerca gregaria*, and, analogous substances.
10 h M^{me} FUZEAU-BRAESCH (Orsay), L'effet de groupe chez le Grillon.
10 h 30 M. DEMOLIN (Antibes), Grégarisme et subsocialité chez les processionnaires du Pin *Thaumetopoea pityocampa* Schiff. — Le nid d'hiver.
11 h M. PICHON (Rennes), en collaboration avec M. BOISTEL, Compléments à l'étude électrophysiologique de la transmission synaptique du 6^e ganglion abdominal de la Blatte *Periplaneta americana* L.
15 h M. LE MASNE (Marseille), Les transports mutuels autour des nids de *Neomyrma rubida* Latr. : un nouveau type de relations inter-spécifiques chez les Fourmis?
15 h 30 M. CHAUVIN (Strasbourg), Techniques d'élevage de *Formica polyctena*.
16 h M. DELYE (Marseille), Écologie des Fourmis du Sahara Nord-occidental (Hym. Formicidae).
16 h 30 M. GUILLET (Rennes), en collaboration avec M. BOISTEL, Contribution à l'étude électrophysiologique de l'olfaction chez deux espèces d'insectes : *Blaberus Craniifer* et *Geotrupes sylvaticus*.
17 h 30 Film.
21 h Danses folkloriques par les Ballets Occitans et Son et Lumière en l'Hôtel d'Assezat.

MERCREDI 7 JUILLET

- 9 h M^{me} ALIBERT (Paris), Étude de la Trophallaxie chez les Isoptères.
9 h 30 M. BOUILLON (Léopoldville), Quelques résultats des recherches en cours à Léopoldville.

- 10 h M. DELIGNE (Bruxelles), Observations sur le fonctionnement et la morphologie de l'appareil mandibulaire chez les soldats des Termites (Insectes Isoptères).
- 10 h 30 M. HOWSE (Cardiff), Nest building behaviour of the termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen).
- 11 h M. NOIROT (Dijon), en collaboration avec M^{me} NOIROT-TIMOTHÉE, Structures et ultrastructures dans l'intestin postérieur des Termitidae; rapports possibles avec la symbiose bactérienne.
- 15 h Visite de Toulouse.
- 21 h Projections de films et diapositives.

JEUDI 8 JUILLET

- 9 h M^{lle} PAIN (Bures-sur-Yvette), Influence de la reine sur la mortalité de groupes d'ouvrières accompagnatrices.
- 9 h 30 M. WYKE (Varsovie), Study on diploid drone honey bees.
- 10 h M. SANDULEAC (Bucuresti-Chitila), Contribution à l'étude génophénotypique des abeilles *Apis mellifera carpatica*.
- 10 h 30 M. ROTH (Bondy), La thermorégulation chez les abeilles.
- 11 h M. LOUVEAUX (Bures-sur-Yvette), Les problèmes d'acclimatation chez l'Abeille (*Apis mellifica* L.)
- 13 h 30 Excursion à Albi et Cordes. Gorges de l'Aveyron.

VENDREDI 9 JUILLET

- 9 h M. PASSERA (Toulouse), Inhibition de la ponte des ouvrières par les reines chez la Fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Formicidae).
- 9 h 30 M. POLDI (Mantova), Le premier élevage artificiel d'une larve de fourmi : *Tetramorium caespitum* L.
- 10 h M. SOULIÉ (Abidjan-Cocody), Répartition géographique des genres de la tribu des *Cremastogastrini* dans la faune éthiopienne et malgache (*Hymenoptera* — *Formicoidea*).
- 10 h 30 M. KNEITZ (Würzburg), Zur Morphologie der Tragepartner während des saisonalen Traverhaltens von *Formica polyctena* Foerst. (Hym. Formicidae).
- 11 h M. DARCHEN (La Mancelière par Brezolles), Comparaison des comportements de chasse et de construction de 3 espèces d'araignées sociales du Gabon.
- 15 h M^{me} BODOT-GUIRARD (Allauch), Sur l'essaimage et les premières étapes du développement des *Allodoterme giffardii*.
- 15 h 30 M. SANDS (Londres), The distribution of nasute Termites (Isoptera Termitidae Nasutitermitinae), in the Ethiopian zoogeographical region.
- 16 h M. PASTEELS (Bruxelles), Comportements des ouvrières de *Nasutitermes lujae* d'âges différents lors de la formation d'une piste de récoltes (Insectes Isoptères).
- 16 h 30 M. VERRON (Paris), La répartition des Termites français et leurs ravages dans le département des Pyrénées orientales.
- 17 h M. A. M. STUART (Chicago), The structure and function of the sternal gland in *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) and its role in behaviour.

- 17 h 30 M. KRAFFT (Strasbourg), Contribution à l'étude de la biologie d'*Aranea consociata*.
20 h 30 Banquet.

SAMEDI 10 JUILLET

- 9 h M. STRAMBI (Marseille), Influence du Parasite *Xenos vesparum* (Rossi) sur la neurosécrétion des individus du sexe femelle de *Polistes gallicus* L.
9 h 30 M. VUILLAUME (Nancy), Cellules rondes et cellules hexagonales chez les Apides et les Vespides.
10 h M. MONTAGNER (Nancy), Les intercommunications dans les sociétés de guêpes du genre *Vespa*.
10 h 30 M^{lle} COSTA CRUZ (Sao Paulo), Recherches sur les Melipones
11 h Assemblée générale. Clôture.

**Liste des Présidents, Vice-Présidents
et Secrétaires des séances de travail du Congrès**

	Président	Vice-Président	Secrétaire
Lundi après-midi	MM. CHRISTENSEN	SOULIÉ	
Mardi matin	LINDAUER	NOIROT	VUILLAUME
Mardi après-midi	BOUILLON	LOUVEAUX	DARCHEN
Mercredi matin	ZUBERI	Le MASNE	
Jeudi matin	HOWSE	KNEITZ	DELIGNE
Vendredi matin	WOYKE	SANDS	VERRON
Vendredi après-midi	CHAUVIN	ERNST	PASTEELS
Samedi matin	STUART	SANDULEAC	TOHMÉ

DIE ORIENTIERUNGSLEISTUNGEN DES GERUCHSINNES DER HONIGBIENE

LINDAUER, M. und H. MARTIN
Zoologisches Institut der Universität Frankfurt

In der Welt der Bienen nehmen Duftsignale einen hervorragenden Platz ein : Blumendüfte locken die Trachtbienen zu den Futterplätzen; deren Artspezifität garantiert die Blütenstetigkeit der Sammlerinnen.

Der Stockduft, der sich vermutlich aus einem Gemisch von zahlreichen Aromastoffen, die die Trachtbienen mit ihren Nektar- und Pollenproben nach Hause bringen, zusammensetzt, kennzeichnet jedes Volk eines Bienenstandes individuell. Dieses Mischaroma, sicherlich noch bereichert mit dem Wachsgeruch der Waben und dem Individualduft der Larven und Imagines, nehmen die Feldbienen in ihrem Haarkleid mit auf die Reise, und wenn sie bei der Rückkehr von den Wächtern kontrolliert werden, zeigen sie diese Duftkarten als Ausweis vor, denn fremde Bienen, kenntlich am falschen Stockduft, werden nicht eingelassen und verjagt.

Das alles sind Duftsignale, die von *körperfremden* Stoffen geliefert werden. Nicht minder bedeutungsvoll sind solche, die aus eigenen Körperdrüsen stammen :

a) Der Sterzelduft, den die sterzelnde Biene aus einem Duftfläschchen an der Abdomenspitze freisetzt, lockt die Jungbienen beim Vorspiel zum heimatlichen Flugloch zurück; den Schwarmbienen wird angezeigt, wo sich die Königin niedergelassen hat, wo also die Schwarmtraube sich sammeln wird; erfolgreiche Sammelbienen beduften intensiv die nähere Umgebung ihrer Sammelstelle mit Hilfe dieses Sterzelorgans.

b) Der Königinnduft vermittelt außerordentlich wichtige Signale zur Steuerung und Erhaltung der sozialen Organisation : die Anwesenheit einer gesunden Königin wird angekündigt und damit weislichartiges Verhalten garantiert : die Ovariender Arbeiterinnen bleiben verkümmert, die aufzucht neuer Königinnen unterblebt.

c) Der Alarmduft, den jede Biene bei Gefahr ihrem Stachelrinnenpolster freigibt (Abb. 1) fordert die Stockgenossen zur Verteidigung auf.

Von Frisch hat erwiesen, daß als einziges Riechorgan der Biene die Antenne in Frage kommt, und er hat weiter festgestellt, daß die

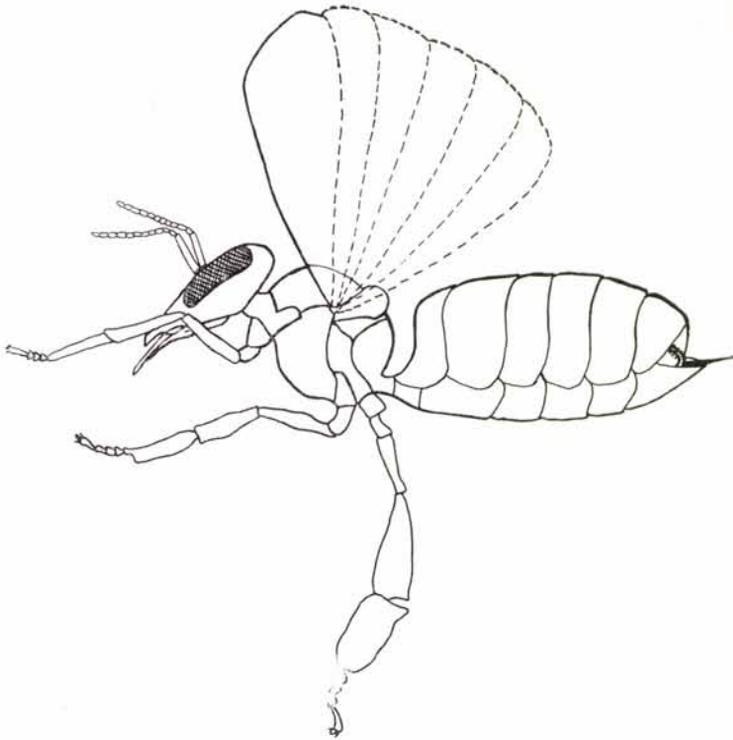


ABBILDUNG 1 : Wenn Gefahr droht, gibt die Biene aus dem Stachelrinnenpulster mit hochgestrecktem Abdomen einen artspezifischen Alarmduft frei, der die umstehenden Kolleginnen zum Angriff auffordert (nach Maschwitz 1963).

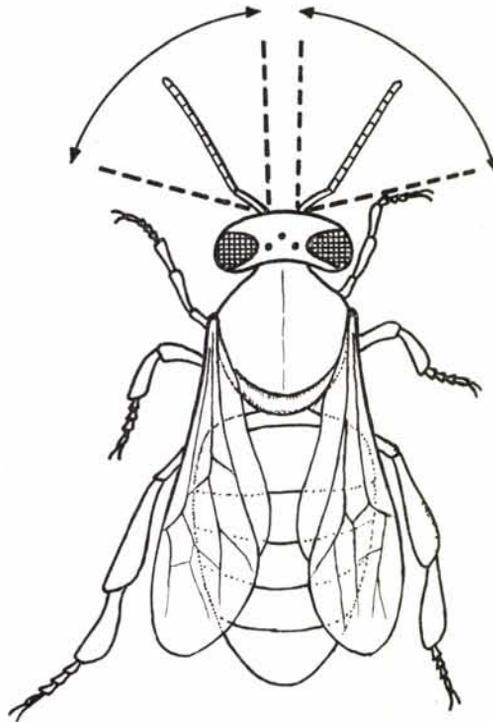


ABBILDUNG 2 : Bipolarität und Beweglichkeit der exponierten Riechorgane ermöglichen gemeinsam mit den Mechanorezeptoren, die auf den Antennen verstreut liegen, Sonderleistungen bei der Orientierung im Duffeld.

Riechschärfe der Bienen die des Menschen nur unwesentlich übertrifft (v FRISCH 1919-1921). In einigen Punkten ist die Bienenantenne unserem Geruchsorgan aber überlegen (Abb. 2) :

1. sie ist beweglich; 2. sie ist exponiert am Körper angebracht; 3. sie ist betont bipolar strukturiert; 4. ihre Rezeptoren sind aufs Engste mit Mechanorezeptoren verflochten.

Wir stellen die Frage, welche Folgen diese morphologischen Eigenheiten für den Mechanismus der Chemorezeption haben und wie das ZNS die Besonderheiten solcher peripherer Information für die Orientierung im Raum nutzt.

I. — BEWEGLICHKEIT UND BIPOLARITÄT DER EXPONIERTE ANTENNEN ALS GRUNDLAGE KLINOTAKTISCHER UND TROPOTAKTISCHER ORIENTIERUNG IM DUFTFELD.

Im Duftfeld ist die Zielfindung dadurch erschwert, daß Duftmoleküle sich vom Zentrum aus nicht geradlinig in eine Richtung, sondern radiär ausbreiten; niemals gibt es also im Duftfeld einen Schattenwurf.

Das hat zur Folge, daß ein direktes Anpeilen des Zieles — auch mit strukturell vollendeten Apparaten — unmöglich ist. Nur das Konzentrationsgefälle läßt sich ausmachen und die grobe Richtung auf solche Weise festlegen.

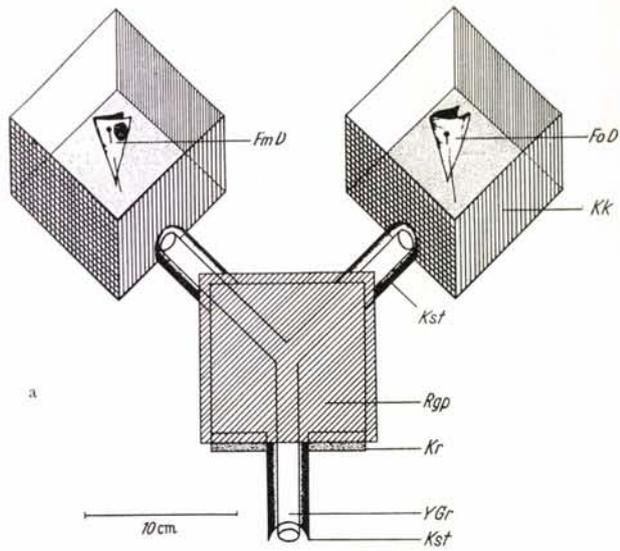
Wesentlich unterstützt wird diese Orientierung im Duftfeld dann, wenn ein Windzug die Moleküle von der Duftquelle in eine bestimmte Richtung abtreibt. Sowie das Tier in den Duftkegel gerät, braucht es nur — alarmiert durch dieses Signal — unter Zuhilfenahme seiner Mechanorezeptoren rheotaktisch der Luftströmung entgegenzuwandern, dann muß es ans Ziel kommen. Die Osmotaxis muß aber weiterhin die Kontrolle übernehmen, etwa wenn ein böiger Windzug das Tier aus dem Duftkegel heraustreibt.

Uns soll hier nur die Zielfindung im *strömungsfreien* Duftfeld interessieren. An ein Y-Rohr sind zwei Kästchen angeschlossen, das eine ist leer, das andere mit Zuckerwasser und Duft beschickt. Fünfminütiger Seitenwechsel verhindert eine Seitendressur. Beim Testversuch sind beide Kästchen leer, eines von ihnen wird mit dem Dressurduft imprägniert (Abb. 3).

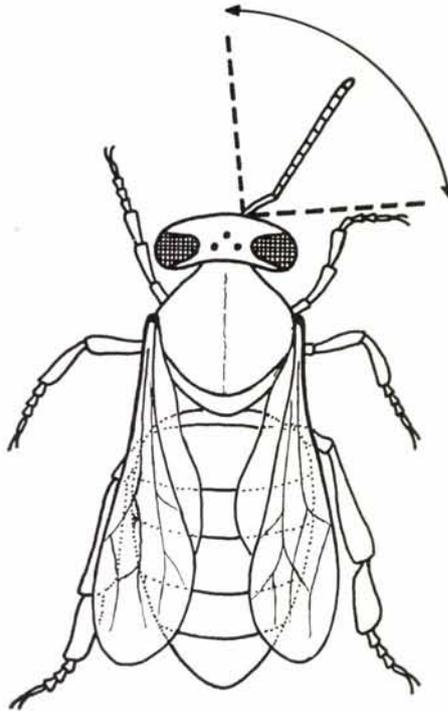
Ergebnisse :

1. *Normale Bienen* entscheiden sich eindeutig (97,7 % der Gesamtläufe) für das Duftkästchen.

2. Wird *eine Antenne amputiert*, dann sind immer noch 97,6 % der Entscheidungen richtig; die verbliebene Antenne kompensiert klinotaktisch durch lebhaftes Pendelbewegung die ausgefallene tropotaktische Einstellung. Das geht aber auf Kosten zeitraubender, sukzessi-



a
 10 cm
 ABILDUNG 3 : Versuchsanordnung, in der die Seitenwahl der Biene im Duftfeld getestet wird :
 Kk — Kartonkästchen; YGr — Y-Glasrohr;
 Kst — Kartonsulpen; Kr — Kartonrahmen;
 Rgp — Rubinglasplatte;
 FmD — Filterpapier mit Duft, FoD— Filterpapier ohne Duft.



ABILDUNG 4 : Klinotaktische Abtastbewegungen mit Hilfe der einen noch verbliebenen Antenne.
 Da die tropotaktische Simultaneinstellung nicht mehr möglich ist, wird der Lauf erheblich langsamer.

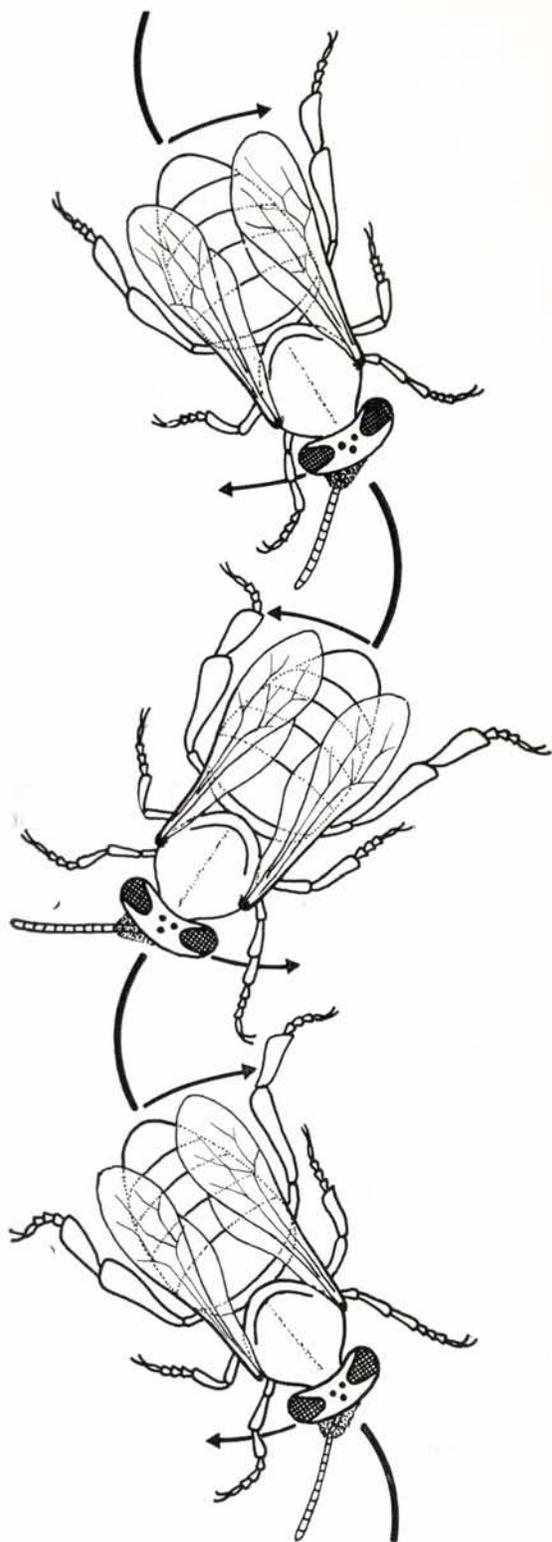


ABBILDUNG 5 : Pendelgang muß die klinotaktische Komponente der fixierten Antenne ersetzen.

ver Abtastbewegungen mit Hilfe der einen jetzt unipolaren Antenne; der Lauf wird — statistisch gesichert — langsamer (um ca 15 %) (Abb. 4).

3. Nimmt man nun der *verbliebenen Antenne die Bewegungsfreiheit*, indem man sie mit Klebstoff *fixiert*, dann bleibt auch jetzt das Ergebnis mit 92,9 % der Entscheidungen positiv, aber die Laufzeit ist fast doppelt so lang wie bei Normalbienen. Es ist sehr eindrucksvoll, wie die Tiere die ausgefallene Orientierungskomponente kompensieren : in einem *ausgeprägten Pendelgang* nähern sie sich dem Entscheidungspunkt. Klinotaxis von seiten der Antenne wird durch Hin- und Herpendeln des gesamten Körpers ersetzt (Abb. 5).

4. Wir belassen beide Antennen aber nehmen ihnen die Beweglichkeit : wieder sind 91,8 % der Läufe positiv; es wird kein Pendellauf registriert, d.h. das Tier verzichtet ganz auf die klinotaktische Information und sucht mit der tropotaktischen Einstellung zurechtzukommen. Das gelingt ihm aber wiederum nur unter erheblichem Zeitverlust : die Läufe sind stark verlangsamt (um ca 60 %).

Ein bindender, qualitativer und quantitativer Beleg für die *tropotaktische Komponente* der Geruchsorientierung wurde durch Überkreuzung der Antennen erbracht (Abb. 6). Die einlaufenden Informationen werden jetzt dem ZNS seitenverkehrt zugestellt und das Ergebnis : die Tiere entscheiden sich im Y-Rohr für die falsche Seite — damit ist die Tropotaxis im Duftfeld unwiderlegbar erwiesen.

Diese Versuchsanordnung erlaubt es auch, die Leistungsfähigkeit der Osmotropotaxis und ihre Konkurrenz mit der klinotaktischen Komponente zu prüfen. Im optimalen Fall können wir bei Überkreuzung die Antennenspitzen 9 mm voneinander entfernen. Das erbringt die wirksamste tropotaktische Information. Nähern wir die Pole einander stufenweise (Abb. 6), dann schlägt bei 2 mm die tropotaktische Orientierung in die klinotaktische um — die Bienen verhalten sich so, als hätten sie nur noch eine (festgeklebte) Antenne zur Verfügung. Man kann Tropotaxis und Klinotaxis einander noch auf andere Weise in Konkurrenz setzen : wir überkreuzen eine Antenne, die andere bleibt frei beweglich. Wir müssen dann die eine Antenne so auf die Gegenseite verkleben, daß ihre Spitze mindestens 2,5 mm von der Medianlinie abgerückt ist, um die Osmotropotaxis über die Klinotaxis siegen zu lassen.

Fassen wir kurz zusammen, welche physiologischen Leistungen Osmoklinotaxis und Osmotropotaxis dem Sinnesorgan und dem ZNS abverlangen :

a) Zeitliches Abtasten des Dufttraumes mit Hilfe der beweglichen Antennen oder mit Hilfe der Pendelbewegungen des Körpers erbringt sukzessiv aufeinanderfolgende Meldungen über Konzentrationsunterschiede in drei Raumebenen : links, rechts, vorne, hinten; oben, unten.

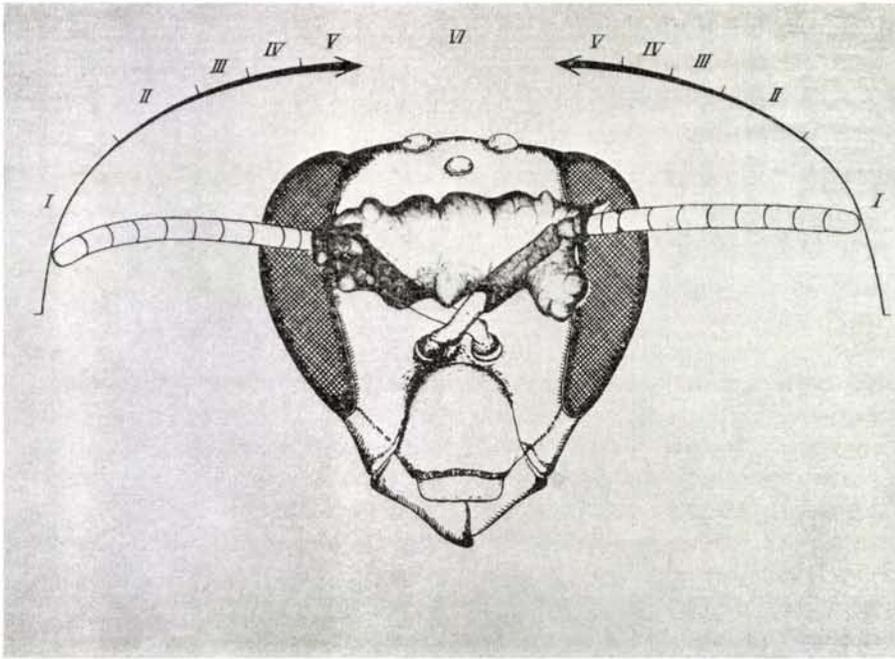


ABBILDUNG 6 : Die Antennen werden an der Basis überkreuz verklebt. In den Positionen I-V orientieren sich die Bienen nachweislich *tropotaktisch* : sie wählen im Y-Rohrseitenverkehrt. Bringt man die Antennen durch Verklebung in die Position VI (Abstand der Antennenspitzen 2 mm), dann orientieren sie sich wieder *klinotaktisch* und wählen den richtigen Duftschänkel.

b) Der *Simultanvergleich* der gespreizten Antennenspitzen gibt augenblicklich und ohne Zeitverzögerung Auskunft über die Verteilung der Duftmoleküle innerhalb der beiden Seitenpole.

Unsere nächste Frage wird folgerichtig lauten : welcher Konzentrationsunterschied muß zwischen Zeitpunkt a und b, bzw. zwischen linker und rechter Seite bestehen, damit er als solcher perzipiert werden kann. Dazu muss folgendes Experiment eine klare Antwort bringen : einer Biene werden zwei winzige Glaskapillaren über die Antennen gestülpt und beide mit einem kleinen Dufttröpfchen unterschiedlicher Konzentration gefüllt (Abb. 7). Wenn die Bienen vorher auf den gleichen Duft dressiert sind, werden sie unweigerlich eine Seitentendenz zur stärkeren Konzentration zeigen. Diese Seitentendenz läßt sich auf einem Laufglobus quantitativ messen (Abb. 8). Das Ergebnis ist nicht einheitlich; es ist von der Ausgangskonzentration abhängig : ist diese hoch (z. B. 1 : 1 000), dann muß die Konzentration der Gegenseite zehnmals höher sein, um *tropotaktisch* ver-

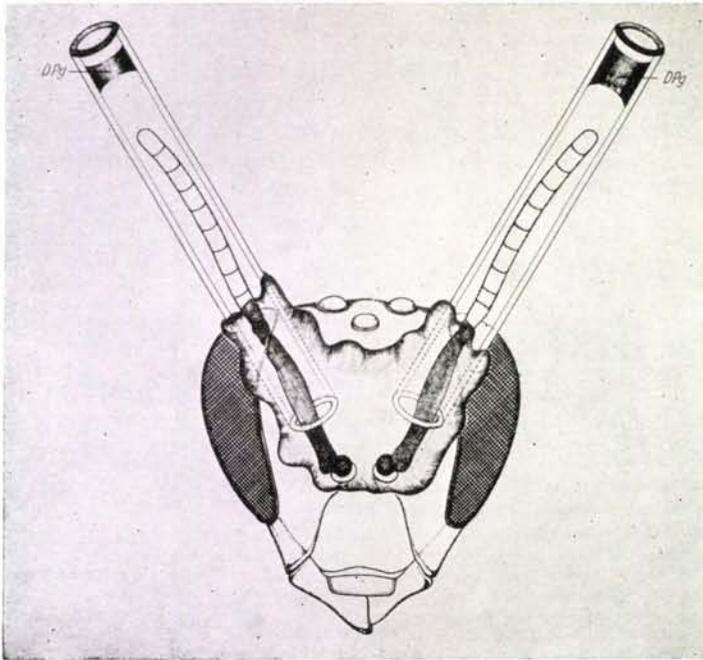


ABBILDUNG 7 : Ueber die Antennen sind 2 feine Glasröhrchen gestülpt, die an der Basis luftdicht verschlossen und oben mit Duftöl bestimmter Konzentration gefüllt sind. Jede Antenne wird nach Ausgleich des Dampfdruckes von einer bekannten, stabilen Duftkonzentration umspült sein.
 (DPg — Duftölparaffingemisch.)

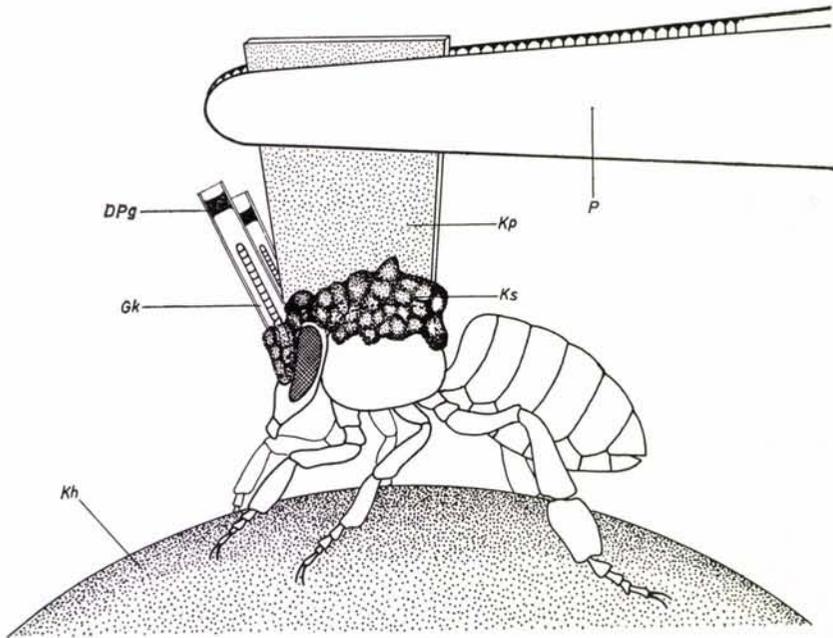


ABBILDUNG 8 : Auf dem Laufglobus zeigt die vorher duftdressierte Biene durch ihre Laufendenz iene Seite an, deren Antenne das Duftöl mit der höheren Konzentration trägt.

wertet werden zu können. Bei niederer Ausgangskonzentration (1 : 1 : 100 000) genügt ein Verhältnis 1 : 2,5.

Man kann mit dieser Methode auch die absolute Riechschwelle bestimmen : einer duftdressierten Biene werden zwei Röhrchen übergestülpt, das eine enthält reines duftloses Paraffinöl, das zweite Duftöl in der Schwellenkonzentration. Die Werte stimmten gut mit Ergebnissen überein, die v. Frisch, Fischer und Schwarz mit Hilfe der normalen Dressurmethode erhalten hatten : die Schwelle liegt etwa bei 1 : 200 000 für Methylheptenon. (MARTIN 1964, LINDAUER und MARTIN 1963.)

II. — TOPOCHEMISCHER SINN

Die volle Bedeutung erhält die tropotaktische Einstellung im Duftfeld erst in Verbindung mit den Informationen, die der *mechanische Sinn* liefert : Chemorezeptoren und Mechanorezeptoren sind morphologisch auf der Bienenantenne aufs engste miteinander verbunden. Über die Sinnes- und neurophysiologische Auswirkung solcher Verkettung hatte sich schon FÖREL Gedanken gemacht und den Begriff des « topochemischen Sinnes » geprägt. V. FRISCH (1947) faßt diese Vorstellung in konkrete Worte : « Die beweglichen Antennen ermöglichen ein geruchliches Abtasten der Gegenstände ». Ohne Zweifel muß durch die simultan räumliche und sukzessiv zeitliche Reizung der Chemo- und Tastrezeptoren ein qualitativ besonders ausgezeichneter Sinneseindruck vermittelt werden. (LINDAUER, 1963.) Beim Aufsuchen der Nektarien kann dies von Bedeutung sein (Abb. 9 u. 10). Einige gezielte Experimente sollten Aufschluß über Leistung und Physiologie dieses topochemischen Sinnes bringen : Die Bienen müssen auf ihrem Weg zum Futterkästchen durch eine künstliche Blüte laufen, wo sie — wie in einer natürlichen Blütenröhre — mehrere Duftmarken verschiedener Qualität passieren müssen bis sie zum Nektar gelangen. Wir nennen diese Anordnung eine « Duftorgel » (Abb. 11). Den Bienen zeigt jetzt einzig und allein die Reihenfolge der Duftmale das Ziel an. Sie müssen beispielsweise die Folge : Rosmarin — Thymian — Fenchel von der Kombination Fenchel — Thymian — Rosmarin unterscheiden lernen. Das ist keine einfache Angelegenheit, wenn wir bedenken, daß im freien Luftraum die Duftmoleküle der drei Duftmarken sich untereinander mischen. (Abb. 12 u. 13.) Die Bienen meistern trotzdem die Aufgabe ohne Schwierigkeit — allerdings unter einer Voraussetzung *sie müssen mit ihren Fühlern ständig die Antennenspitze mit dem duftenden Untergrund in engem Kontakt halten*. Den Beweis dafür, daß dieser Orientierungsleistung eine echte Kontakt-Chemorezeption zugrunde liegt, kann man erbringen, indem man die Antenne partiell amputiert : ganz gleich, ob man drei oder zwei Fühlerglieder, oder auch nur ein Drittel des letzten

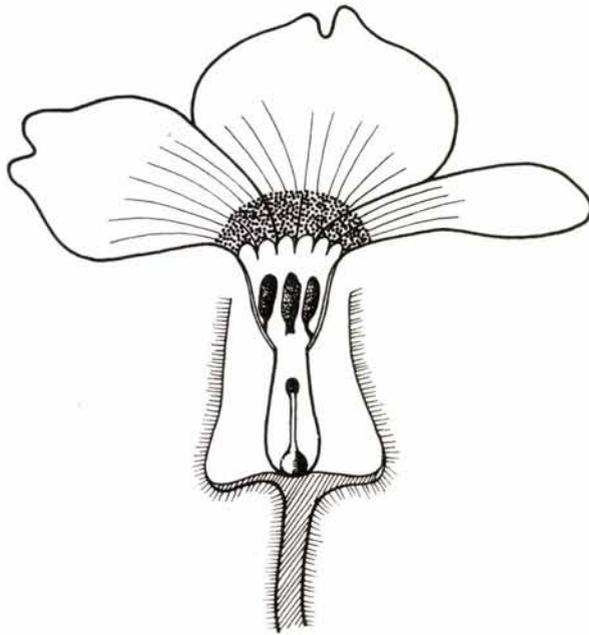
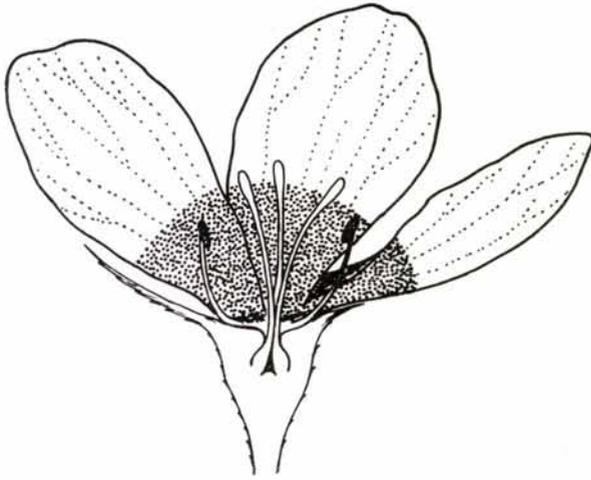


ABBILDUNG 9 u. ABBILDUNG 10 : Duftmale, die oft zusätzlich zu optischen Saftmalen. (Kappel 1953, Lex 1954, Aufsess 1960) an Blütenblättern zu finden sind, weisen den Weg zur Nektarquelle. Weißer Rand und punktiertes Zentrum stellen qualitativ verschiedene Duftfelder dar. Nur unmittelbare topochemische Rezeption kann die Reihenfolge der Duftmale ausmachen.

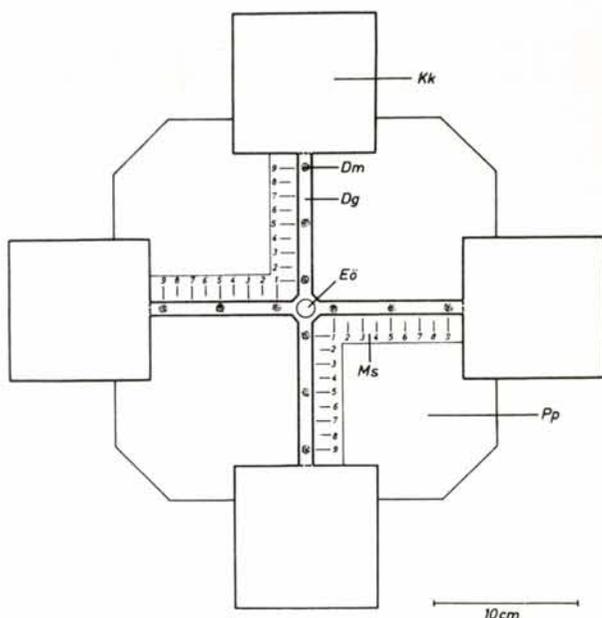


ABBILDUNG 11 : Duftorgel, in der allein die richtige Reihenfolge ausgelegter Duftmarken zum Ziel führt (Ansicht von oben).

(Kk — Kartonkästchen, eines davon birgt das Futterschälchen);

Eö — Einlauföffnung; Dm — Duftmarke; Dg — Duftgang;

Ms — Meßskala; Pp — Plexiglasplatte.

Gliedes amputiert, sofort bricht die Dressur zusammen; jetzt werden alle drei Duftkombinationen gleich oft gewählt; das sukzessive Auflösen eines räumlich geordneten Duftmusters ist verloren gegangen, nur noch das im freien Luftraum vorhandene Duftgemisch ist reizwirksam.

Bemerkenswert ist, daß die *Fühlerspitze* unentbehrlich ist. In der Tat zeigt die genauere Prüfung, daß am distalen Antennenglied eine spezifische, hochdifferenzierte Sinnesplatte, bestehend aus besonders angeordneten Chemo- und Tastrezeptoren sich findet. Ihre Histologie wird zur Zeit genauer untersucht.

Über das Zusammenwirken zwischen Chemo- und Tastrezeptoren geben andere Versuche weiteren Aufschluß : den Bienen wird die Aufgabe gestellt, den Weg zum Ziel über ein rein *taktil differenziertes Untergrundmuster* aufzusuchen (Abb. 14). Dieser Aufgabe unterziehen sich die Bienen — ganz im Gegenteil zu einer Duftdressur — nur äußerst zäh. Bis zu 90 % der Dressurschar sieht sich der Aufgabe nicht gewachsen und scheidet freiwillig aus der Dressur aus. Diejenigen aber, die die Hemmung in der duftlosen Anordnung verwinden, zeigen nach einigen Tagen positive Resultate (Abb. 15). Das ist m.E. der erste Fall, daß Arthropoden auf ein taktiles Muster mit Erfolg

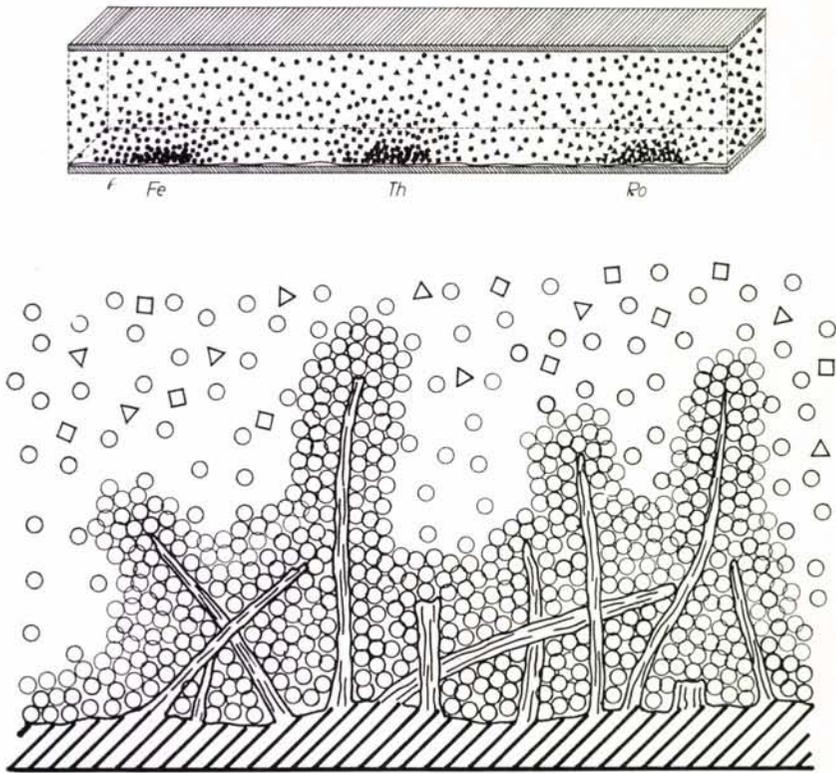


ABBILDUNG 12 u. ABBILDUNG 13 : Schematische Darstellung der Duftverhältnisse im Laufgang der Duftorgel : Fe, Th, Ro — drei Duftmarken auf Filterpapier in Abb. 13 noch mäßige vergrößerung des mit Fenchel beschrifteten unter gründer. Durch den Dampfdruck werden ständig Duftmoleküle in den freien Luftraum abgegeben, wo sie sich untereinander mischen. Nur Kontaktchemorezeption kann die einzelnen Duftposten lokalisieren.

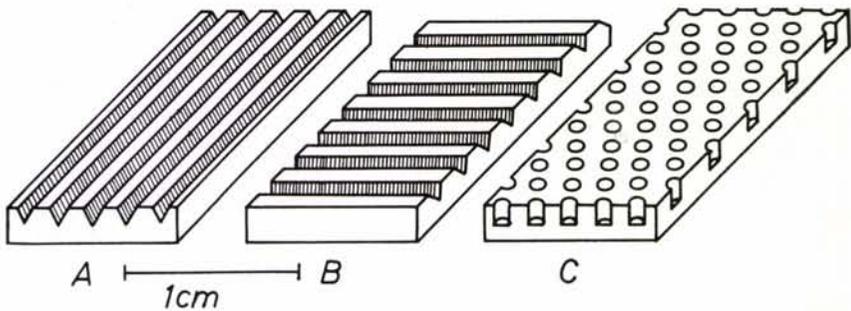


ABBILDUNG 14 : Der Boden des Laufganges ist mit verschieden strukturiertem Muster belegt. Nur das Lochmuster weist den Weg zum Ziel.

dressiert werden konnten. Die Voraussetzungen für ein « Plastisches Riechen » sind also gegeben; wir dürfen darin eine Sinnesleistung sehen, die nur durch engste morphologische wie auch neurophysiologische Verkettung von Chemo- und Mechanorezeptoren möglich ist. (MARTIN 1965.)

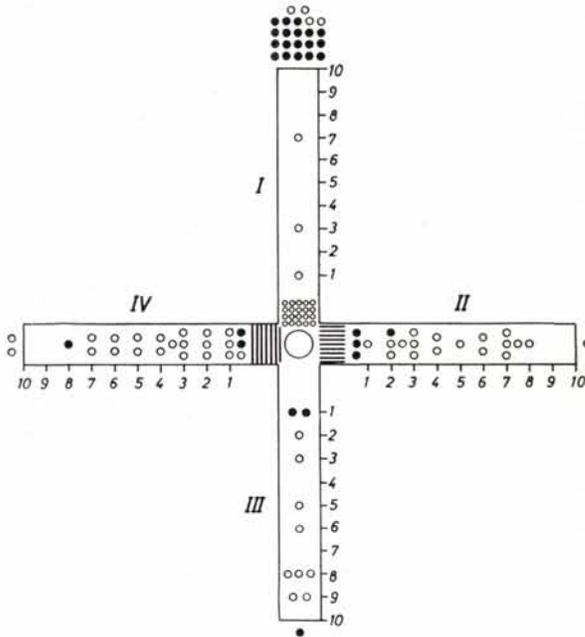


ABBILDUNG 15 : Ergebnis nach Dressur auf Lochmuster. Unmittelbar an der Eingangsöffnung ist das betreffende Strukturmuster eingezeichnet.

Helle Kreise im Kanal und am Kanalende zeigen je einen Lauf, dunkle Kreise je 5 Läufe an. Die Kreise am Kanalende sind für durchgehende Läufe, jene im Kanal für Umkehrläufe eingesetzt. Die Unentschlossenheit der Bienen auf falschem Muster tritt deutlich zutage.

Es ist noch nicht abzusehen, welche Bedeutung diese Sinnesleistung für die Orientierung und gegenseitige Verständigung im Stock haben mag. Wenn man sich vorstellt, daß die Bienen im Dunkel der Wabengassen sich zurechtfinden müssen, wo die Brutzellen, die Vorratszellen, wo Drohnen — und Arbeiterinnenzellen, wo die Tanzplätze sind, wenn man sich überlegt, welche wichtigen Mitteilungen sie sich untereinander durch Duft — und Tastzeichen zu geben haben — beim gegenseitigen Sicherkennen, bei der gegenseitigen Fütterung und Körperpflege, beim Rund — und Schwänzeltanz — da dürfte der topochemische Sinn, der an Chemo — und Mechanorezeptoren gleichzeitig appliziert, eine entscheidende Hilfe bieten.

Interventions de Monsieur HOWSE

1° Were the experiments to determine the sensory thresholds of the bee chemoreceptors carried out with many bees with only one bee each time? Duncan & Sheppard have shown that lower thresholds can often be established if many tests are carried out instead of one. Do your results support this conclusion?

2° Were experiments carried out to determine whether bees had a lower threshold to a *change* in concentrations of odour?

Réponses de Monsieur LINDAUER

Die Versuche, die zeigten, dass der wichtige Konzentrationsunterschied zwischen linker und rechter Antenne (zu tropotaktischer Orientierung) von der Ausgangskonzentration abhängig ist, wurden nicht unmittelbar nacheinander und nicht mit den gleichen Bienen gemacht; vielmehr wurde jeweils eine neue Bienengruppe dressiert und getestet.

Eine ergänzende Bemerkung sei erlaubt: mit widergestülpten Duft Röhrchen lässt sich die absolute Riechschwelle der Bienen prüfen. Die Ergebnisse stimmen in der Größenordnung mit jenen überein, die von Frisch, Fischer und Schwarz erhalten hatten. Die Riechschwelle ist lediglich noch ein wenig tiefer gefunden worden (1 : 300 000 für Methylheptenon); das ist ohne weiteres verständlich da die Duftkonzentration in dem niedergestülpten Röhrchen nicht verdünnt wird, wie im freien Luftraum, wo bisher die Dressurversuche durchgeführt wurden.

LITERATURVERZEICHNIS

- AUFSESS (A. V.) : Geruchliche Nahorientierung der Biene bei entomophilen und ornithophilen Blüten. *Z. vergl. Physiol.* 43, 469-498 (1960).
- DOSTAL (B.) : Riechfähigkeit und Zahl der Riechsinneselemente bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* 41, 179-204 (1958).
- FISCHER (W.) : Untersuchungen über die Riechschärfe der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* 39, 634-659 (1957).
- FOREL (A.) : Das Sinnesleben der Insekten. München : Reinhardt 1910.
- FRISCH (K. V.) : Über den Geruchssinn und seine blütenbiologische Bedeutung. Jena : Fischer 1919.
- Über den Sitz des Geruchsinns bei Insekten. Jena : Fischer 1921.
- FRISCH (K. V.) : Duftgelenkte Bienen im Dienste der Landwirtschaft und Imkerei. Wien : Springer 1947.
- KAPPEL (J.) : Die Form des Saffhalters als Anreiz für die Sammeltätigkeit der Bienen. *Z. vergl. Physiol.* 34, 539-547 (1953).
- LEX (Th.) : Duftmale an Blüten. *Z. vergl. Physiol.* 36, 212-235 (1954).
- LINDAUER (M.) : Allgemeine Sinnesphysiologie : Orientierung im Raum. *Fortschr. Zool.* 16, 7-140 (1963).
- u. H. MARTIN : Über die Orientierung der Biene im Duftfeld. *Naturwissenschaften* 50, 509-514 (1963).
- MARTIN (H.) : Zur Nahorientierung der Biene im Duftfeld. Zugleich ein Nachweis für die Osmotropotaxis bei Insekten. *Z. vergl. Physiol.* 48, 481-533 (1964).
- Leistungen des topochemischen Sinnes bei der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* 50, 254-292 (1965).
- MASCHWITZ (U.) : Gefahrenalarmstoffe und Gefahrenalarmierung bei sozialem Hymenopteren. *Z. vergl. Physiol.* 42, 596-655 (1964).

L'EFFET DE GROUPE CHEZ LE GRILLON

par S. FUZEAU-BRAESCH, Labo. de Zoologie, Orsay.

La présente communication constitue un essai de bilan synthétisant l'ensemble des résultats obtenus chez une même espèce d'Insecte le grillon *Gryllus bimaculatus* (Orthoptère) après 10 ans de recherches sur l'*effet de groupe*.

A la faveur de ce bilan, un thème essentiel va être discuté : celui de l'*enregistrement* de l'effet de groupe, des rapports qu'il est possible de voir entre les effets immédiats et les effets différés qui apparaissent chez l'animal à l'échelle de son ontogenèse.

Il n'est certainement pas superflu de rappeler tout d'abord quelques définitions et méthodes que j'ai adoptées.

J'entend par *grillon isolé*, celui qui vit séparé de ses congénères; par *grillon groupé*, l'animal réuni avec ses semblables nés rigoureusement en même temps, dans des conditions éloignées de la surpopulation (très important) conditions que je réalise dans des terrariums contenant 50 à 60 grillons [1].

L'isolement et le groupement sont maintenus toute la vie — ou momentanément — suivant les cas que nous envisagerons.

L'analyse statistique des résultats repose sur la comparaison de populations nombreuses d'isolés ou de groupés.

On a l'habitude de réserver les termes de *grégaire* et *solitaire* aux insectes dits « phasaires » tels que les Acridiens, car les effets du groupement n'ont pas chez le Grillon cet aspect additif au cours des générations qu'ils montrent chez ces derniers, ni n'entraînent une modification aussi radicale du comportement vers le « grégarisme » ou tendance au rassemblement dense.

Nous prendrons le terme *Effet de groupe* au sens devenu classique que GRASSE lui donna en 1946 [2] d'effet « lié à la réception par l'individu de certains stimuli sensoriels qui émanent de ses semblables » le distinguant ainsi de l'effet de masse comprenant tous les effets du groupement qui impliquent une modification directe ou indirecte du milieu ambiant.

Quel est donc le bilan de l'effet de groupe chez le Grillon?

I. — EFFETS A LONG TERME

1° La pigmentation.

Lorsque l'on compare la pigmentation de grillons isolés ou groupés toute la vie on observe une variation importante de la couleur de la cuticule, noire ou claire, avec tous les intermédiaires. Grâce à une échelle adéquate de coloration [1], j'ai pu montrer par de nombreuses expériences le déplacement significatif de la répartition pigmentaire de l'adulte par le groupement et l'isolement prolongés. J'ai montré aussi, par l'analyse génétique [3] (sélections, suivies de groupement et d'isolement) que ce déplacement est la résultante de l'hétérogénéité génotypique de la population et de sa division par un « seuil de virage pigmentaire », en individus complètement noirs, et en clairs, plus ou moins intenses.

L'éclaircissement dû au groupement est variable suivant l'âge de l'insecte [1], toujours nul à la naissance, il apparaît au milieu de la vie larvaire, atteint en moyenne son maximum aux stades nymphaux et décroît chez l'adulte.

On peut évoquer ici, par analogie avec ce qu'on sait des acridiens de JOLY DE WILDE [5] les variations de production d'hormone juvénile par les *corpora allata*.

Comme chez les Criquets, l'activité des *corpora allata* serait plus grande chez les isolés, les deux mécanismes seraient cohérents bien que les conséquences pigmentaires soient tout à fait différentes.

Enfin, il existe une forte relativité de l'effet de groupe pigmentaire : la température déplace les répartitions, la densité des élevages groupés et même la qualité de la lumière (une lumière de 3 200 degrés Kelvin éclaircit davantage qu'une lumière de 4 500 degrés) et l'origine de la souche (souches africaines éclaircissant plus que souches européennes).

Les modifications relèvent-elles bien d'un « effet de groupe » véritable, tel que nous l'avons défini?

Les analyses de B. LEVITA [6] ont montré l'influence de différentes stimulations sensorielles, ainsi que leur caractère additif. Elles ont montré très bien aussi, par des comparaisons entre plusieurs espèces de gryllides plus ou moins éloignées du point de la systématique, que la spécificité des stimuli est grande. Seule les espèces très proches donnant des réponses positives.

Tout contribue donc à conférer à ces phénomènes pigmentaires un caractère de véritable effet de groupe.

2° La croissance.

On peut résumer les phénomènes étudiés avec A. M. Ros [7] : la durée totale de vie larvaire ainsi que les poids des imagos sont modifiés *différentiellement* entre isolés et groupés pour chaque température : la sensibilité à la température change avec le mode de vie.

L'accélération de croissance par le groupement, connue chez d'autres insectes (*Zonocerus*, VUILLAUME [8] n'est pas absolue, mais *relative* à la température.

Signalons que si cette espèce ne nous a pas offert de modifications morphologiques, d'autres espèces de Gryllides en montrent, rappelant ce qu'on connaissait chez les pucerons et les psokes. Les ailes de *Scapsipedus marginatus* par exemple deviennent longues par un groupement prolongé, tandis que l'isolé est microptère [9].

3^o Modification de la période biologique.

J'ai mesuré à l'aide de Chrome radioactif la rapidité du transit chez des grillons isolés et groupés, ce qu'on exprime par la « période biologique ». J'entends par « période biologique » d'une substance dans le corps d'un animal le temps au bout duquel la quantité de substance a diminué de moitié [10].

L'analyse des courbes d'évolution obtenues montre qu'il existe :

a) un transit immédiat, « primaire » commun à tous les animaux, quel que soit leur mode de vie; il correspond à un circuit intestinal et sanguin sans fixation. La période en est de 10 h. en moyenne.

b) Un transit « secondaire », correspondant à la fixation et à l'élimination de la substance. Ce dernier diffère beaucoup entre groupés et isolés.

La période est de 1 jour chez les isolés et de 3 jours chez les groupés.

4^o Comportement.

a) La différence la plus spectaculaire qui existe entre Grillons isolés et groupés est l'inaptitude de ce dernier au dressage pour le combat suivant les méthodes retrouvées de l'ancienne Chine [11].

Le dressage est effectué avec un fin pinceau. Les isolés sont capables d'un développement suffisant de leur agressivité pour que des combats soutenus deviennent possible.

b) Un autre domaine du comportement a pu être étudié avec O. BOUTIN [12] c'est celui de l'attitude de la patte de l'insecte au repos, dont nous supposons qu'elle traduit l'état de vigilance de l'animal.

La patte postérieure peut prendre 3 postures différentes comprenant une modification des points d'appui sur le sol.

Une analyse des répartitions des 3 positions dans des populations d'insectes groupés ou isolés nous a montré que, statistiquement, chez l'adulte, les isolés sont plus souvent en « position 1 » de tension maximum; les groupés plus souvent en « position 2 et 3 » dénotant une détente neuromusculaire plus grande — et ceci dans les conditions momentanément identiques de l'expérience : tous les animaux sont isolés pour l'observation, soumis aux mêmes stimulations, au

même moment. Il ne s'agit donc pas, dans le cas des groupés, d'un effet de la présence d'un autre grillon pendant l'observation, mais d'une réponse neuromusculaire différente exprimant un état *acquis* de vigilance différent, une sensibilité *acquise* distincte du groupé à l'isolé.

Ainsi, nous voyons là un animal non social au sens strict du mot, chez lequel des phéromones n'ont pas encore été découvertes — qui répond à la présence de congénères de son espèce par des modifications extrêmement variées dans des domaines aussi distincts que : pigmentation, croissance, métabolisme, comportement, si le groupement ou l'isolement sont maintenus suffisamment longtemps. Cette diversité nous fait soupçonner que tout l'animal se « polarise » en quelque sorte différemment suivant son mode de vie, lequel agit à long terme au cours de son ontogenèse.

Mais quand débute le changement Existe-t-il des effets immédiats? peut-on retourner à un état antérieur? telles sont les questions qui se posent.

II. — EFFETS A COURT TERME

1° **La période biologique** est différente selon le mode de vie. Elle passe de 1 jour chez l'isolé à 3 jours chez le groupé, maintenu groupé toute la vie. Mais si l'on utilise des animaux groupés depuis leur naissance, que l'on isole, cette fois, au début de l'expérience (elle dure 4 à 5 jours), la période biologique devient *intermédiaire* et est en moyenne de 2 *jours* [10].

Par conséquent « un effet immédiat » se découvre, et dans un sens cohérent avec l'effet à long terme, évoquant une « accumulation » à l'échelle ontogénique d'une situation à conséquence immédiate.

2° **Le comportement de posture** : L'analyse a montré que les animaux groupés adoptent plus souvent que les isolés les postures de détente neuromusculaire; les isolés plus souvent celles de vigilance active, ceci dans des populations adultes soumises aux mêmes conditions depuis la naissance.

Qu'en advient-il si l'on *inverse* momentanément les conditions de vie? Le premier essai que nous avons tenté le fut avec des adultes traités pendant 8 jours : les isolés sont groupés, les groupés isolés, à la suite de quoi, on les teste.

Le résultat est très curieux : il est dissymétrique : les isolés maintiennent la répartition de leurs position (χ^2 et P non significatifs). Au contraire les groupés après isolement montrent un déplacement de leurs postures : perte des positions de repos. Dans les conditions de cette expérience, les isolés ne sont pas capables de prendre le caractère de groupés, tandis que les groupés peuvent se rapprocher rapidement des isolés.

DISCUSSION

Ainsi, des phénomènes à manifestation tardive aussi bien que des phénomènes précoces peuvent relever d'effets de groupe. Il est certain que de nombreux travaux devraient compléter ces premières recherches sur les effets immédiats et leurs rapports avec les autres (par exemple : la spécificité reste à préciser dans les analyses de période biologique, etc...). Mais dès maintenant nous ne voyons pas de raison de refuser la qualification d'« effet de groupe » à tous les effets, aussi bien immédiats que différés, à condition qu'ils soient liés à des *stimulations sensorielles spécifiques*. Ce critère paraît tout à fait fondamental. Il pose le problème des « phéromones ». Ces substances, dont la découverte est postérieure à la première définition de l'effet de groupe, sont-elles à considérer comme stimuli de l'effet du même titre que d'autres stimuli (visuels, tactiles, etc...) ou bien faut-il les considérer comme des rouages de mécanismes de nature différente ? GRASSE [13] précise récemment que l'on doit « distinguer au moins deux modes d'action du groupe sur l'individu : 1^o par ingestion de phéromones, 2^o par les stimulations sensorielles ». Ne conviendrait-il pas alors de résumer le terme « effet de groupe », employé comme entité, comme catégorie, au 2^e cas ? (sa structure s'y prête ; et correspond aux mots composés « group effect » de l'anglais). On pourrait alors considérer l'ensemble des phénomènes comme les « effets du groupement », au sens large (effect of crowding).

Une réponse définitive est loin d'être possible, elle est certainement prématurée en raison de la progression très rapide de nos connaissances dans ces domaines.

Néanmoins, il convient de rappeler la distinction entre « phéromones » et substances odorantes proprement dites, agissant directement au niveau du comportement ou de l'activité nerveuse (attraction olfactive par exemple) lesquelles peuvent constituer alors une stimulation sensorielle inhérente à un effet de groupe (et peuvent exister chez le grillon).

Au contraire, les substances mises en évidence dans les régulations de société d'Insectes, agissant sur le développement des gonades, la différenciation des castes, etc... transmises par léchage et trophallaxie ; peuvent être le mieux comparées à des hormones (« phéromones ») dans la mesure où la Société est considérée comme un tout, un organisme. On doit alors faire remarquer que dans les phénomènes d'effet de groupe qui nous occupent, l'individualité des animaux est conservée à un tel point qu'il nous paraît bien difficile de transposer ici les concepts utilisés pour les sociétés proprement dites. Ainsi surtout s'il s'agit de phéromones volatiles, qui alors ne sont, en fait, que des substances odorantes entraînant une stimulation olfactive. Nos connaissances — et la clarté de nos énoncés — progresseraient en définitive avec l'acquisition de deux catégories indispensables de don-

nées : la *spécificité* des substances et le *mécanisme interne* de leur action.

Cette façon de voir, il me paraît intéressant de la comparer aux théories du « stress » de l'école américaine.

Des effets du même type ont été démontrés chez différents vertébrés (modification de la croissance, de la reproduction, de l'activité des surrénales, etc..., chez les souris, rats, cobayes, etc...) [THIESSEN, 14], mais les effets sont généralement considérés comme liés au syndrome de réactions physiologiques qui se produit en réponse à tous les agents provoquant une perturbation de l'organisme, un « stress ». Ainsi les effets observés ne paraissent-ils nullement spécifiques, et l'agent responsable : le groupement, n'est, par nature, nullement différent de n'importe quel agent perturbateur de l'organisme. Nous avançons le contraire chez l'insecte; n'y aurait-il pas, chez les vertébrés, de reconnaissance spécifique sensorielle ? de stimuli spécifiques ? (seuls quelques travaux posent le problème de l'odeur dans la pseudogestation). Ne serait-il pas d'un grand intérêt théorique de tenter des groupements interspécifiques comme nous l'avons fait pour les gryllides ? (souris, rats, cobayes, etc...).

Enfin, — et c'est en quelque sorte une conséquence de la théorie du stress — la distinction entre *groupement* et *surpopulation* n'est jamais suffisamment respectée [THIESSEN, 14] alors que nous la tenons pour essentielle dans notre conception de l'effet de groupe, la surpopulation pouvant être à l'origine d'un véritable « stress », distinct de l'effet de groupe vrai.

Il serait heureux de souligner ensuite un autre point. Si les effets de groupe peuvent avoir des manifestations dans les domaines psychique ou psychologique (agressivité, apprentissages) cela ne veut pas dire qu'il faille confondre pour autant les deux domaines : ils sont distincts, et correspondent à deux niveaux bien différents, le psychique et le psychosomatique dont on peut parfois saisir, dans le premier les conséquences d'un phénomène se déroulant au niveau du second.

— Dernier point de discussion : je voudrais essayer de tirer quelques idées, quelques hypothèses des faits que j'ai rapportés concernant le groupement et l'isolement tardif et court d'animaux adultes dont on a vu les conséquences dissymétriques : seuls les groupés sont capables de modifications. Cette différence ne suggérerait-elle pas l'existence d'un « double circuit » de réponse chez l'animal, en relation, d'ailleurs avec le « double temps » des effets ?

Je m'explique : chez les Vertébrés, la réponse en deux temps est connue : *1^{er} temps*, immédiat : système sympathique-adréaline; *2^e temps*, tardif et prolongé : axe hypophyse - corticosurrénale, gonades.

Un tel double circuit existe-t-il chez les insectes ? Les *corpora allata* dont on sait expérimentalement qu'elles sont en cause dans les effets de groupe, sont innervées par le sympathique. N'y a-t-il donc pas un

premier temps de réponse immédiate, juxtaposée peut-être aux actions nerveuses directes découlant de la stimulation cérébrale et qui permettraient de rendre compte de modifications rapides comme celles de la période biologique d'une substance ? Les effets à long terme ne seraient pas seulement différés parce que leur manifestation est liée à une certaine programmation ontogénique (nécessité d'une mue, par exemple, pour que la cuticule change de couleur) mais aussi parce que le fonctionnement d'un « axe cérébro-endocrine » (voir 2^e temps des Vertébrés) doit être longuement modifié (plusieurs mues sont nécessaires à l'éclaircissement par le groupement).

Les interactions entre les deux temps sont, bien entendu, à envisager.

On voit combien la connaissance de la mécanique neuro-physiologique des effets de groupe est nécessaire à la compréhension des phénomènes et combien serait précieuse l'analyse des effets immédiats.

Un animal tel que ce grillon dont l'individualité physiologique est grande, au sein du groupe, par rapport à celle des insectes sociaux chez lesquels les régulations chimiques directes s'imbriquent de façon complexe avec les conséquences des stimuli sensoriels, un tel animal peut représenter un matériel fructueux pour approfondir l'étude de l'effet de groupe proprement dit.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] FUZEAU-BRAESCH (S.), 1960 : *Bull. biol. Fr. Belg.* 94, p. 527.
- [2] GRASSE (P. P.), 1946 : *Experientia*, 2, p. 77.
- [3] FUZEAU-BRAESCH (S.), 1960 : *C. R. II^e Cong. Int. Entom.*, Vienne, p. 647.
- [4] STAAL (G. B.), DE WILDE (J.), 1962 : *Colloque int. C.N.R.S.*, n° 114.
- [5] JOLY (P.), 1962 : *Colloque int. C.N.R.S.*, n° 114.
- [6] LEVITA (B.), 1962 : *Bull. Soc. zool. Fr.* 87, p. 197.
- [7] FUZEAU-BRAESCH (S.), ROS (A. M.) : *C. R. Acad. Sc.* 260, p. 987.
- [8] VUILLAUME (M.), 1955 : *Vie et milieu*, 6, p. 161.
- [9] FUZEAU-BRAESCH (S.), 1961 : *Bull. Soc. zool. Fr.* 86, p. 785.
- [10] FUZEAU-BRAESCH (S.), 1964 : *Bull. Soc. zool. Fr.* 99, p. 473.
- [11] FUZEAU-BRAESCH (S.), 1961 : *Bull. Soc. zool. Fr.* 86, p. 157.
- [12] FUZEAU-BRAESCH (S.), BOUTIN (O.), 1965 : *J. Psychol. norm. path.*, n° 1, p. 55.
- [13] GRASSE (P. P.), 1965 : *Proc. 12th int. cong. Entom. London*, p. 52.
- [14] THIESSEN (D. D.), 1964 : *Texas rep. Biol. med.* 22, p. 266.

Interventions de M. CASSIER

Vous avez souligné le parallélisme existant entre les différences phasaires et le niveau d'activité des corps allates des isolés et des groupés. Par analogie avec ce que l'on sait chez les Acridiens, il est vraisemblable que le taux d'Hormone juvénile est plus élevé chez les Grillons isolés que chez les groupés ? Pensez-vous que cette différence physiologique puisse expliquer :

1° L'aptitude extrême des Grillons isolés au dressage ? Je sais par exemple que chez *Locusta* les solitaires (corps allates très actifs) ou les grégaires ayant reçu des implantations de corps allates sont très sensibles aux stimulations externes (lumière, par exemple). Pourrait-on trouver la solution à ce problème en pratiquant des implantations ou des ablations de corps allates ?

2° Les mâles de Lépidoptères (cf. *Cecropia*) contiennent beaucoup plus d'Hormone juvénile que les femelles. Si cette propriété était vérifiée chez le Grillon, permettrait-elle d'expliquer les différences liées au sexe, de réactivité aux effets du groupement ou de l'isolement ?

Réponse de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

Je crois en effet qu'une étude de l'état physiologique endocrinien des grillons isolés et groupés pourrait apporter des données importantes dans les deux domaines auxquels M. CASSIER fait allusion. Rien n'a encore été tenté avec les *corpora allata* des grillons.

Intervention de M. CHAUVIN

Attire l'attention à propos de la notion de stress social, sur l'inconvénient d'appliquer à tort et à travers la notion de stress, qui à la limite ne constitue qu'une explication purement verbale. Il y a stress et stress. Il faut étudier en soi les phénomènes physiologiques sans vouloir les classer arbitrairement dans une catégorie qui ne leur convient peut-être pas.

Réponse de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

Je suis tout à fait d'accord.

Intervention de M. l'Abbé DARCHEN

Pour quelles raisons avez-vous choisi votre marqueur radioactif ?

Réponse de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

Sa période et son abondance.

Intervention de M. DELIGNE

Vous avez signalé, en début d'exposé, que « la vision à travers le verre des récipients d'élevage n'avait aucune importance pour les Grillons ». Dans ce cas, par quel dispositif expérimental pouvez-vous

dissocier les effets visuels des effets tactiles ou olfactifs dans un groupement de Grillons ?

Réponse de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

La vision à travers les bocalux n'a pas d'action. Par contre, le rôle de la vision a été mis en évidence par l'isolement de Grillons dans des enceintes en miroir.

Intervention de M. ZUBERI

Est-ce que vous avez fait une étude comparative histologique et physiologique de Corpora allata chez des Grillons isolés et groupés ? Est-ce que vous avez mesuré les corpora allata chez les deux types et étudié la neurosécrétion puisque vous dites que chez les groupés la neurosécrétion est plus intense ?

Réponse de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

Ce travail n'a pas encore été fait. Nous avons raisonné sur les analogies de réaction au groupement d'une part, d'isolation ontogénique d'autre part (voir texte).

Interventions de M. NOÏROT

1^o Les pigments qui varient entre groupés et isolés sont-ils cuticulaires ou épidermiques ?

Ne peut-on pas penser alors, en dehors de l'action des corpora allata, à une différence d'activité de la bursicone définie récemment par Fraenkel et Hsiao ?

2^o Si unphéromone (ou phéromone) agit par voie olfactive, donc sensorielle, cette action ne paraît entrer dans la stricte définition de l'effet de groupe.

Réponses de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

1^o Oui, en effet j'y ai pensé. C'est une hypothèse à retenir, bien que jusqu'à présent, l'hormone de Fraenkel concerne le noircissement, tandis que le problème ici en jeu est, non pas noircissement ou non-noircissement, mais pigment noir ou jaune, résultant d'une bifurcation finale du métabolisme de la même substance dans la cuticule : la tyrosine.

2^o Cette conception est à prendre en considération. Je crois cependant, qu'une connaissance plus grande des phéromones à action olfactive sera peut-être nécessaire pour décider en définitive. Ces phéromones sont-elles spécifiques par exemple ?

Intervention de M. VUILLAUME

Trouvez-vous à des groupements faibles des « effets de masse » s'ajoutant ou contrant cet « effet de groupe ».

Chez *Zonocerus variegatus* un effet de groupe optimum est atteint pour 2 animaux dans un volume de 1 l. 4 animaux placés dans les

mêmes conditions subissent encore un effet de groupe net, mais moins important que dans le groupement par 2.

Quant à 16 animaux, ils subissent au début un effet favorable mais vite leur courbe de croissance passe en-dessous de celle des animaux isolés.

Réponse de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

Un effet de masse s'ajoute aussi chez les Grillons groupés dans un volume de 1 litre, au-delà de 4 individus. C'est pourquoi j'ai toujours utilisé de grandes enceintes pour le groupement.

Intervention de M. PASTEELS

Je ne vois pas pourquoi vous excluez dans votre définition de l'effet de groupe, le rôle des phéromones. Il semble que dans ce cas, l'olfaction n'interviendrait pas dans l'effet de groupe, les odeurs entrant dans la définition des phéromones.

Réponse de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

Voir réponse faite à M. NOIROT.

Intervention de M^{le} PAIN

Je crois qu'il faut rappeler ici la définition du terme de phéromone. Celui-ci a été défini par Karlson et Butenandt en 1959. Ce sont des substances qui transmises à l'extérieur, d'un individu à un autre, modifient soit le comportement, soit la physiologie de l'animal récepteur.

En ce qui concerne les grillons, l'effet de groupe tel que l'a exposé M^{me} FUZEAU-BRAESCH, dans le cas d'une réaction olfactive, peut être considéré comme associé à l'action d'une phéromone.

Réponse de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

Nulle phéromone n'a encore été recherchée chez le Grillon. Il est fort probable qu'il en existe. L'analyse des stimuli réalisée par M^{le} Lerita suggérait l'existence de stimuli olfactifs. Reste à savoir si une « substance odorante » est assimilable à une « phéromone » et quelle est sa *spécificité* donc son rôle dans la « reconnaissance spécifique » que l'on a vu être à la base de l'effet de groupe chez le grillon.

Intervention de M. ROTH

J'ai observé chez *Gryllulus domesticus* la radioactivité des excréments, heure par heure, après élimination de P. dans le tube digestif. Dans le cas de nos expériences, nous observions une faible radioactivité mais avec trois pics très forts en 48 heures et qui correspondaient donc à des excréments sporadiques des tubes de Malpighi vers l'intestin. Il est possible que les différences de transit secondaire observées par M^{me} FUZEAU-BRAESCH entre les groupés et les isolés soient dues non seulement au métabolisme même des substances, mais à des modifications de ce rythme d'excrétion.

Réponse de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

Cela est possible, mais assez douteux du fait que nous nous situons à une autre échelle de temps que M. ROTH : comptages sur l'animal lui-même toutes les 12 h ou 24 h pendant au moins 5 jours.

Intervention de M. GERVET

Il y a un point que je désirerais vous faire préciser, faute d'avoir parfaitement compris. Parmi les critères que vous proposez pour définir l'effet de groupe, il y en a un (le second je crois) qui exclut les phénomènes psychiques. Je désirerais que vous précisiez ce point; en effet, l'effet de groupe comporte la réception de stimulations, ce qui constitue un phénomène psychique et peut comporter des réponses d'ordre également psychique. Par exemple, la Posture du grillon (surtout si vous le considérez comme indiquant une différence dans le niveau de vigilance) traduit un phénomène psychique.

Il est, évidemment difficile, chez un Insecte de définir exactement ce qui est psychique; il me semble préférable de choisir des critères basés sur le mécanisme de l'effet constaté plus que sur ses conséquences (que celles-ci soient physiologiques ou psychologiques). Le mécanisme ? c'est-à-dire l'influence de stimulations spécifiques provenant des semblables.

Réponse de M^{me} FUZEAU-BRAESCH

Je souhaite exclure de l'effet de groupe les phénomènes purement psychologiques (exemple : accoutumances, réflexes conditionnés, etc...). Les effets de groupe se situent au niveau *psychosomatique* et non purement psychologique.

**INFLUENCES DE LA PHOTOPÉRIODE ET DE LA TEMPÉRATURE
SUR *LOCUSTA MIGRATORIA MIGRATORIOIDES* (RCH. ET FRM.)
ET SUR *SCHISTOCERCA GREGARIA* (FORSK.), PHASE GREGARIA**

par M. TCHÉLÉBI-PAPILLON et P. CASSIER.
(Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés,
105, boulevard Raspail, Paris, 6^e)

INTRODUCTION

Selon la « *Théorie des phases* » (UVAROF, 1921-1928-1929) et les travaux de FAUR (1932) et de PLOTNIKOV (1928), les variations phasaires présentées par les Acridiens migrants sont liées aux modifications de la densité des populations. Le groupement induit la grégarisation, laquelle intensifie le groupement, etc..., d'où un cercle vicieux qui suggère que la grégarisation doit progresser de façon cumulative à travers plusieurs générations. Sous cette forme la théorie des phases apportait une solution au problème des pullulations des Criquets. Toutefois, des critiques se sont rapidement élevées (PRETECHENSKII, 1928; TARBINSKII, 1932; RAO, 1942; WALOFF, 1940; KEY, 1950) quant à l'efficacité des phénomènes phasaires dans la dynamique des populations. Cependant nul ne conteste aujourd'hui l'existence d'un dimorphisme gouverné par la densité des effectifs et transmissibles par l'œuf (ALBRECHT, 1955; ALBRECHT et VERDIER, 1956; ALBRECHT et BLACKITH, 1957; ALBRECHT, VERDIER et BLACKITH, 1958-1959; ALBRECHT, 1959; HUNTER-JONES, 1958; PAPILLON, 1960-1962).

Néanmoins, les données de terrain, complétées par des observations de laboratoire, suggèrent que des facteurs de l'environnement et des facteurs internes autres que la densité peuvent affecter la morphologie et la pigmentation des Acridiens : alimentation, température, humidité, couleur du substrat, excès de gaz carbonique, vieillissement des reproductrices (ZOLOTAREVSKY, 1933; MICHELMORE et ALLAN, 1934; HUSAIN et MATHUR, 1936 b; JOHNSTON, 1937; ZOLOTAREVSKY et MURAT, 1938; LEA, 1938; PASQUIER, 1938; MURAT, 1939; LEA et WEBB, 1939; DUCK, 1944; HUSAIN, LAHORE et MATHUR, 1944; JOHNSTON et BUXTON, 1949; ASHALL, 1950; STOWER, DAVIES et JONES, 1960). Selon certains auteurs (RAINEY, 1962) ils auraient même une influence plus grande sur les caractéristiques physiques qui définissent classiquement les phases que les effets provoqués par le passé social des individus.

Nos propres observations faites sur des élevages maintenus à densité constante de *Schistocerca gregaria* (PAPILLON M., 1962) et de

Locusta migratoria migratorioides (CASSIER P., 1965 a et b; ALBRECHT, F. O., 1965) nous ont conduit à constater une variation saisonnière des caractéristiques phasaires et à envisager une interférence possible entre les facteurs densitaires et climatiques. Nous étudierons ici l'influence de la photopériode et de la température, car ces deux facteurs semblent avoir, dans nos conditions expérimentales, une influence déterminante.

L'action de la photopériode a déjà été étudiée chez les Insectes. Ainsi l'alternance régulière du jour et de la nuit est à la base de la régulation de nombreux rythmes nycthémeraux concernant l'activité locomotrice, le vol, les mues, l'adaptation chromatique physiologique, etc... Toutefois, c'est dans la synchronisation des cycles biologiques avec les modifications annuelles de l'environnement que le rôle de la photopériode apparaît comme essentiel. Ce rôle a été longuement analysé dans le déterminisme de deux phénomènes fréquemment associés : le polymorphisme et la diapause. En dehors de ces cas, l'action de la photopériode a été étudiée chez les Insectes.

Il n'en va pas de même de l'influence de la température qui a fait l'objet de nombreuses études, tant du point de vue de la dynamique des populations que de ses incidences sur la physiologie des individus.

Avant d'exposer les résultats obtenus nous rappelons, que dans les deux espèces étudiées, que le groupement provoque :

a) *chez les adultes* (effets immédiats) : une réduction du poids à la mue imaginale, une diminution de la longévité et de la fécondité totale (par suite d'une diminution du nombre des œufs par oothèque et du nombre des oothèques par femelle).

b) *chez les larves nouveaux-nées* (effets transmis : un assombrissement des téguments, une augmentation du poids moyen, une réduction du nombre des ovarioles.

I. — INFLUENCES DE LA PHOTOPÉRIODE ET DE LA TEMPÉRATURE SUR *LOCUSTA MIGRATORIA MIGRATORIOIDES*

Il était intéressant de soumettre les élevages groupés de *Locusta* à des photopériodes correspondant à celles de l'aire d'invasion du Criquet migrateur. Mais le choix de la durée d'éclairement efficace est rendue difficile par notre ignorance du seuil de photosensibilité en ce qui concerne le photopériodisme. Nous avons postulé que notre animal est au moins sensible à 1 lux — ordre grandeur évalué dans d'autres espèces — ce qui nous a conduit à choisir des longueurs du jour de 12 h 40', 13 h 51' et 14 h 32' correspondant respectivement au 21 décembre (période de sécheresse), au 1^{er} mai (début de la saison des pluies) et au 21 juin (saison des pluies) à 15° de latitude Nord.

Durant chaque cycle de 24 heures, les élevages sont soumis à des températures de 30° C ou de 36° C \pm 1° C pendant 14 heures et de 20° \pm 1° C pendant 10 heures.

L'humidité est de 50 \pm 10 %.

La densité est de 2 000 larves en début d'élevage et se réduit à 150 adultes après la mue imaginale.

A) Les effets immédiats de la photopériode et de la température.

Nos résultats peuvent se résumer de la manière suivante :

1° La *durée du développement larvaire* est indépendante du régime photopériodique elle diminue lorsque la température passe de 30 à 36° C (fig. n° 1).

2° L'élévation de la température et l'allongement des périodes d'éclairage agissent dans le même sens que le groupement en pro-

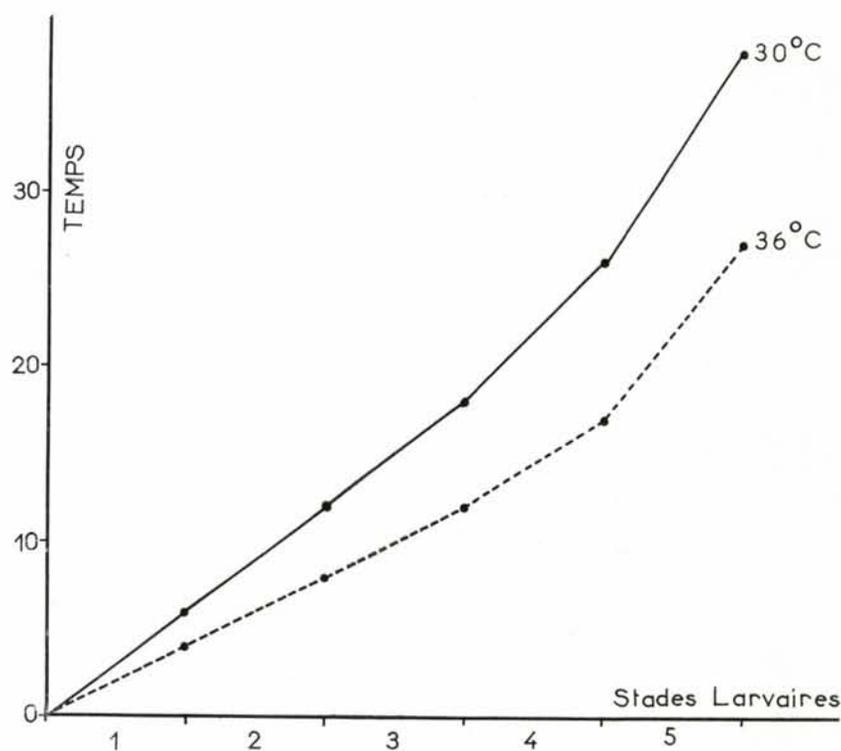


FIG. 1. — Influence de la température et de la photopériode sur la durée du développement larvaire du Criquet migrateur (*Locusta migratoria migratorioides*). En abscisse : stades larvaires; en ordonnée : temps en jours.

voquant une réduction du *poids* des adultes à la métamorphose : figure n° 2.

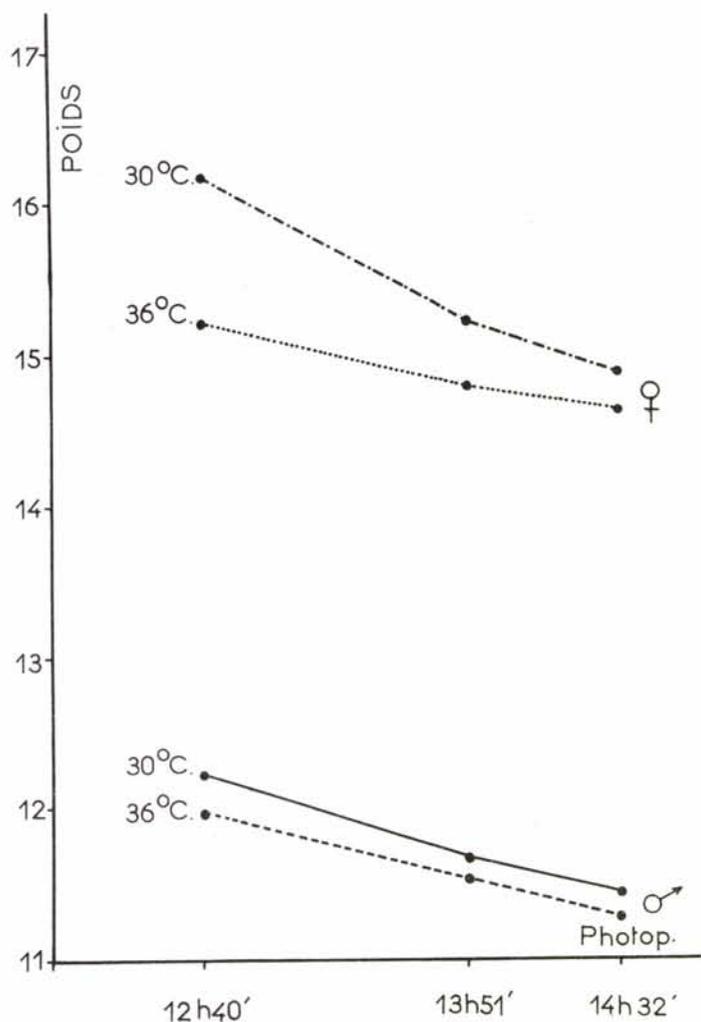


FIG. 2. — Influence de la température et de la photopériode sur le poids des adultes, des deux sexes, à la métamorphose, chez le Cricquet migrateur. En abscisse : photopériodes; en ordonnée : poids en décigrammes.

3° La *maturation sexuelle* est accélérée aux températures élevées : ainsi elle dure 23 jours à 30° C et 15 jours à 36° C. Elle est ralentie par les jours longs : à 36° C elle est de 20 jours pour une durée journalière

d'éclairement de 12 h 40' et de 25 jours pour une durée d'éclairement de 14 h 32'.

4° *Le rythme de ponte* est accéléré en jours courts et à température élevée : il est 2 fois plus rapide à 36° C qu'à 30° C.

5° La longévité des adultes est réduite par les durées d'éclairement longues et températures élevées (*fig. n° 3*).

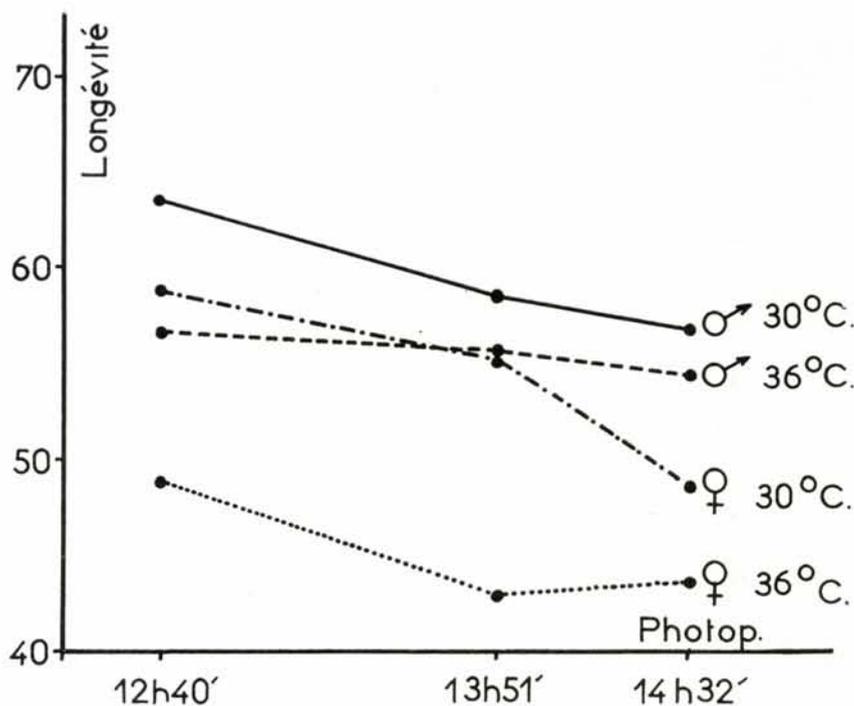


FIG. 3. — Influence de la photopériode et de la température sur la longévité des adultes mâles et femelles du Criquet migrateur. En abscisse : photopériodes; en ordonnée : longévité en jours.

6° Les divers facteurs de la *fécondité des femelles* varient différemment avec la photopériode et la température (*fig. n° 4*) :

— le nombre des oothèques par femelle diminue en photopériode longue et à température élevée.

— le nombre moyen des œufs par oothèque diminue en photopériode longue et à température élevée.

— en conséquence la fécondité totale des femelles est plus élevée en photopériode courte et température élevée que dans les conditions inverses.

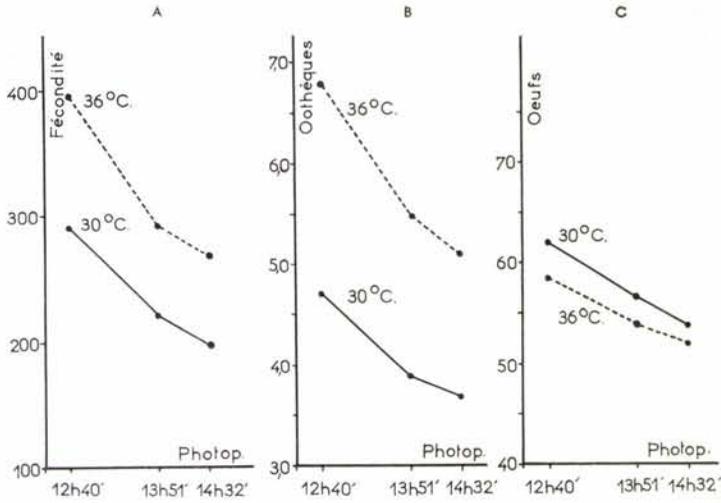


FIG. 4. — Influence de la photopériode et de la température sur la fécondité (A), le nombre des oothèques déposées par chaque femelle (B) et le nombre des œufs par oothèque (C) chez *Locusta migratoria migratorioides*. En abscisse : photopériodes; en ordonnée : nombre total des œufs déposés au cours de la vie reproductrice (A), nombre d'oothèques par femelle (B), nombre d'œufs par oothèque (C).

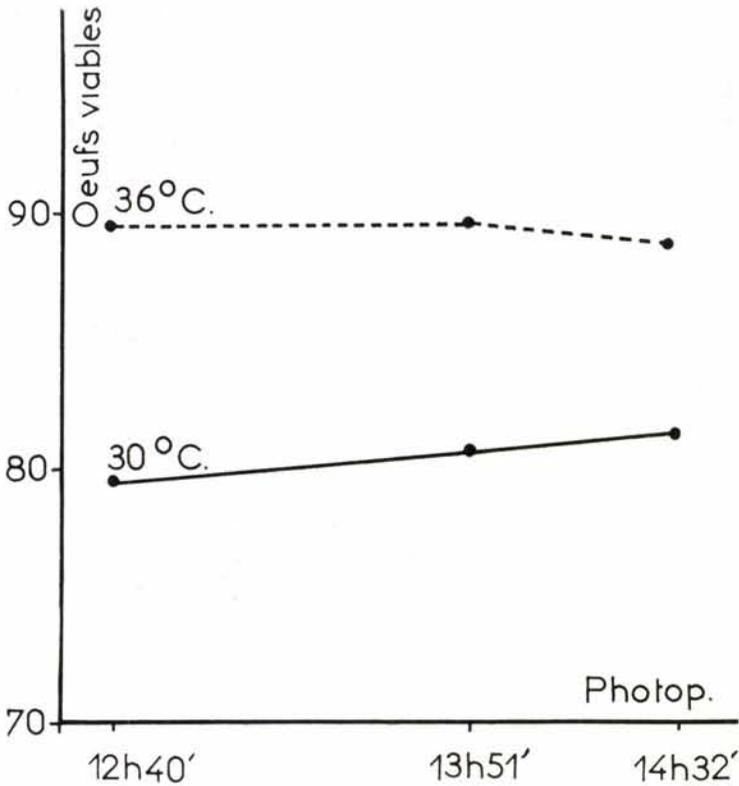


FIG. 5. — Influence de la photopériode et de la température sur la fertilité des femelles du Criquet migrateur. En abscisse : photopériodes; en ordonnée : pourcentage des œufs viables.

7^o La fertilité : le pourcentage des éclosions est pratiquement indépendant du régime photopériodique auquel sont soumises les pondeuses mais il augmente avec la température d'élevage (fig. n^o 5).

En conclusion les photopériodes longues agissent dans le même sens que le groupement. Par contre, de par ses effets immédiats sur la fécondité, la maturation sexuelle et le rythme de ponte, l'élévation de la température d'élevage s'oppose à la réalisation des effets du groupement. Mais elle favorise dans quelques cas en réduisant la longévité des adultes et en accélérant le développement larvaire.

B) Les effets transmis de la photopériode et de la température.

1^o Le maintien des reproductrices groupées de *Locusta migratoria migratorioides* à des températures élevées à des périodes d'éclaircissement longues favorise, dans la descendance, l'expression des caractéristiques grégaires :

- augmentation du pourcentage des larves noires (fig. n^o 6);
- augmentation du poids moyen à la naissance (fig. n^o 6);
- réduction du nombre des ovarioles.

L'action de la photopériode arrive même à contrebalancer celle du groupement : il suffit de soumettre les souches fortement groupées à une période d'éclaircissement courte pour obtenir une descendance de type solitaire.

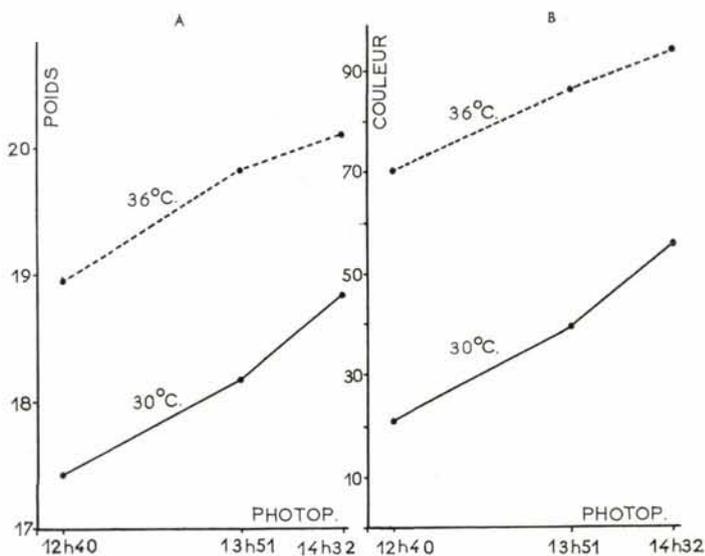


FIG. 6. — Influence de la photopériode et de la température sur le poids des larves nouvelles (A) et sur le pourcentage des larves noires (B), chez le Criquet migrateur. En abscisse : photopériodes; en ordonnée : poids en milligrammes (A) et pourcentage des larves noires (B).

2° Les délais de résistance au jeûne en fonction du degré hygrométrique : figure n° 7. Dès leur éclosion les jeunes grégaires sont maintenus à jeûn à 30° C soit à 30 % soit à 95 % d'humidité relative.

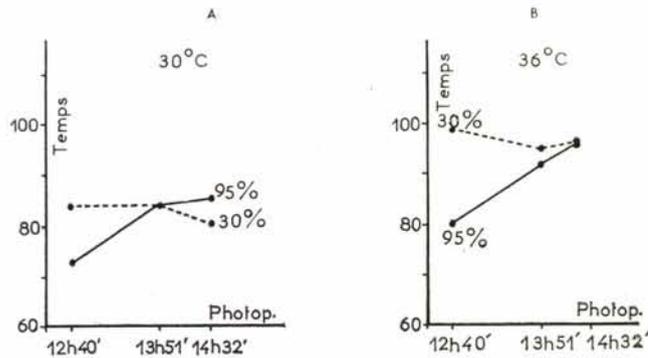


FIG. 7. — Influence de la photopériode sur la résistance à l'inanition à 30 et à 95 % d'humidité relative, des larves nouveau-nées de *Locusta* issues d'élevages maintenus à 30° C (A) ou à 36° C (B). En abscisse : photopériodes; en ordonnée : temps de survie en heures.

La résistance au jeûne des larves nouveau-nées placées dans une atmosphère aride ou dans une ambiance fortement humide dépend du régime photopériodique subi par leurs mères. Ainsi, le maintien des reproductrices groupées de *Locusta* à une période d'éclairage journalier *courte* (11 h 44' et 12 h 40' à 30° C; 12 h 01' à 32° C; 12 h 40' et 13 h 51' à 36° C; retentit sur les larves nouveau-nées mises à jeûn par une augmentation moyenne du délai de survie dans une ambiance *sèche*. Par contre, une photopériode *longue* (14 h 32' à 30° C) augmente le délai de survie des descendants mis à jeûn dans une ambiance *humide*. Le maintien des mères à des périodes d'éclairage intermédiaires (13 h 51' à 30° C; 14 h 42' à 36° C) aboutit à des délais de survie comparables à 30 et à 95 % d'humidité relative.

Ces données peuvent être mises en parallèle de façon cohérente avec les conditions écologiques qui attendent les animaux groupés (ou de filiation groupée) dans leur milieu naturel. Le photopériodisme agit comme un « stimulus-signal »; ses conséquences pourraient représenter un ajustement des animaux groupés au cycle saisonnier. Ce serait le cas en particulier chez *Locusta* où les différences de vitalité suivant le degré hygrométrique sont à rapprocher des variations climatiques au cours de l'année, telles qu'elles existent en Afrique Occidentale. Rappelons à ce sujet que les pullulations sont soumises à la forte humidité en juin-septembre (saison des pluies), à l'abaissement progressif de l'humidité relative à partir du mois d'octobre et à l'aridité en décembre-avril (saison sèche); au jour court (= survie augmentée

dans une ambiance aride) correspond la saison sèche, au jour long (= survie augmentée dans une ambiance humide) la saison des pluies.

L'élévation de la température à laquelle est soumise la génération parentale provoque dans la descendance un accroissement général du potentiel de résistance au jeûne des larves nouveau-nées et favorise la survie dans une ambiance sèche. L'action de la photopériode est également retardée : la durée de l'éclairement journalier qui détermine une meilleure survie dans une ambiance humide est de loin supérieure à celle qui déclenche les mêmes processus aux températures inférieures. De tels effets préadaptent les larves nouveau-nées à des conditions d'aridité accrues et permettent une attente prolongée de la saison des pluies. Ces mécanismes assurent la survie de l'espèce les années à précipitations pluvieuses tardives. En effet, selon DESCAMPS M. (1961) ces mêmes années les moyennes thermiques sont supérieures à la normale.

II. — INFLUENCES DE LA PHOTOPÉRIODE ET DE LA TEMPÉRATURE SUR SCHISTOCERCA GREGRARIA

Voulant vérifier que les variations saisonnières observées au laboratoire dans les élevages groupés étaient bien liées à l'action de la photopériode, nous avons utilisé des durées d'éclairement correspondant à la durée des jours à la latitude de Paris : 11 h; 12 h 10'; 14 h; 16 h 07'.

Durant chaque cycle de 24 heures les élevages sont soumis à des températures de 30°, 33°, 36° et 42° ± 1° C pendant 14 ou 16 heures et à 20° ± 1° C pendant 8 ou 10 heures.

L'humidité relative varie entre 40 et 60 %. La densité, de 1 500 larves en début d'élevage se réduit à 100 ou 150 adultes, selon les séries expérimentales, après la mue imaginale.

A) Les effets immédiats de la photopériode et de la température.

Nos résultats peuvent être résumés de la manière suivante :

1° La *durée du développement larvaire* est indépendant de la photopériode mais elle diminue lorsque la température d'élevage augmente (fig. n° 8).

2° La *maturation sexuelle* est accélérée aux températures élevées et légèrement ralentie en jours longs. Ainsi, pour une durée d'éclairement de 11 heures, elle dure 20 jours à 30° C, 15 jours à 39 et 42° C. Pour une température de 36° C elle est de 14 jours pour une durée d'éclairement de 12 h 10' et de 17 jours pour une période d'éclairement de 16 h 07'.

3° Le *rythme de ponte* est accéléré par les températures élevées.

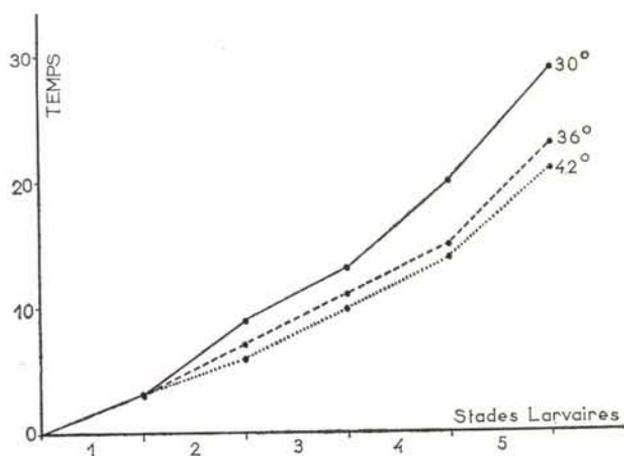


FIG. 8. — Influence de la photopériode et de la température sur la durée du développement larvaire du Criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria*). En abscisse : stades larvaires; en ordonnée : temps en jours.

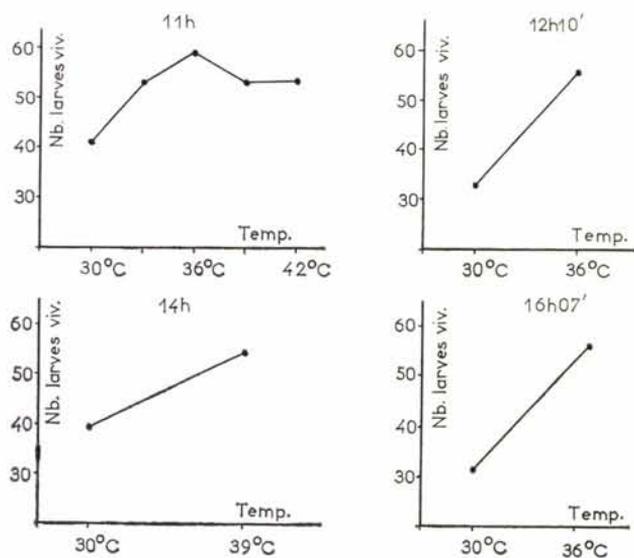


FIG. 9. — Influence de la température sur la fertilité des femelles du Criquet pèlerin soumises à diverses photopériodes. En abscisse : températures en degrés C; en ordonnée : pourcentage des larves vivantes écloses.

4° La longévité des adultes est accrue à température basse et en jours longs. Ainsi à 30° C, les adultes vivent en moyenne 65 jours lorsqu'ils sont soumis à une durée journalière de 12 h 10' d'éclairément et 108 jours lorsque cette durée d'éclairément est de 14 heures. Pour une photopériode de 16 h 07' les adultes vivent en moyenne 108 jours à 30° C et seulement 73 jours à 36° C.

5° *La fécondité.* Chez *Schistocerca* la photopériode ne paraît pas retentir de façon appréciable sur la fécondité des femelles. L'action de la température n'est que peu marquée : lorsque la température d'élevage s'élève le nombre des œufs par oothèques est légèrement réduit mais le nombre moyen des oothèques déposées par chaque femelle varie peu, la diminution de la longévité étant compensé par l'accélération du rythme de ponte.

6° *La fertilité.* Le pourcentage des éclosions est indépendant du régime photopériodique mais la température d'élevage a une action déterminante sur la fertilité des reproductrices : (fig. n° 9). En effet, le maintien des souches à 30° C réduit considérablement le pourcentage des éclosions surtout au cours de la seconde moitié de la vie reproductrice où se manifeste fréquemment un développement parthénogénétique. Ce phénomène peut avoir d'importantes répercussions sur les populations naturelles : on conçoit qu'une température ambiante inférieure à 30° C puisse constituer une véritable barrière écologique s'opposant à la reproduction massive des essaims.

En conclusion, les effets immédiats de la température d'élevage se manifestent à tous les stades du développement : ils consistent en une accélération des processus vitaux aux températures élevées. Ils sont distincts des effets de la photopériode qui n'apparaissent que chez l'imago sans toutefois modifier la fécondité et la fertilité.

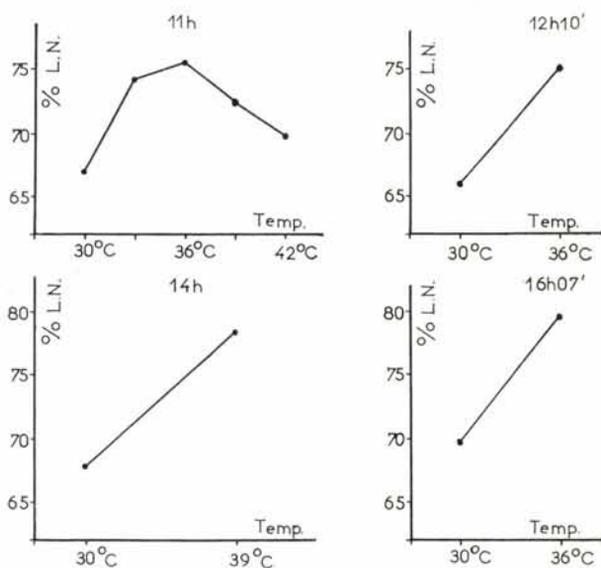


FIG. 10. — Influence de la température sur le pourcentage des larves noires dans la descendance des femelles de *Schistocerca* soumises à diverses photopériodes. En abscisse : températures en degrés C; en ordonnée : pourcentage des larves noires.

B) Les effets transmis de la photopériode et de la température.

1° D'une manière générale, l'élévation de la température d'élevage de 30 à 36° C agit dans le même sens que le groupement des effectifs :
— augmentation du pourcentage des larves noires (fig. n° 10);

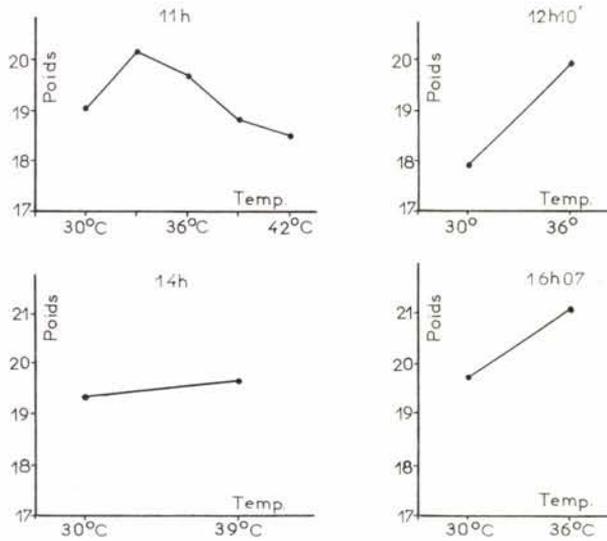


FIG. 11. — Influence de la température sur le poids moyen des larves nouveau-nées de *Schistocerca* provenant d'élevages soumis à diverses photopériodes. En abscisse : températures en degrés C; en ordonnée : poids moyen en milligrammes.

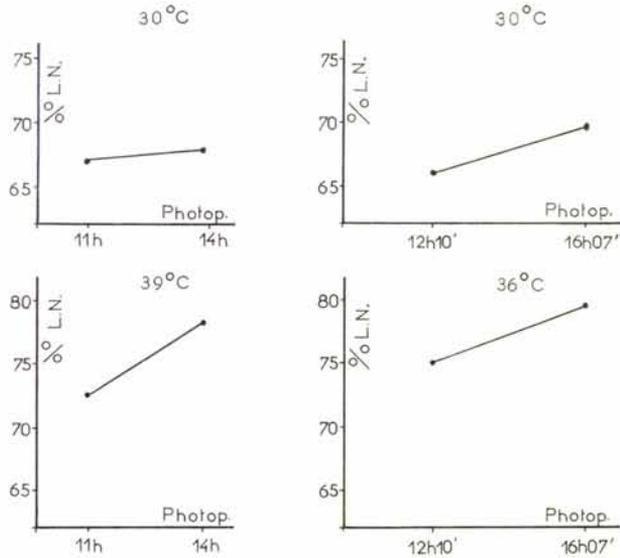


FIG. 12. — Influence de la photopériode sur le pourcentage des larves noires dans la descendance des femelles de *Schistocerca* soumises à diverses températures. En abscisse : photopériodes; en ordonnée : pourcentage de larves noires.

— augmentation du poids moyen des larves nouveau-nées (*fig. n° 11*);

— réduction du nombre des ovarioles.

Au-delà de 36° C les phénomènes sont inversés.

La prolongation de la période journalière d'éclairement favorise l'expression des caractéristiques grégaires dans la descendance :

— augmentation du pourcentage des larves noires (*fig. n° 12*);

— augmentation du poids moyen des larves nouveau-nées (*fig. n° 13*);

— réduction corrélative du nombre des ovarioles.

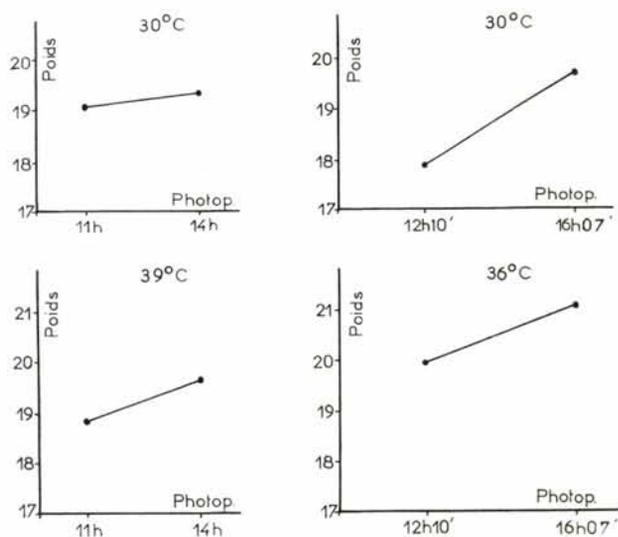


FIG. 13. — Influence de la photopériode sur le poids moyen des larves nouveau-nées de *Schistocerca* provenant d'élevages soumis à diverses températures. En abscisse : photopériodes; en ordonnée : poids en milligrammes.

2° *Les délais de résistance au jeûne en fonction du degré hygrométrique :*

Dans nos conditions expérimentales des larves nouveau-nées survivent 9 à 10 heures de plus au sec qu'à l'humidité sauf lorsque les parents ont été soumis à une période d'éclairement de 12 h 10' : cet écart est alors réduit à 3 ou 4 heures (*fig. n° 14*).

Les effets de la température et de la photopériode sont étroitement associés (*fig. n° 15*). Ainsi, la survie des larves nouveau-nées mises à jeûne est prolongée lorsque les mères ont été exposées soit à une période d'éclairement très longue (16 h 07') et à une température basse (30° C), soit à une période d'éclairement plus courte (14 h) et à une température élevée (39° C). L'élévation de la température d'élevage

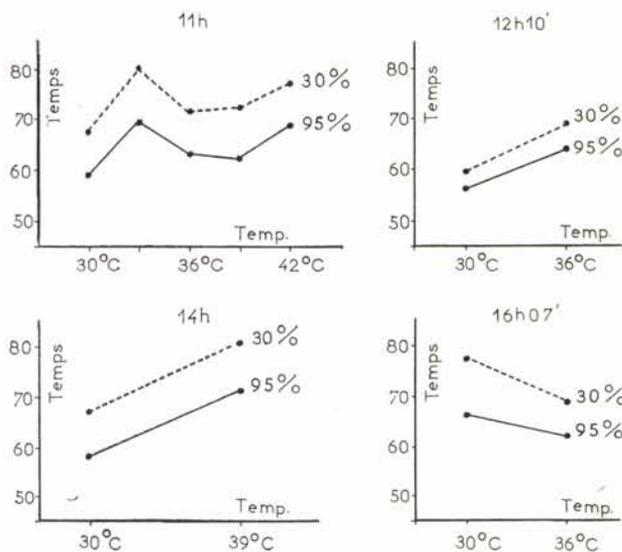


FIG. 14. — Influence de la température sur la résistance à l'inanition, à 30 et à 95 % d'humidité relative, des larves nouveau-nées de *Schistocerca* provenant d'élevages maintenus à diverses photopériodes. En abscisse : températures en degrés C; en ordonnée : délais de survie en heures.

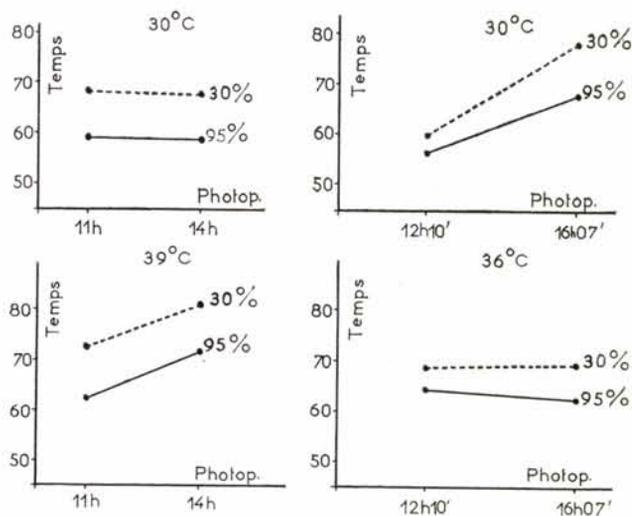


FIG. 15. — Influence de la photopériode sur la résistance à l'inanition, à 30 et à 39°C, et à 30 % et à 95 % d'humidité relative, des larves nouveau-nées de *Schistocerca* provenant d'élevages effectués à diverses températures. En abscisse : photopériodes; en ordonnée : délais de survie en heures.

des parents n'est jamais bénéfique pour la descendance quand elle est associée à une photopériode longue (16 h 07').

Il est pour le moment prématuré de comparer ces données aux conditions écologiques auxquelles sont exposées les populations grégaires de *Schistocerca* dans leur milieu naturel.

CONCLUSIONS

Ainsi, dans la réalisation des caractères phasaires, des facteurs externes peuvent interférer avec l'action du groupement. L'expérimentation reportée ci-dessus montre que cette dernière ne peut être étudiée que conjointement à celles de la photopériode et de la température. Toutefois les deux espèces étudiées ne réagissent pas avec la même intensité à ces facteurs climatiques.

La photopériode ne retentit pas sur le développement larvaire de *Schistocerca* et de *Locusta*.

Si son action est faible pendant la vie du Criquet pèlerin, pour les caractères étudiés elle est beaucoup plus nette chez *Locusta* où elle retentit à la fois sur le poids des adultes, sur leur maturation sexuelle, leur longévité, leur rythme de ponte et leur fécondité : les photopériodes longues agissent dans le même sens que le groupement; les photopériodes courtes déplacent les caractères des femelles vers le pôle solitaire.

Dans les deux espèces l'allongement de la période d'éclaircissement subie par les parents tend à renforcer l'expression des caractéristiques grégaires de la descendance : larves foncées, de poids élevé et à nombre réduit d'ovarioles. Toutefois, si cette action est limitée chez *Schistocerca* où les effets du groupement restent prépondérants en photopériode courte, elle est extrêmement marquée chez *Locusta* où l'action de la photopériode arrive à contrarier celle du groupement : il suffit de soumettre les souches fortement groupées à une période d'éclaircissement courte pour obtenir une descendance de type solitaire.

Le régime photopériodique subi par les parents retentit sur le potentiel de viabilité des larves. Une fois encore cette action est limitée chez *Schistocerca* et très marquée chez *Locusta* où les jeunes grégaires survivent plus longtemps au sec quand les parents ont été élevés en jours courts mais vivent plus longtemps en atmosphère humide quand leurs parents ont été maintenus en jours longs.

Dans les deux espèces, les températures élevées accélèrent le développement larvaire, la maturation sexuelle et le rythme de ponte et provoquent corrélativement un raccourcissement de la vie imaginaire.

Chez *Schistocerca*, la température agit peu sur la fécondité; son action est beaucoup plus nette chez *Locusta* où on observe une augmentation considérable du nombre des pontes aux températures élevées.

La température a une action déterminante sur la fertilité des femelles des deux espèces surtout au cours de la seconde moitié de la vie reproductrice où pour une température d'élevage de 30° C on observe une réduction considérable de la production des larves viables.

Dans les deux espèces, l'élévation de la température d'élevage des parents de 30 à 36° C tout comme l'allongement de la période d'éclairément, favorise l'expression des caractéristiques grégaires de la descendance. Toutefois, au-delà de 36° C, les phénomènes s'inversent chez *Schistocerca*.

La température de l'élevage parental influence la résistance à l'inanition des larves nouveau-nées. En général, l'élévation de la température prolonge les délais de survie des descendants sauf chez *Schistocerca* lorsque les parents sont exposés aux photopériodes très longues : 16 h 07'.

En résumé les facteurs de l'environnement (photopériode et température) interfèrent très nettement avec les effets du groupement chez *Locusta*; chez *Schistocerca* leur action est plus limitée, les effets du groupement restant toujours prépondérants.

Ces faits sont peut-être à rapprocher des conditions écologiques auxquelles sont normalement exposées ces espèces. L'aire de répartition de *Locusta* est relativement limitée et subit des fluctuations saisonnières régulières en rapport avec le régime des pluies : les insectes sont soumis alternativement à des humidités relatives élevées ou basses et nous avons vu que les larves paraissent préadaptées à ces conditions, l'adaptation se faisant au stade parental par le biais de la température et de la photopériode auxquelles ces insectes sont très sensibles. L'aire de répartition de *Schistocerca* est au contraire très étendue et caractérisée en général par une extrême aridité; les précipitations peuvent y être occasionnellement abondantes mais l'humidité relative reste généralement basse. Or nous constatons, que quel que soit le régime photopériodique et la température les larves semblent mieux adaptées à survivre en atmosphère sèche. D'autre part, on sait que *Schistocerca* présente un état de grégarisme quasi permanent, les individus subissent donc le plus souvent les effets du groupement auxquels ils sont particulièrement sensibles.

RÉSUMÉ

Au laboratoire, les souches groupées de *Schistocerca* et de *Locusta* présentent une variation saisonnière de certains caractères morphologiques et physiologiques telle que l'expression des caractéristiques grégaires semble favorisée au printemps et en été chez *Locusta*, en été et en automne chez *Schistocerca*. Parmi les divers facteurs

pouvant induire ce polymorphisme nous avons étudié particulièrement le rôle de la photopériode constante et de la température.

1) Chez *Schistocerca* et *Locusta*, le développement larvaire n'est pas influencé par la photopériode mais il est accéléré lorsque la température d'élevage croît.

2) Chez *Schistocerca*, le poids des imagos à la métamorphose est indépendant de la température et de la photopériode; chez *Locusta* il diminue lorsque la température et les photopériodes augmentent.

3) Dans les deux espèces, la maturation sexuelle et le rythme de ponte des adultes jeunes sont ralentis lorsque les photopériodes croissent. L'élévation de la température a des effets inverses.

4) L'accroissement de la photopériode réduit la fécondité des femelles de *Locusta* mais n'a que peu d'effet chez *Schistocerca*. Dans les deux espèces l'élévation de la température réduit le nombre d'œufs par oothèque.

5) La viabilité des œufs est réduite à la température d'élevage de 30° C.

6) L'accroissement de la photopériode (de 12 à 16 heures) et de la température (de 30 à 36° C) provoque chez ces deux Acridiens une augmentation du pourcentage des larves noires, une élévation de leur poids moyen et une réduction corrélative du nombre de leurs ovarioles. Toutefois, chez *Schistocerca*, au-delà de 36° C, ces variations des caractéristiques larvaires s'inversent.

7) La résistance au jeûne des larves nouveau-nées, à 30 ou à 95 % d'humidité relative, varie de façon complexe et spécifique avec les conditions d'élevage des reproducteurs.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBRECHT (F. O.), 1955 : La densité des populations et la croissance chez *Schistocerca gregaria* (Forsk.) et *Nomadacris septemfasciata* (Serv.); la mue d'ajustement. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.*, 2, 109-192.
- ALBRECHT (F. O.), 1965 : Influence du groupement, de l'état hygrométrique et de la photopériode sur la résistance au jeûne chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, fasc. 3, sous presse.
- ALBRECHT (F. O.), 1959 : Facteurs internes et fluctuations des effectifs chez *Nomadacris septemfasciata* (Serv.). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 93, 415-457.
- ALBRECHT (F. O.) et BLACKITH (R. E.), 1957 : Phase and moulting polymorphism in Locusts. *Evolution*, U.S.A., 11, 166-177.
- ALBRECHT (F. O.) et VERDIER (M.), 1956 : Le poids et le nombre des ovarioles chez les larves nouveau-nées de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 243, 203-205.
- ALBRECHT (F. O.), VERDIER (M.) et BLACKITH (R. E.), 1958 : Détermination de la fertilité par l'effet de groupe chez le Criquet migrateur (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 92, 349-427.

- ALBRECHT (F. O.), VERDIER (M.) et BLACKITH (R. E.), 1959 : Maternal control of ovariole number in the progeny of the Migratory Locust. *Nature*, Lond., 184, 103-104.
- ASHALL (C.), 1950 : Report of the Saudi Arabia team Desert Locust survey, for 1949-1950.
- CASSIER (P.), 1965 a : Interactions des effets du groupement et d'un facteur saisonnier chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, sous presse.
- CASSIER (P.), 1965 b : Comparaison de l'intensité des effets du groupement dans les générations de juin et de décembre du Criquet migrateur (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 260, 3480-3482.
- DESCAMPS (M.), 1961 : Comportement du Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioides* R. et F.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger, région de Niafunké. *Locusta*, Fr., 8, 280 p.
- DUCK (L. G.), 1944 : The bionomics of *Schistocerca obscura* (Fabr.). *J. Kansas Ent. Soc.*, 17, 105-119.
- FAURE (J. C.), 1932 : The phases of Locusts in South Africa. *Bull. Ent. Res.*, 23, 293-405.
- HUNTER-JONES (P.), 1958 : Laboratory studies on the inheritance of phase characters in Locusts. *Anti-Locust Bull.*, 29, 32 p.
- HUSAIN (M. A.) et MATHUR (C. B.), 1936 : Studies on *Schistocerca gregaria* Forsk. VIII. Influence of carbon dioxide on development of black pigmentation in *Schistocerca gregaria* Forsk. *Indian J. Agric. Sci.*, 6, 1005-1030.
- HUSAIN (M. A.), LAHORE (I. A. S.) et MATHUR (C. B.), 1944 : Studies on *Schistocerca gregaria* Forsk. XI. The influence of Temperature on the growth in weight and size of the hoppers. *Indian J. Agric. Sci.*, 5, 107-115.
- JOHNSTON (H. B.), 1937 : Remarks on the experimental and biometrical study of phases. *Proc. 4th Int. Locust Conf.*, Caire, Append. 25, 9 p.
- JOHNSTON (H. B.) et BUXTON (D. R.), 1949 : Field observations on locusts in Eastern Africa. *Anti-Locust Bull.*, 5.
- KEY (K. H. L.), 1950 : A critique of the phase theory of locusts. *Quart. Rev. Biol.*, 25, 4, 363-407.
- LEA (A.), 1938 : Investigations on the Red Locust, *Nomadacris septemfasciata* Serville, in Portuguese East Africa and Nyassaland in 1935. *Sci. Bull. Dep. Agric. S. Afr.*, 176, 29 p.
- LEA (A.) et WEBB (D. van V.), 1939 : Field observations on the Red Locust at lake Rukwa in 1936 and 1937. *Sci. Bull. Dep. Agri. S. Afr.*, 189, 81 p.
- MURAT (M.), 1939 : Recherches sur le Criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* Forsk., Acrididae) en Mauritanie occidentale (A.O.F.) et au Sahara espagnol, années 1937 et 1938. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, 30, 105-204.
- PAPILLON (M.), 1960 : Étude préliminaire de la répercussion du groupement des parents sur les larves nouveau-nées de *Schistocerca gregaria* Forsk. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 93, 2, 203-263.
- PAPILLON (M.), 1962 : Interaction du groupement, de l'alimentation et d'un facteur saisonnier sur *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Colloque C.N.R.S.*, n° 114, 23 p.
- PASQUIER (R.), 1938 : La lutte rationnelle contre le Criquet marocain en Algérie. *C. R. 5th Conf. Int. Rech. Antiacrid.*, Bruxelles, 367-379.
- PLOTNIKOV (V. I.), 1928 : *Locusta (Pachytylus) migratoria* L. and *Locusta danica* L. as independent forms and their derivatives. *Rev. Appl. Ent.*, A, 15, 162.
- PREDTECHENSKII (S. A.), 1935 b : Studies on the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in Central Asia and Transcaucasus, in 1929-1930. *Bull. Plant Prot.*, Leningrad, 11, 92 p.
- RAINEY (R. C.), 1962 : Some effects of environmental factors on movements and phase change of locusts populations in the field. *Colloque C.N.R.S.*, n° 114.
- RAO (Y. R.), 1942 : Some results of studies on the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.) in India. *Bull. Ent. Res.*, 33, 241-265.
- STOWER (W. J.), DAVIES (D. E.) et JONES (I. B.), 1960 : Morphometric studies of the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* Forsk. *J. Animal Ecol.*, 29, 2, 309-339.
- TARBINSKII (S. P.), 1932 : On the question of the phase variability of Locusts. *Bull. Lening. Inst. Contr. Fm. For. Pests*, 3, 303-320.
- UVAROV (B. P.), 1921 : A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytylus* Fieb.) with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. *Bull. Ent. Res.*, 12, 135-163.

- UVAROV (B. P.), 1928 : Locusts and grasshoppers. Lond., 352 p.
- UVAROV (B. P.), 1929 : Phases of Locusts and their inter-relations. *Bull. Ent. Res.*, 20, 261-265.
- WALOFF (Z. V.), 1940 : The distribution and migrations of *Locusta* in Europe. *Bull. Ent. Res.*, 31, 211-246.
- ZOLOTAREVSKY (B. N.), 1933 : Contribution à l'étude biologique du Criquet migrateur (*Locusta migratoria capito* Sauss.) dans ses foyers permanents. *Ann. Epiphyt.*, 19, 47-142.
- ZOLOTAREVSKY (B. N.) et MURAT (M.), 1938 : Rapport scientifique sur la Mission d'études de la biologie des Acridiens en Mauritanie (A.O.F.). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, 29, 29-103.

Intervention de M. BOUILLON

Les points des courbes sont-ils des moyennes et quelle fut la dispersion des valeurs individuelles autour de ces moyennes ?

Réponse de M. CASSIER

Ce sont des moyennes portant sur un très grand nombre de données, (plusieurs milliers), et statistiquement les différences sont significatives.

Intervention de M. LINDAUER

1° Ist der Effekt der Photoperiode unterschiedlich bei verschiedener Lichtqualität ?

2° Es wäre interessant den Einfluss der ökologischen Faktoren und jenen, die vom Artgenossen empfangen werden, gegeneinander abzuwägen.

Réponse de M. CASSIER

Toutes nos observations ont été réalisées en lumière blanche (tubes fluorescents MAZDA. CF. 32 diffusant une lumière de même composition spectrale que le rayonnement solaire). De plus, nous n'avons étudié que l'influence de la photopériode et de la température sur les caractéristiques physiques et physiologiques des adultes groupés et de leur descendance sans nous préoccuper du comportement.

Interventions de M. TOROSSIAN

1° Avez-vous étudié l'action de la thermopériode comme vous avez étudié celle de la photopériode ?

2° Cette étude faite chez les fourmis a donné d'intéressants résultats, permettant notamment d'avoir la même fécondité que celle obtenue avec des températures constantes, ou même supérieures mais avec une longévité augmentée.

Réponses de M. CASSIER

1° Non, mais remarquez que nos élevages sont soumis à un rythme thermique, régulier évoquant celui auquel sont soumis les Criquets dans les conditions naturelles.

2° Nous n'avons pas fait spécialement l'étude de la thermopériode bien que nos appareils le permettent.

Intervention de M. CHAUVIN

Demande à Monsieur CASSIER, s'il n'existerait pas chez *Schistocerca* et *Locusta* un rythme endogène saisonnier qui fasse varier la sensibilité aux agents expérimentaux malgré la constance de la photopériode et de la température.

Réponse de M. CASSIER

Nos méthodes expérimentales ne permettent pas une telle observation. Par exemple, chez *Locusta* seules la température et l'alimentation (blé germé) sont constantes tout au long de l'année. Par contre, les élevages sont soumis aux fluctuations régulières de la longueur du jour, sous la latitude de Paris. De toute manière, à l'inverse des mammifères, il n'a jamais été signalé, à ma connaissance, de rythme endogène saisonnier chez les Insectes.

SYNCHRONISATION OF SEXUAL MATURATION IN DESERT LOCUST SWARMS

by D. B. CARLISLE and P. E. ELLIS
Anti-Locust Research Centre, London

Many suggestions have been made as to the selective advantage of swarm formation in locust, and while we do not wish to involve ourselves in the discussion as to what may be this selective advantage, it is at least clear that swarm formation represents a potent force for survival. Provided many hoppers of a similar age are to be found in a restricted area, their behaviour leads inevitably to group formation, which persists through larval life and is the genesis of the adult swarms. The behavioural aspects of this group formation were discussed by ELLIS at the last meeting of this union held in Pavia in 1961 (ELLIS, 1962). The occurrence of large numbers of locust hoppers of a similar age in the field can only be the result of simultaneous hatching of large numbers of eggs which have been laid in close proximity to one another. This in turn is ensured by the simultaneous sexual maturation and gregarious oviposition of the locusts of any one parental swarm such as has been observed in the field by ELLIS and ASHALL 1957 and by POPOV 1958. NORRIS (1963) has analysed the behaviour of adult female laboratory locusts when about to lay. Such females are attracted to each other, but the chemical, tactile and visual inter-attractions between them serve to keep them together once they have met, rather than to attract them towards each other from some distance away.

It must be obvious that for simultaneous gregarious oviposition the females of the parental generation must have matured together. Where a swarm of Desert Locusts is feeding on lush green vegetation such more or less simultaneous oviposition is ensured by the direct maturation of the young locusts starting immediately after fledging and leading to egg laying within 3-4 weeks. But in many parts of its range the Desert Locust only breeds during the rainy season and the gonads remain undeveloped during periods of drought. Before the rains commence the winds, in an area like the Somali Peninsula, become convergent on the Inter-Tropical Convergence Zone and serve to concentrate scattered populations of Desert Locust (SAYER 1962, RAINEY 1963, WALLOFF 1964). During the dry season in this area these locust will have remained for three months or more with undeveloped gonads and with the pink or beige colouration of the immature locusts. Yet within 2 or 3 weeks of their being concentrated in the Inter-Tro-

pical Convergence Zone they are bright yellow and ovipositing in a gregarious manner.

One factor which would certainly tend to synchronise sexual maturation within swarms is the maturation pheromone which has been studied by NORRIS (1954) and LOHER (1960). These workers have demonstrated that mature male Desert Locusts produce a pheromone which stimulates the maturation of other individual of both sexes. It is also known that mature females produce the substance in a lesser amount and that males which have even begun to mature, though not yet reached the full yellow colouration of the sexually potent male, are already producing this maturation pheromone in small amount. This will have the result that once a few individuals have started to mature the rest of the swarm will tend to follow suit. In practical terms the, then problem of the analysis of the simultaneous maturation of the swarms comes down to an analysis of the factors which start off maturation in a few individuals of the swarm, that is, factors which start off the chain reaction of maturation, propagated by the maturation pheromone. The other problem which analysis is that of the factors which serve to cause the delay in maturation of animals during the dry season. NORRIS 1957 has shown that for locusts reared in pairs maturation may be delayed under conditions of long day length, but this is clearly not only factor involved and is not effective for laboratory locusts reared in groups.

All our experiments have been performed upon adults of the Desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forskål) bred for many generations in the laboratories of the Anti-Locust Research Centre in London.

DELAYED MATURATION

ELLIS, CARLISLE and OSBORNE (1965) have analysed the factors which contribute to the delay of maturation. In periods of infrequent rain in the desert the season of green vegetation is very short, so that although the young hoppers may be feeding upon lush green vegetation, by the time they fledge plants already have senescent and sere yellow leaves. Under these conditions when the young adults are feeding upon senescent vegetation they do not mature. In the laboratory we have found that a diet of senescent yellow leaves always leads to a long delay of two or more months in breeding. This is true even when temperature, humidity, photo-period and the presence of large numbers of other mature locusts are ideal for rapid maturation in the laboratory. Despite all these optimal conditions it may be three months before the first eggs are laid by locusts given an excess of yellow leaves to eat (*fig. 2*). It is easily shown that this is not a shortage of water or of protein (*fig. 2*). It is, however, known that senescent leaves are short of the plant growth hormones. And

Fig. 1

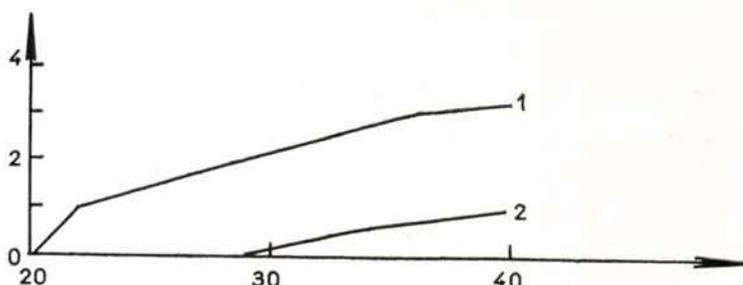


Fig. 2

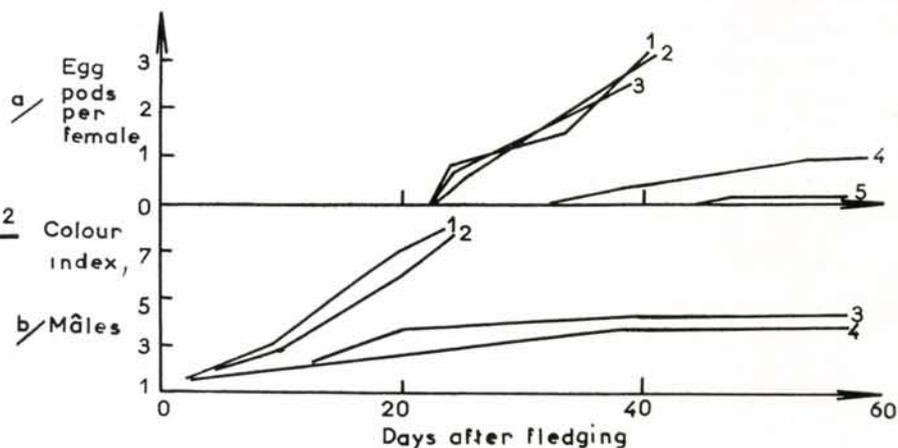


Fig. 3

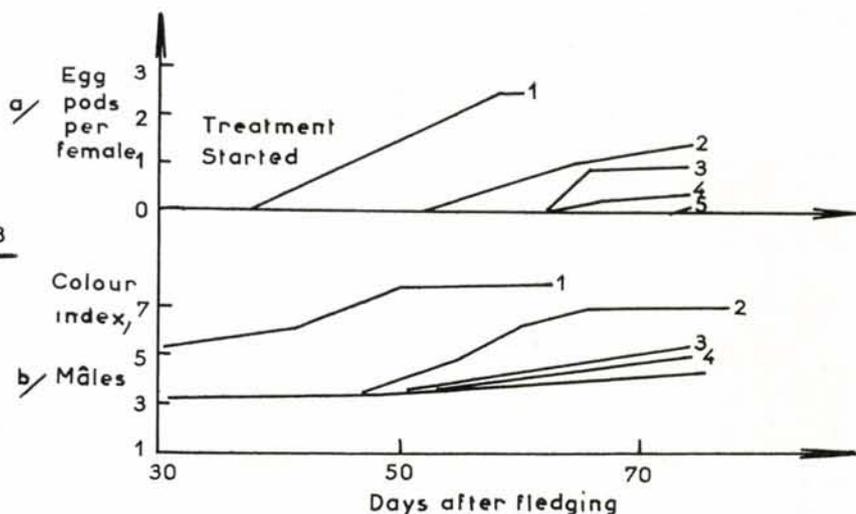


Fig. 1. — Green diet Reared in pairs.

1° Treated on day with myrrh oil. — 2° No treatment.
 Abscisse : Egg pods per female — Ordonnée : Days after fledging.

Fig. 2. — Reared in groups.

a) 1° Yellow diet + Eugenol — 2° Yellow diet + GA — 3° Green diet — 4° Yellow diet + protein — 5° Yellow diet.
 b) 1° Yellow diet + Eugenol — 2° Green diet and Yellow diet + GA — 3° Yellow diet + protein — 4° Yellow diet.

Fig. 3. — Reared in groups.

a) 1° Green diet — 2° Yellow diet + GA + Eugenol — 3° Yellow + Eugenol — 4° Yellow + GA — 5° Yellow diet.
 b) 1° Green diet — 2° Yellow diet + GA + Eugenol — 3° Yellow diet + Eugenol — 4° Yellow diet + GA.

in the species of *Brassica* with which we have worked we have shown that gibberellins are in very short supply. We have therefore supplemented the diet of yellow *Brassica* leaves with gibberellin-A3 fed to the locusts on filter paper. On this régime of yellow vegetation supplemented with gibberellin from the day of fledging the locusts mature as quickly as if they were feeding on green leaves (*fig. 2*). Too high an intake of gibberellin on the other hand proves slightly inhibitory so that a large dose administered with yellow leaves or a smaller dose fed with green leaves both lead to a delay of a week or ten days in sexual maturation. On the other hand, if locusts are fed for a month after fledging on yellow vegetation without any dietary supplement, gibberellic acid added to the diet from this stage on has little effect (*fig. 3*). In other words a shortage of gibberellic acid in the yellow and senescent vegetation on which the locusts are feeding may be enough to prevent maturation of the gonads but an introduction of gibberellin to the diet in animals which have delayed maturation is not enough to initiate sexual maturation afresh.

Perhaps at this point we had better say what we use as criteria of maturation. As Desert Locusts mature they change colour from pink when they are newly fledged through buff or beige and finally to yellow. We can distinguish eight clearly definable stages in this colour progression and so we have established an index from one for the pink animal through to eight for the fully yellow mature locust. That is the first criterion of the progress of maturation. A second criterion in short term experiments consists in measuring the oocyte length in females which have been killed. A more satisfactory alternative, but one which involves more work and longer periods, is to keep the animals in pairs or small groups until they finally lay eggs; in this way we can obtain a plot of their egg laying performance, both when it starts and how frequently they lay eggs.

We know from the work on the maturation pheromone that Desert Locusts are able to respond to chemical cues for their sexual maturation. We know from field observations that the locusts start to mature with the first flush of green on the shrubs of the Desert. Now the first shrubs to come into leaf in most desert areas are all highly odoriferous and most of them have already dropped their leaves again before the locust hoppers of the next generation have reached the fifth instar. The odoriferous nature of the shrubs suggested to us the possibility that locusts may be responding to this chemical cue before the onset of the rains in the same way as they are able to respond to the chemical cue of the pheromone of the male. Preliminary analysis of this concept has been carried out by CARLISLE, ELLIS and BETTS (1965), who showed that indeed the essential oil of myrrh (*Commiphora* species, one of the major odoriferous genera of the East African deserts) will indeed hasten maturation in laboratory-fed Desert Locusts. These locusts were all fed a green diet and the oil was

applied in microgram quantities externally as a single dose to the underside of the thorax on the second or third day after fledging (*fig. 1*). Locusts so treated matured a week or two earlier than the controls. Of the various fractions of the oil of myrrh it was found that eugenol was particularly active. This is a common constituent of the essential oils produced by many desert shrubs when they come into leaf and may thus be a factor in the initiation of maturation of locusts in many desert areas at the beginning of the rainy season.

It remained to be seen whether these oils were active upon animals which had been feeding upon senescent vegetation and had therefore shown a prolonged delay in maturation. In our most recent experiments we have found that a single dose of eugenol administered as before on the second or third day after fledging to locusts fed on yellow vegetation leads to maturation as soon as or sooner than in animals fed on green vegetation and much sooner than those fed on yellow vegetation (*fig. 2*). In another experiment locusts were fed for a month on senescent vegetation and then some of them were treated with eugenol and were also given a supplement of gibberellic acid in the diet. Others received either one or other of these treatments (*fig. 3*). Gibberellic acid alone had a slight effect; eugenol alone initiated maturation and the animals started laying eggs some three weeks later. A combination of the two treatments however had a much more striking effect and all the animals so treated laid eggs by some three weeks after treatment.

To sum up we would suggest that locusts fledging at the beginning of the dry season and feeding on senescent vegetation failed to mature because of the shortage of the plant growth hormone gibberellin in their diet together with a concomitant shortage of monoterpenoids such as eugenol. The initiation of maturation at the end of the dry season would then depend partly on the reappearance of gibberellins in the diet, in the form of fresh green leaves of shrubs which appear just before the rains, and partly as a result of contact with the vapour of the essential oils given off by these odoriferous shrubs of the desert. It is note worthy in our experiments that exposure to these oils have led to synchronization of egg laying in treated animals. For instance, in one experiment in which the animals were reared in pairs, untreated females started laying on dates up to 18 days apart, while all females treated with a variety of monoterpenoids (Pinenes, eugenol, limonene) all started laying within 3 days of each other (see also the steepness of the initial part of the upper curves in *fig. 2*). This synchronization of oviposition and the even rate of development of the egg will then lead to simultaneous hatching of large numbers of eggs and hence to swarm formation in suitable conditions.

GREGARISME ET SUBSOCIALITE
CHEZ *THAUMETOPOEA PITYOCAMPA* SCHIFF.
NID D'HIVER — ACTIVITE DE TISSAGE

G. DEMOLIN (INRA),
Station de Recherches de Lutte biologique
et de Zoologie Agricole, *Antibes*.

Les chenilles processionnaires du pin *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. ont la particularité de vivre en groupe durant toute leur vie larvaire et d'effectuer une construction commune, le nid d'hiver.

Les modalités de leurs déplacements en procession et l'influence des stimulations tactiles sur le maintien de l'unité grégaire ont été analysées par de nombreux auteurs, FABRE (1899), OLOMBEL (1922), de MALLMANN (1962), DEMOLIN (1962); cependant aucune étude détaillée n'avait encore été entreprise sur l'activité de tissage des chenilles.

Depuis 1959, nous avons pu effectuer des séries d'observations régulières, tant dans la nature qu'au laboratoire, sur le comportement des processionnaires du pin. Il nous est alors apparu que les sécrétions soyeuses jouaient un rôle important tout au long de la vie larvaire et qu'elles prenaient une signification biologique fondamentale dès l'apparition du nid d'hiver.

La majorité de nos observations ayant déjà été consignées par ailleurs (DEMOLIN — en préparation), nous ne reviendrons que très rapidement au cours de cet exposé et à l'aide de projections en couleurs, sur les principales phases de comportement ayant un caractère subsocial, rassemblement à l'éclosion, prise alimentaire, processions. Nous ne reviendrons seulement dans ce texte sur le nid d'hiver, son rôle, et sa construction.

I. — LE NID D'HIVER

a) *Description sommaire (fig. 1).*

Le nid d'hiver est formé de deux enveloppes de soie superposées. L'interne est de forte épaisseur, l'externe au contraire, est constituée d'un tissage très lâche qui sert de superstructure. Les chenilles n'utilisent aucun orifice de sortie bien défini, mais se fauflent à travers les mailles du tissage aussi serrées soit-elles.

L'intérieur du nid est extrêmement caverneux, il est constitué de petites loges soyeuses, qui, lorsque le nid est complètement peuplé,

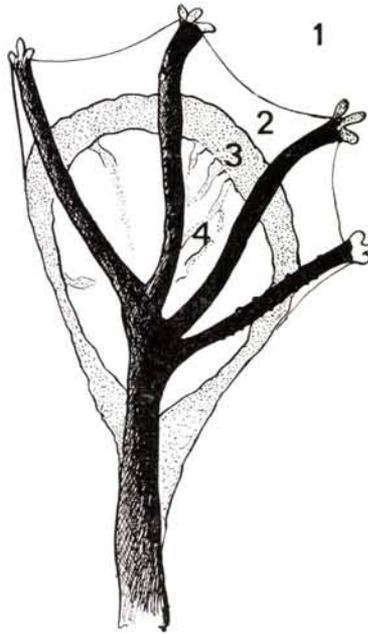


FIG. 1. — Nid de processionnaire du pin sur « rameaux de cime » d'un arbre « attaque » chaque année.

- (1) Zone des superstructures d'aiguilles (non représentés sur le schéma).
- (2) Zone des superstructures de rameaux (câbles porteurs et suspentes).
- (3) Une paroi interne du nid (tissage dense).
- (4) Intérieur caverneux.

donne à l'ensemble l'aspect d'un conglomérat composé « d'agrégats » de chenilles « cimentés » par les excréments.

b) Rôle du nid d'hiver.

— Le nid d'hiver est appelé à jouer un double rôle au cours de la vie larvaire de la processionnaire :

— De par sa forme et sa solidité il permet le regroupement en « masse » d'un très grand nombre d'individus.

— De par sa structure soyeuse il capte de la chaleur sous le moindre rayonnement solaire et la transmet directement aux individus rassemblés pendant la journée sous les réseaux du tissage.

Après mesure thermique précise, on peut affirmer que contrairement aux idées jusqu'ici admises, le nid n'intervient aucunement en tant qu'isolant thermique et que seule la masse du conglomérat assure une régulation permanente des variations trop brutales des températures (rôle fondamental du groupe).

Nous n'accordons au nid aucune action quant à la protection de la colonie contre ses parasites spécifiques et ces derniers semblent même « utiliser » les propriétés de la soie pour leur propre compte :

— Les adultes de *Phryxe caudata* ROND., diptère *Tachinidae*, se retrouvent régulièrement sur les nids pendant les journées froides et ensoleillées du printemps et les larves du troisième stade de cette même espèce forment leur puparium dans les mailles du tissage.

— Les adultes d'*Erigorgus femorator* AUB., hyménoptère *Ichneumonidae*, se glissent avec facilité au travers des parois du nid et peuvent rester pendant quelques heures en compagnie de leur hôte, BILIOTTI (1961).

— Contre les oiseaux nous pensons que la colonie peut être protégée par ses propriétés urticantes, DEMOLIN (1964). Seuls, les migrants qui n'auraient pas l'apprentissage des sédentaires, se risqueraient à attaquer les nids en dehors des périodes de disette (enneigement par exemple).

Le nid pourrait être comparé à un radiateur solaire que les chenilles utilisent pendant la journée en fonction de leurs besoins en énergie calorifique. La soie prendrait alors une signification biologique particulière en dehors de son caractère de produit d'excrétion, ALLEGRET (1956). Elle est l'élément de base qui permet la cohésion du groupe et la survie des colonies pendant les périodes hivernales.

II. — ACTIVITES DE TISSAGE

Observons dans la nature, au mois de novembre, une colonie de chenilles de *Th. pityocampa* SCHIFF., très saine et ayant déjà constitué son nid d'hiver. Dès la tombée de la nuit toutes les chenilles entrent en activité, mais nous constatons (à l'aide d'une lampe de poche classique munie de caches) qu'il existe trois groupes d'individus qui ont un comportement bien différent : certaines chenilles se répartissent à la surface du nid, d'autres restent à l'intérieur des mailles de la paroi et les dernières vont s'alimenter.

a) 1^{er} Groupe.

Les individus du premier groupe se glissent très rapidement en dehors des mailles du tissage et passent à l'extérieur du nid où ils participent à son élargissement et à sa consolidation par mise en place ou renforcement des tendeurs et « des câbles » de suspension.

1^o Mise en place d'un tendeur (fig. 2, a, b, c).

— Plaçons sur la surface du nid un petit pilier de bois de 5 à 6 cm de hauteur; la chenille qui rencontre un nouveau support oscille de la tête, se dresse en prenant appui sur ses fausses pattes et commence

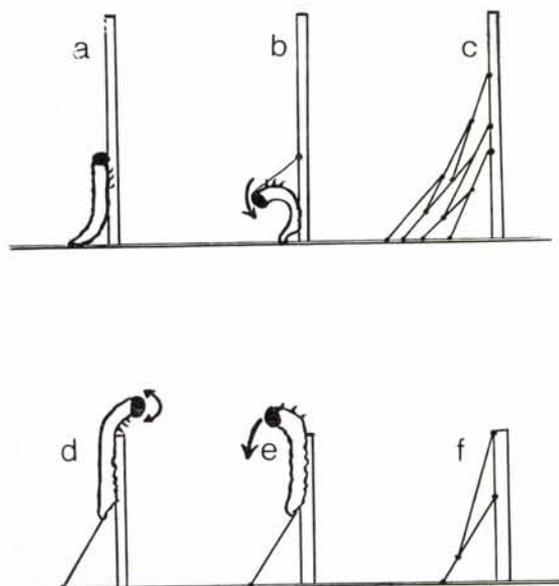


FIG. 2. — Mise en place d'un tendeur et ancrage.

l'ascension. Lorsque la dernière paire de fausses pattes est seule en contact avec le tapis de soie, par contournement et contorsion très difficile à décrire, la chenille « noue » un fil de soie au support puis se cambre en arrière, ce qui a pour effet d'étirer une longueur de fil qui sera ancré après retournement complet sur les réseaux extérieurs du nid. Lorsqu'une autre chenille, ou la même, se présente, elle s'aide du premier fil posé et place (par la même technique), un petit pont, puis de proche en proche, un tendeur qui atteint le sommet du support est achevé.

Au sommet, l'accrochage du fil est plus difficile. La chenille agrippée par ses fausses pattes se balance de droite à gauche et fixe le fil de soie suivant la technique schématisée par la *fig. 2, d. e. f.*

Pour une colonie en période de pleine activité ce n'est pas en fait un seul tendeur qui se constitue, mais un cône de soie.

2° Mise en place d'un « Câble porteur » : fil joignant le sommet de 2 cônes.

Toujours par pose de triangles en soie un nouvel échafaudage de suspentes se construit entre 2 cônes, et en très peu de temps une très long câble est tendu (*fig. 3*).

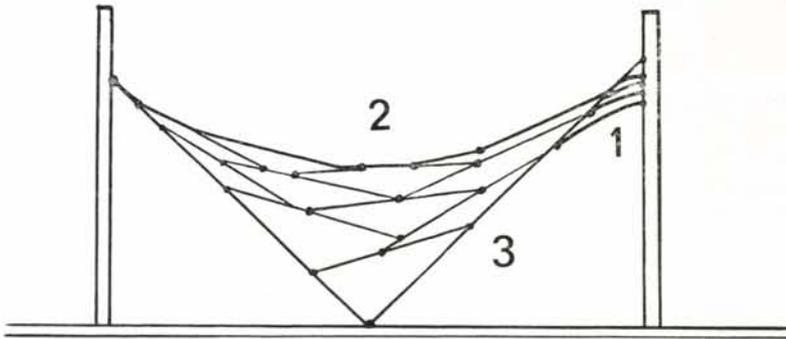


FIG. 3. — Câble porteur et suspentes du nid.
 (1) Zone d'ancrage du câble.
 (2) Zone d'activité des chenilles du 1^{er} groupe.
 (3) Zone d'activité des chenilles du 2^e groupe.

3^o Renforcement des tendeurs et des « Câbles porteurs ».

Nous avons pu constater qu'il existait une préférence très marquée des chenilles du premier groupe pour les fils de soie les plus tendus, donc ceux soumis aux forces de traction les plus élevées. Ces « câbles » font l'objet de passages fréquents de tous les individus. En général une chenille ne fait pas un aller et retour complet, mais s'immobilise en cours de route, fixe le « câble » aux réseaux de suspentes intérieures et revient sur ses traces, effectue un ancrage par boucles, au support d'extrémité (*fig. 3*) et revient. Nous avons pu observer ainsi près de vingt aller et retour sur la même portée pour un même individu.

Lorsque nous poursuivons l'observation, nous constatons qu'après un certain temps, pouvant excéder 2 heures, toutes les chenilles qui travaillaient à l'extérieur, rentrent dans les mailles serrées du tissage et rejoignent les individus du deuxième groupe.

b) 2^e Groupe.

Les chenilles du deuxième groupe ont un comportement très différent, elles se faufilent isolément au travers des mailles et par un mouvement incessant de « navette » elles fixent les fils très lâches de la superstructure aux parois. Cette activité interne qui est de durée variable (1 heure maximum), est suivie du départ des chenilles pour la prise alimentaire.

c) 3^e Groupe.

Les chenilles du troisième groupe vont s'alimenter isolément ou par petits groupes et marquent leur déplacement d'un chemin de soie, véritable « fil d'Ariane » qui assure le retour au nid.

Cette « organisation » du travail, qui est l'aboutissement d'une variation progressive dans les réactions stigmergiques des chenilles, implique l'influence certaine d'une forte stimulation interne.

A la suite de nos observations répétées, nous avons pu remarquer que, suivant les conditions climatiques, le nombre d'ouvriers participant à l'entretien et à l'agrandissement du nid pouvait varier de façon considérable, et qu'il était maximum lorsque l'ensoleillement avait été très faible pendant la journée ou quand la température nocturne était très basse, ce qui laisse penser qu'à un déficit thermique qui ne permet aucune possibilité d'évolution larvaire, correspond une augmentation de la sécrétion de soie entraînant un comportement d'excrétion dirigé vers la construction du nid.

Chez la processionnaire, la soie secrétée se trouve stockée, comme pour la majorité des chenilles, dans le réservoir des glandes séricigènes; or, ces dernières n'étant pas extensibles ALLEGRET (Communication verbale), la chenille devrait donc éliminer la soie par étirement au fur et à mesure de sa sécrétion lorsqu'un niveau optimum de réserve est atteint. Mais son comportement général étant essentiellement dirigé par des stimulations impératives, telles que celles fournies par la lumière et la température, la réserve de soie pourra être maintenue au-delà de l'optimum et provoquer les différents types de comportement décrits ci-dessus en fonction de l'intensité de la rétention. Les chenilles ayant le plus de soie tissent à l'extérieur, celles qui sont à l'optimum vont se nourrir.

Ce processus expliquerait de façon simple que dans les régions favorables à une évolution larvaire rapide, le nid est généralement mal architecturé, alors que dans les régions très froides en montagne, les nids sont parfaitement construits.

CONCLUSION

— Le caractère grégaire et les remplacements en procession, ont permis à de nombreux auteurs de placer les chenilles de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. dans les groupements coordonnés simples avec importance de l'effet de groupe BILIOTTI et GRISON (1952), BILIOTTI (1961).

— Dans la nomenclature de LE MASNE (1952) la présence du nid nécessiterait la position des processionnaires du pin dans les sociétés inférieures.

— Le fait que la construction du nid correspond à une activité stigmergiques des chenilles, caractériserait un niveau social plus élevé. Il est tout à fait remarquable qu'une hétérogénéité physiologique des individus au sein d'une colonie morphologiquement homogène puisse entraîner des réactions de comportement nettement différenciées.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEGRET (P.), 1956 : Etude des glandes séricigènes des larves de Lépidoptères; leur rôle dans la physiologie du développement. *Thèse Paris, Série A, n° 2925*, 345 pages.
- BILIOTTI (E.), 1962 : Influence de la vie grégaire sur la dynamique des populations des chenilles processionnaires. *Atti. IV Cong. UIEIS, Pavia 1961*, 269-277.
- DEMOLIN (G.), 1962 : Comportement des chenilles de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. au cours des processions de nymphose. *C. R. Ac. Sc.*, 254, 733-734.
- DEMOLIN (G.), 1963 : Les « miroirs urticants » de la processionnaire du Pin *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. *Rev. Zool. Agric. et Appl.*, 62, 4, 107-114.
- DEMOLIN (G.), 1965 : (En préparation). Essai d'analyse écologique du cycle annuel et des possibilités de pullulations chez *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. *Ann. Epiphyties*.
- FABRE (J.-H.), 1899 : Souvenirs entomologiques. 6^e série, pp. 321-423. *Delagrave éd. Paris*.
- GRISON (P.) et BILIOTTI (E.), 1952 : Quelques aspects de la biocénose des chenilles processionnaires. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 14, 11^e série, 423-432.
- LE MASNE (G.), 1952 : Classification et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les invertébrés. In *Structure et physiologie des Sociétés animales*, 19-69, C.N.R.S. Paris.
- DE MALLMANN (R.-J.), 1962 : Observations sur les réactions tactiles de la chenille processionnaire du Pin (*Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF.) *Ins. Soc.*, 9, 4, 335-345.
- OLOMBEL (M.), 1922 : Le déterminisme de la procession des chenilles processionnaires du pin. *T. LXXXVI. C. R. Soc. Biol.*, 86, 1139-1140.

Interventions de M. LE MASNE.

1^o Vous vous êtes demandé au début de votre exposé (heureusement sans trop d'inquiétude) dans quelle catégorie de groupement social il convenait de placer les sociétés de *Thaumetopoea*.

Comme je me suis rendu coupable, après bien d'autres, d'une classification du type de groupements sociaux d'Invertébrés (Colloque sur la structure et la Physiologie des Sociétés animales, 1950, publication C.N.R.S. 1952), je voudrais achever de vous libérer, si ce n'est déjà fait, de toute espèce de respect rituel pour ce genre de classification.

a) Ces classifications ne sont qu'un moyen commode d'exposer ou de comparer les caractéristiques des Sociétés.

b) Surtout, elles visent à classer non pas des espèces animales, mais bien des *types de comportement*. Il est donc bien naturel de voir une espèce animale manifester, à tel ou tel moment de sa vie, ou de ses activités, un comportement de telle ou telle catégorie.

2^o Vous avez dit, que certaines chenilles travaillent à l'intérieur du nid, d'autres en surface. Avez-vous pu *suivre* un individu donné, et observer s'il passe rapidement ou non, d'une activité de tissage à une autre?

Réponses de M. DEMOLIN.

1^o Si j'ai bien compris M. LE MASNE, je suis entièrement d'accord avec lui sur le principe de la classification, des types de comportements, plus que sur celui de la hiérarchisation des espèces.

2° En effet, un individu peut passer assez rapidement d'une activité de tissage du type « superstructure » à l'activité de tissage à l'intérieur des mailles du nid. Mais l'observation précise d'un tel comportement, est très difficile étant donné le caractère strictement crépusculaire et nocturne des chenilles en activité de tissage.

Intervention de M. LECOMTE.

Je désire revenir sur le début de votre communication. Si j'ai bien compris, aux commencements, le groupement des jeunes chenilles est dû à des facteurs extérieurs à eux-mêmes (écailles — soie) il s'agit donc de foules sans caractère social apparent. Ensuite, apparaît l'interattraction que vous liez à la thigmotaxie et qui confère son caractère subsocial ou groupement. Puis-je savoir si vous avez expérimenté sur les déterminismes de cette interattraction. Est-il possible de la reproduire au moyen d'un leurre pileux ou d'une chenille d'espèce voisine? N'y a-t-il pas d'attraction à distance?

Réponse de M. DEMOLIN.

Nous avons déjà expérimenté sur le déterminisme thigmotaxique de l'interattraction, au cours des processions de nymphose et sur les individus du troisième et quatrième stades larvaires par action de leurres (aiguilles très fines, pinceaux souples, etc.) sur les zones sensibles du dernier segment abdominal et du segment prothoracique.

Le comportement des jeunes chenilles dans le premier regroupement sur la ponte ou plus exactement sur leur tapis soyeux est strictement de même nature. Cependant, l'intensité des réactions thigmotaxiques est variable, faibles au début de la première rencontre, elles deviennent maximum à la fin de la première prise alimentaire (formation de la « pelote »). (Je ne pense pas qu'il y ait attraction à distance. En fait, seule la formation du territoire soyeux peut être à l'origine des premières rencontres. Il y a donc bien au départ, un comportement de foule.

Interventions de M. ROTH.

M. DEMOLIN présente le nid des processionnaires comme un piège à calories, à première vue cela devrait être l'inverse :

1° Ce qui capte les calories, c'est un corps noir, les blancs et brillants isolent au contraire.

2° Les chenilles ne semblent d'ailleurs pas « frileuses » puisqu'elles sortent la nuit, de plus elles sont parfaitement capables de « former la grappe » comme les abeilles si par hasard il fait trop froid.

Réponses de M. DEMOLIN.

1° Je pense que le nid doit être considéré comme une loupe « condensant » le rayonnement solaire sur la pelote de chenille, phénomène que l'on pourrait assimiler à un effet de serre, mais dans laquelle le sol serait directement en contact avec le vitrage.

2° Je pense que dans le cas des processionnaires, il ne s'agit pas de se créer une régulation thermique « à température constante », comme dans le cas des abeilles, mais au contraire de gagner le maxi-

mum de calories pendant les journées ensoleillées (réaction commandée par l'action de la lumière et de la température).

Intervention de M. MATHIS.

Pourrait-on grouper plusieurs milliers de chenilles? Quelle serait la capacité du volume du nid nouveau? Observerait-on un dédoublement des chenilles pour éviter les effets thermiques de la masse?

Réponse de M. DEMOLIN.

Les nids les plus peuplés peuvent contenir jusqu'à 800 individus (cas rare).

Intervention de M. BOUILLON.

A-t-on fait des mesures de perméabilité du cocon (ou nid) aux différents rayonnements de l'infrarouge à l'UV? Des mesures de ce genre faites sur le cocon d'un *Latrodectus* se sont révélées particulières.

Réponse de M. DEMOLIN.

Nous n'avons effectué aucune étude de perméabilité du nid aux différents rayonnements. Nous pouvons seulement préciser que l'exposition des nids à des éclairages nouveaux sans infra-rouge, n'entraîne aucune augmentation sensible de la température interne de la masse de chenille, par contre, sous action directe des infra-rouge, on enregistre un phénomène de « montée » thermique du même type que celui constaté dans la nature.

Intervention de M. KNEITZ.

Vous avez fait des recherches sur l'influence de la température extérieure sur le comportement des chenilles et la construction du nid. Avez-vous trouvé une relation entre la construction du nid et le comportement des chenilles d'une part, et l'humidité relative de l'air d'autre part?

Réponse de M. DEMOLIN.

En fait, j'aurais bien voulu poursuivre une étude plus approfondie sur l'action des facteurs climatiques, mais généralement on se heurte dans la nature à des problèmes d'ordre pratique, liés à un manque d'appareils adaptés à l'éthologie (surtout en ce qui concerne les hygromètres).

LA TROPHALLAXIE PROCTODÉALE CHEZ *CALOTERMES FLAVICOLLIS*

Etude des rapports trophiques unissant roi, reine et larves,
et de leurs modifications sous l'influence de divers facteurs.

par M^{me} J. ALIBERT,
Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés,
105, boulevard Raspail, Paris (6^e).

L'existence de la Trophallaxie chez les Isoptères n'est plus à démontrer, et son importance dans la vie sociale de ces Insectes a été depuis longtemps établie par les nombreux travaux de GRASSÉ et NOÏROT [1].

La technique des radio-isotopes, permettant une évaluation relative de l'intensité et de la fréquence de ces échanges a rendu possible une étude dynamique de la trophallaxie. Appliquée pour la première fois en 1952 aux Insectes sociaux par NIXON et RIBBANDS, elle a permis l'éclosion de divers travaux sur les Fourmis, les Abeilles et les Guêpes. Fort peu d'auteurs se sont intéressés jusqu'à présent à la Trophallaxie chez les Isoptères. En 1958 nous avons entrepris l'étude des relations trophiques unissant les différents membres de sociétés de *Calotermes flavicollis*, en utilisant le Phosphore 32 comme marqueur [2]. En 1963, KLOFT [3] exposait très brièvement les résultats d'un travail sur la Période biologique de l'Iode 131 chez *Calotermes*, montrant que ce radio-élément persistait plus longtemps dans les groupes de cinq larves que chez l'individu isolé. A la même époque, MAC MAHAN [4] suivait les échanges entre grandes et petites nymphes de *Cryptotermes brevis*, contaminées simultanément par du Strontium 85 et du Cobalt 57.

Nous présenterons ici quelques groupes d'expériences faites avec Au 198, montrant l'importance de la trophallaxie proctodéale chez ces Insectes, les rapports entre sexués mâle et femelle, entre sexués et larves, puis l'influence de la mue et du nombre d'individus en présence sur ces échanges.

Nous avons étudié (Phosphore 32) la capacité et la rapidité d'ingestion de nourriture brute au cours du développement post-embryonnaire de *Calotermes*, puis le rôle des différents stades et des diverses castes dans la trophallaxie, mettant en évidence (couple royal mis à part) un parallélisme étroit entre ces deux aptitudes ainsi qu'une prédominance d'activité plus ou moins nette pour les larves âgées et les nymphes à très courts fourreaux alaires. Le P. 32, métabolisé par l'Insecte permet de mesurer au sein d'une colonie, l'intensité globale des échanges proctodéaux, régurgités et salivaires. En introduisant le Terme donneur dans le groupe récepteur plus ou moins longtemps

après la prise de nourriture radio-active, il est possible de déterminer la nature des aliments échangés. Mais, ainsi que nous l'a montré une analyse des différents milieux liquides de l'Insecte, lorsque le liquide salivaire commence à être contaminé, l'aliment proctodéal l'est encore ce qui rend une séparation absolue des catégories d'échanges difficile à réaliser.

Afin d'étudier les échanges proctodéaux seuls et d'établir une comparaison entre Trophallaxie globale et anale, nous avons cherché un radio-élément qui, sans être métabolisé par l'Insecte, resterait localisé dans le tube digestif, servant ainsi de marqueur de l'aliment proctodéal. L'expérience nous a prouvé que l'Or 198 en suspension colloïdale dans une solution de gélose, malgré sa période un peu courte, remplissait les conditions exigées par ce travail.

I. — TRANSIT INTESTINAL DE AU 198

— L'or se trouve dans l'intestin moyen au bout de 30 minutes et atteint la panse rectale une heure après son ingestion. Quelques échantillons d'aliment proctodéal prélevés à l'anus du Termite commencent à être radio-actifs à ce moment.

— La radio-activité de la tête et des mandibules est toujours résorbée une heure après l'ingestion et au bout de deux heures celle de l'intestin antérieur est pratiquement nulle.

— Au 198 se concentre dans la panse rectale entre 2 et 140 heures (l'expérience n'a pas été poursuivie au delà) et les échantillons d'aliment proctodéal sont radio-actifs durant toute cette période.

— Ce n'est qu'après huit heures que la contamination de l'intestin postérieur est constante et toujours faible comparée à celle de la panse. De même les premiers excréments radio-actifs sont émis environ huit heures après l'ingestion.

— Les échantillons de pattes, d'hémolymphe, de glandes salivaires, de tubes de Malpighi ont toujours une radio-activité nulle.

Nous ne disposons donc que d'une heure pour mettre en évidence les échanges d'aliments régurgités seuls, et ce temps est un peu court si l'on tient compte du trouble provoqué par la manipulation initiale de l'Insecte. Par contre un Termite « donneur » sera bon pour l'étude des échanges proctodéaux dès la deuxième heure qui suit sa contamination. Cette persistance de l'Or colloïdal dans le liquide de la panse nous incite fortement à penser que les Flagellés qu'elle contient concentrent les particules radio-actives. Une hypothèse identique a été formulée par MAC-MAHAN [4] à propos du Cobalt chez *Cryptotermes*.

II. — ECHANGES ENTRE ROI, REINE ET LARVES

Notons tout d'abord que dans toutes les expériences qui vont suivre les Termites donneurs sont contaminés, comme dans l'étude précédente, par ingestion directe d'une goutte de solution radio-active

déposée entre leurs mandibules. Après leur contamination, ces Termites sont toujours mis en présence de larves normales pendant dix minutes afin de leur permettre de se nettoyer, de se faire nettoyer ou de recracher l'excès de solution ingérée. Ils sont ensuite remis dans leur colonie d'origine. Qu'il s'agisse de donneurs ou de récepteurs, les larves ne sont jamais laissées plus d'une demi-heure hors de la présence d'un couple. Le sable et le bois sont changés à chaque mesure et entre les mesures lorsque celles-ci sont espacées de plus de sept heures.

Nous plaçons parfois les Insectes en expérience dans des conditions anormales (sexués âgés isolés par couples, ou bien entourés d'un nombre restreint de larves) et les phénomènes alors observés ne peuvent être généralisés. Simplement cette investigation des possibilités d'adaptation de chaque individu à une situation donnée, nous montre la persistance d'un comportement, sans doute naturel, difficile à mettre en évidence dans d'autres circonstances.

Quels sont les liens trophiques unissant les sexués entre eux et les sexués aux larves, et comment ces liens évoluent-ils avec l'âge de la société et le nombre de larves entourant le couple?

A) ECHANGES PROCTODÉAUX ENTRE SEXUÉS MALE ET FEMELLE.

Le tableau I nous montre l'existence d'échanges proctodéaux entre sexués de fondations naissantes et de sociétés plus anciennes. Les couples âgés de trois et de six ans sont séparés de leurs larves pendant le temps de l'expérience. Un des sexués est contaminé par ingestion directe d'Or 198, puis remis au contact de son conjoint. La radio-activité de chacun d'eux est mesurée à intervalles de temps réguliers; celle du récepteur seulement est notée ici, après une correction de décroissance, en pourcentage de l'activité initiale du donneur.

Mâle et femelle au moment de la fondation d'une colonie manifestent une grande attractivité l'un pour l'autre. Juste après la chute des ailes et lors de l'installation des conjoints dans la loge nuptiale, des échanges proctodéaux (ou régurgités) ont été mis en évidence.

Après la première ponte et l'éclosion d'une larve les échanges proctodéaux sont très importants, surtout du mâle vers la femelle, la moitié de la radio-activité initiale du donneur pouvant ainsi être transmise en huit heures. La radio-activité acquise par le récepteur pendant la première heure de contact est due, soit à une ingestion d'aliment régurgité, soit à un léchage intense des mandibules du donneur.

Entre conjoints âgés de trois et de six ans, nous n'observons ni régurgitations, ni transmission de radio-activité par léchage. Les échanges proctodéaux sont plus irréguliers mais encore importants dans ces conditions expérimentales. S'ils s'établissent parfois dès la quatrième heure, ils ne sont néanmoins jamais aussi intenses que dans les fondations naissantes.

TABLEAU I. — Echanges proctodéaux entre sexués ♂ et ♀, séparés provisoirement de leurs larves.

♂ Donneurs

♀ Donneuses

Act. R. ♀ % A.I.D.							Age des couples	Act. R. ♂ % A.I.D.						
	1 h.	4 h.	8 h.	12 h.	25 h.	45 h.			Act. ini. D. ♀	1 h.	4 h.	8 h.	12 h.	25 h.
8962	—	—	—	—	4,0	—	F-64 Ailés	14534	—	—	—	—	9,0	—
5984	—	—	—	—	5,0	—	F-64 av. p.	4894	—	—	—	—	17,1	—
15360	0,5	0,5	0,5	1,8	54,0	—	F-64 ap. p.	13566	0,3	1,0	0,8	1,2	11,5	—
7080	1,1	1,1	55,0	33,0	53,0	—		7261	1,0	2,2	9,6	23,0	30,0	—
5935	0	0	—	34,0	—	5,5	F-61	4398	0	0	—	0	—	14,0
4332	0	0,7	—	3,8	—	1,0	3 ans	3019	3,0	0	—	1,0	—	6,0
2697	0	0,9	—	4,7	—	1,8		11466	0	0	—	0	—	21,0
19410	0	0	9,5	4,5	30,5	—	F-58	14352	0	0	0	0,2	0,1	—
12795	0	0	0,2	0,2	—	—	6 ans	4170	0	0	0,4	0,4	19,3	—
4313	0	3,1	—	—	6,5	—	—	4500	0	0	—	—	21,0	—

L'activité initiale des donneurs (A.I.D.), est exprimée en coups par minute.

L'activité des récepteurs est exprimée à chaque mesure, après une correction de décroissance, en pourcentage de l'activité initiale du donneur.

Toujours dans des sociétés âgées de trois et de six ans, mais *en présence de dix larves* et d'un sexué donneur, la contamination du conjoint est généralement tardive (24 h.) et n'apparaît qu'après celle des larves, tout en restant faible et irrégulière; alors que ces échanges subsistent dans les toutes jeunes fondations même en présence de larves.

Les échanges proctodéaux entre conjoints de jeunes fondations de colonie sont fréquents et correspondent à un comportement naturel du couple; lorsque les sociétés vieillissent, s'il est encore possible de les mettre en évidence en isolant les couples fondateurs, il semble qu'en présence de dix larves, mâle et femelle absorberaient plus volontiers l'aliment proctodéal des larves que celui de leur partenaire.

B) ECHANGES PROCTODÉAUX DES SEXUÉS VERS LES LARVES. ROLE DU MÂLE ET DE LA FEMELLE.

Nous savions déjà que les jeunes larves de fondations naissantes acquièrent leurs Flagellés en suçant l'aliment proctodéal des sexués [6]. Au 198 nous a permis de suivre ces échanges dans des fondations âgées de six mois. La contamination des larves du 2^e stade indique une ingestion de faibles quantités de nourriture; celle des larves du 3^e stade prouve l'existence d'échanges rapides et réguliers.

Une autre série d'expériences a mis en évidence le rôle donneur du mâle et de la femelle dans la contamination proctodéale de larves de fondations plus anciennes.

Seize couples âgés de trois et de six ans sont mis en expérience avec dix de leurs larves et un soldat. Un seul des sexués est contaminé. *Les larves réceptrices sont remplacées par dix nouvelles larves à chaque mesure, c'est-à-dire 1 heure, 6 heures et 24 heures après la contamination du donneur.* La somme de radio-activité acquise par les récepteurs successifs est exprimée, après une correction de décroissance, en pourcentage de la radio-activité initiale du donneur.

Dans ces conditions expérimentales, les échanges des sexués mâle ou femelle sont encore très importants. Le roi aussi bien que la reine y participent, mais la quantité de substance transmise est plus faible quand le roi est le donneur (55 % dans le cas de la femelle, 37 % dans le cas du mâle). Il y a peu de différence entre les fondations de trois et de six ans (peut-être est-ce dû au nombre identique de larves, en présence des couples). La somme totale de radio-activité transmise est la même, mais les échanges s'établissent plus rapidement dans les fondations de trois ans.

Les échanges proctodéaux des sexués, mâle aussi bien que femelle, vers les larves persistent donc au moins durant les six premières années des sociétés lorsque le nombre de larves entourant le couple est restreint.

C) ALIMENTATION DU COUPLE PAR LES LARVES : LIQUIDE PROCTODÉAL, LIQUIDE SALIVAIRE.

Un autre type d'expériences portant sur des *sociétés toutes du même âge* montre l'importance du nombre de larves autour du couple dans la nutrition de ce dernier.

Des groupes de Termites sont formés quinze jours à l'avance et mis en élevage. Puis au moment de l'expérience, une larve donneuse est contaminée et mise au contact d'un couple fondateur âgé de quatre ans, et de une, de neuf ou de vingt-neuf larves réceptrices. *Les mêmes récepteurs restent au contact du couple et du donneur pendant toute*

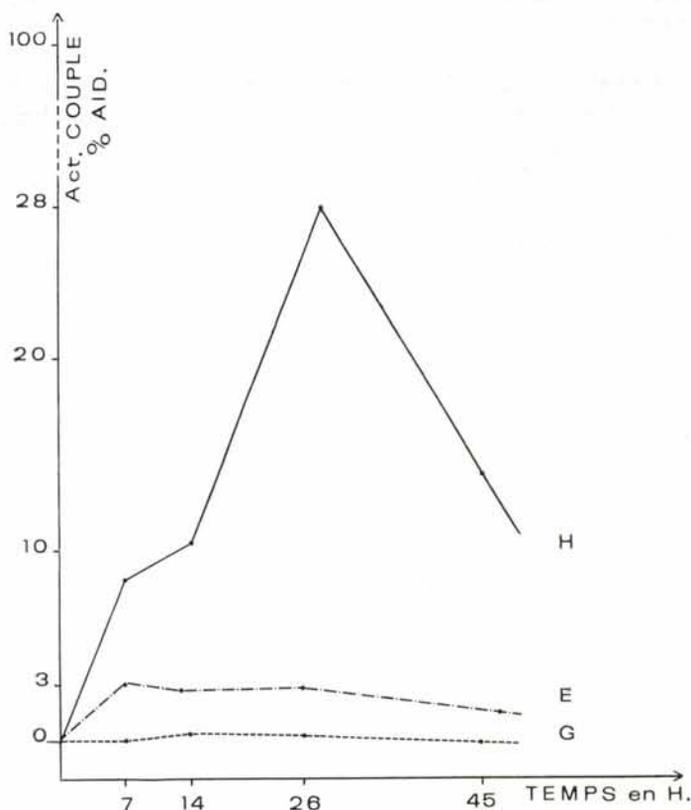


FIG. 1. — Variations de la contamination du couple par trophallaxie proctodéale, en fonction du nombre de larves qui l'entourent.

En ordonnée : la contamination du couple est exprimée en pourcentage de l'activité initiale du donneur.

Groupes H. = 1 larve donneuse + couple + 1 ou 2 l. réceptrices.

Groupes E. = 1 larve donneuse + couple + 9 l. réceptrices + 1 soldat.

Groupes G. = 1 larve donneuse + couple + 29 l. réceptrices + 1 soldat.

la durée de l'expérience. La radio-activité de chaque individu du groupe est mesurée après 7 h., 14 h., 26 et 45 heures de contact avec la larve contaminée au départ. Les courbes de la *figure 1* représentent la radio-activité du couple exprimée à chaque mesure en pourcentage de l'activité initiale du donneur (chaque courbe étant construite sur une moyenne de dix expériences).

— *Courbe H.* — Le couple, en présence d'une ou de deux larves est contaminé dès la première mesure par ingestion d'aliment proctodéal et sa radio-activité croît jusqu'à 28 % de la radio-activité initiale du donneur.

— *Courbe E.* — Le couple en présence de dix larves est contaminé d'une façon irrégulière; il ingère une faible quantité d'aliment proctodéal, et reçoit en plus du liquide salivaire.

— *Courbe G.* — Dans les groupes de 30 larves les contaminations du couple par l'aliment proctodéal des larves sont rares et toujours faibles : 0,4 % et 0,2 % de AiD. Sept expériences sur dix sont négatives, et pourtant la radio-activité acquise par les larves réceptrices est importante dès la première mesure. Les sexués sont nourris de liquide salivaire bien qu'ils reçoivent encore et d'une façon sporadique un peu d'aliment proctodéal ou régurgité secondaire.

Si nous parlons ici *d'aliment salivaire* c'est en nous reportant aux résultats d'une étude antérieure. Le Phosphore 32 nous a montré en effet que dans des fondations âgées d'un an et de dix-huit mois, même en présence de vingt larves, la contamination importante du couple dès la première mesure est due à une ingestion d'aliment proctodéal. Alors que dans des colonies âgées de quatre ans et en présence de trente, cinquante, soixante-dix larves, la contamination faible et tardive du couple mettait en évidence une prédominance de la nutrition salivaire sur la nutrition proctodéale.

Cette évolution de l'alimentation proctodéale du couple vers une alimentation faite de salive est progressive et dépend non seulement de l'âge des sexués, mais aussi et cela revient généralement au même dans la nature, du nombre de larves qui les entourent. Elle s'est faite sans doute plus lentement dans nos fondations de colonie dont le développement est limité par la taille du tube d'élevage : des sociétés âgées de dix ans ne sont peuplées que de soixante-dix à cent-vingt individus, et leurs sexués conservent d'ailleurs encore leurs Flagellés symbiotiques.

Notons que chez les Termites supérieurs, le couple âgé est nourri exclusivement d'aliment salivaire [7], lorsqu'il se trouve au milieu de la colonie complète.

III. — MODIFICATION DU RYTHME DES ÉCHANGES PROCTODÉAUX

A) INFLUENCE DU NOMBRE DE LARVES CONSTITUANT LE GROUPE.

Nous venons de voir l'influence du nombre de larves sur la nutrition du couple. Cette série d'expériences illustre en même temps l'action de ce facteur sur la rapidité avec laquelle s'établissent les échanges proctodéaux entre individus d'une même société.

Une larve donneuse est contaminée puis mise au contact d'un couple fondateur âgé de quatre ans, et de une, de neuf et de vingt-neuf larves. *Les mêmes récepteurs sont suivis pendant toute la durée de l'expérience.*

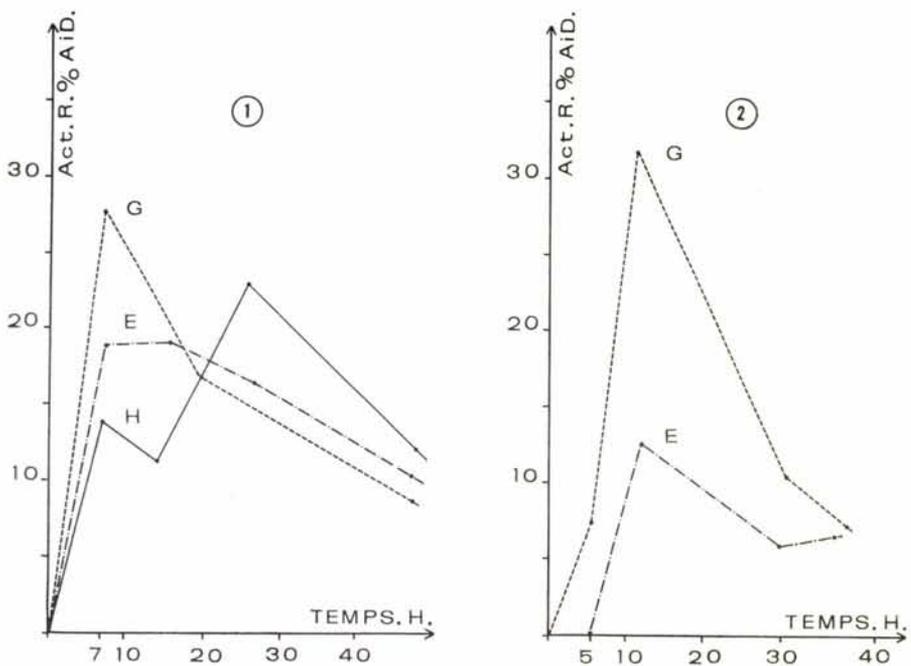


FIG. 2. — Variations de la contamination des groupes récepteurs, selon leur composition. En ordonnée : La contamination des groupes récepteurs est exprimée en pourcentage de l'activité initiale des donneurs. Seules les expériences où la larve donneuse est suffisamment éloignée de la mue, sont considérées ici.

Composition des groupes : H. = 1 larve donneuse + (couple + 1 ou 2 l. réceptrices).
E. = 1 larve donneuse + (couple + 9 l. réceptrices + 1 soldat).
G. = 1 larve donneuse + (couple + 29 l. réceptrices + 1 soldat).

Ce graphique (*fig. 2*) représente la somme de radio-activité acquise par les récepteurs (larves et sexués) en fonction du temps écoulé depuis la mise en contact avec le donneur.

— *Courbes 1.* — Les groupes sont ici formés quinze jours à l'avance. La radio-activité acquise par les récepteurs est plus importante pendant les seize premières heures d'expérience dans les groupes de trente larves que dans ceux de dix ou de deux larves. Les échanges proctodéaux s'établissent plus rapidement quand le nombre de larves en présence augmente. Les courbes E et G se confondent ensuite pour décroître selon la même pente. L'activité de construction est aussi plus importante dans les groupes G et la perte de radio-activité par colmatage des couvercles des boîtes d'expérience, changées à chaque mesure, est par là-même plus grande. Ceci explique en partie la chute rapide des courbes G, bien que les mêmes Termites ne participent pas à la fois à ces deux activités. La remontée de la courbe H est due à la contamination du couple qui est plus forte, nous l'avons vu, lorsqu'il est en présence de deux larves.

— *Courbes 2.* — Elles sont construites sur une autre série d'expériences, où les groupes sont formés deux jours à l'avance, et montrent le même phénomène dans son ensemble.

La première mesure est faite à 5 h. au lieu de 8 h. dans la série précédente et nous prouve que l'accroissement de radio-activité des groupes G n'est pas le résultat de contaminations par régurgitations primaires mais bien par échanges proctodéaux.

Les boîtes d'élevage, bien colmatées par les Termites avant le début de l'expérience, ont été utilisées durant toute sa durée, sable et bois seulement furent changés à chaque mesure. Dans ces conditions, la différence de radio-activité des récepteurs constituant les séries G et E se maintient pendant quarante heures.

La trophallaxie proctodéale entre individus d'une même colonie est donc soumise à l'influence du nombre de Termites en présence; elle s'établit plus rapidement dans les groupes plus importants et semble être plus intense bien qu'elle entre à ce moment en compétition avec « l'activité de construction » qui varie dans le même sens : la quantité de radio-élément perdue alors par cette voie très différente de la trophallaxie proctodéale, fausse la comparaison entre les groupes de composition croissante.

B) INFLUENCE DE L'ÉTAT PHYSIOLOGIQUE DE LA LARVE DONNEUSE.

Au 198 nous a permis d'étudier la *vidange intestinale* d'une larve se préparant à muer et de suivre au sein d'une colonie, le « devenir » de l'aliment proctodéal ainsi rejeté, avant que les premiers signes extérieurs de la mue ne soient visibles.

Une larve du 4^e stade est contaminée puis remise au contact du couple fondateur, de dix larves et d'un soldat; *les larves réceptrices*

sont changées à chaque mesure et remplacées par dix autres provenant de la même colonie. La somme de radio-activité acquise par les récepteurs successifs est exprimée, après une correction de décroissance, en pourcentage de l'activité initiale du donneur (Tableau II). Les mesures sont poursuivies plus ou moins longtemps pour les quatre groupes de deux colonies (larve donneuse normale, larve donneuse en mue).

TABLEAU II. — Comparaison de la radio-activité acquise par des groupes de Termites récepteurs selon l'état physiologique des larves donneuses.

LARVE DONNEUSE NORMALE				LARVE DONNEUSE EN MUE			
Exp. n°	Durée de l'exp.	Act. Récepteurs en % de AID	Période biologique du Donneur	Exp. n°	Durée de l'exp.	Act. Récepteurs en % de AID	Période biologique du Donneur
F 61-105	48 h.	24,5 %	19 h 30	F 61-107	48 h.	68 %	13 h
F 58-105*	72 h.	51 %	18 h	F 58-106	72 h.	74 %	12 h
F 58-110	70 h.	22 %	19 h	F 58-108	72 h.	47 %	16 h
F 58-113	25 h.	20 %	18 h	F 58-114	25 h.	84 %	5 h

F 58-105. Cette société ne possède plus son couple fondateur, mais un couple de sexués néoténiques.

A.I.D. Activité initiale du donneur.

Dans chacun des groupes de deux expériences représentés ici, la colonie renfermant la larve donneuse en préparation de mue est aussi celle où le pourcentage de radio-activité transmis par l'aliment proctodéal du donneur aux récepteurs successifs est le plus fort.

L'aliment proctodéal d'une larve de *Calotermes* se préparant à muer est rejeté par l'Insecte au moment de sa vidange intestinale qui commence à être visible une dizaine de jours avant la mue proprement dite et se fait progressivement pendant plusieurs jours. Cet aliment proctodéal n'est pas perdu pour le reste de la société mais est repris à l'anus de l'Insecte par les autres larves et nymphes du groupe, et l'on assiste alors à un accroissement du nombre d'échanges proctodéaux et des quantités d'aliments transmis aux récepteurs.

Nous avons suivi la décroissance de radio-activité des donneurs normaux et des donneurs en mue qui dans ces quatre groupes ont commencé leur vidange intestinale pendant le temps de l'expérience. La période biologique de l'Or chez ces Insectes est plus courte pour les donneurs en mue que pour les donneurs pris au milieu de leur

stable (Tabl. II); et, nous venons de le voir, la somme de radio-activité acquise par les récepteurs, plus importante lors de la mue du donneur. Il nous a semblé intéressant d'étudier l'élimination de la substance radio-actives par le groupe considéré dans son ensemble (donneur et récepteurs).

C) VARIATIONS DE LA PÉRIODE BIOLOGIQUE DE AU 198 A L'INTÉRIEUR D'UN GROUPE DE TERMITES, SOUS L'INFLUENCE DE CES DEUX FACTEURS.

Nous considérons ici la première période biologique de l'Au 198, c'est-à-dire le temps écoulé depuis le moment de la contamination par une seule prise de nourriture jusqu'au moment où la moitié de la radio-activité ingérée est éliminée par l'Insecte, ou par le groupe d'Insectes (D + R).

Le Tableau III montre les variations de la Période biologique en fonction de l'état physiologique du donneur et du nombre de larves en présence. De courbes expérimentales nous permettent de déterminer la période effective moyenne; nous calculons d'après ces données la valeur de la Période biologique qui est notée ici.

TABLEAU III. — Variations de la période biologique de groupes de Termites (D + R), selon le nombre de larves en présence et la situation des Donneurs par rapport à la mue.

Composition des groupes Etat du Donneur	H. 1L* → Cple + 1L.	E. 1L* → Cple + 9L.	G. 1L* → Cple + 29L.
L. D. milieu du stade Valeur moyenne de la Tb. du groupe (D + R)	18 h.	21 h.	27 h.
L.D. proche de la Mue Valeur de la Tb. de chaque expérience.	H*.55 = 39 h. D.V. 5 jours après exp.	E.55 = 33 h. D.V. milieu de exp. E*.50 = 21 h. D.V. 16 jours après exp.	G.55 = 38 h. D.V. début de exp. G.50 = 31 h. D.V. 2 jours après exp.

D.V. = Début de l'éclaircissement de la panse rectale.

H*.55 = L'augmentation très importante de la période biologique, s'explique par la forte contamination du couple dès la deuxième mesure.

E*.50 = La vidange tardive n'affecte pas la valeur de la période pendant l'expérience.

1) La Période biologique du groupe est toujours plus longue dans les expériences où le donneur se prépare à muer. La substance radio-actives introduite, circulant d'individus à individus se maintient dans le groupe essentiellement par le jeu des échanges proctodéaux (et régurgités secondaires). Notons encore simplement que cet accroisse-

ment de période est variable selon le moment où se situe le début de la vidange intestinale par rapport à la contamination du donneur.

2) Nous avons vu que les échanges s'établissent plus rapidement et que la contamination des récepteurs est plus importante dans les groupes de trente larves que dans ceux de dix ou de deux larves. L'étude de l'élimination de la substance par un ensemble de Termites nous montre que la période biologique de Au 198 est aussi plus longue lorsque trente larves sont réunies.

Cette augmentation de la période biologique de Au 198 traduit donc une recrudescence des échanges proctodéaux à l'intérieur des groupes de Termites.

CONCLUSION

Nous avons passé en revue certaines séries d'expériences montrant l'importance et les variations de la trophallaxie proctodéale chez *Calotermes flavicollis*.

Les échanges proctodéaux très intenses entre sexués ♂ et ♀ pris au moment de la fondation d'une colonie, le retour à ces échanges lorsque des couples plus âgés sont isolés de leurs larves; la persistance de la trophallaxie proctodéale des sexués donneurs aussi bien ♂ que ♀ vers les larves en groupes restreints, bien après que celles-ci soient en âge de s'alimenter par elles-mêmes et de prendre soin du couvain; l'influence du nombre de larves autour du couple dans l'alimentation de ce dernier, aussi importante dans de certaines limites que l'âge des sexués; tout ceci prouve l'immense facilité d'adaptation de ces Insectes, et la *plasticité* des liens trophiques unissant les différents membres d'une société de *Calotermes*.

Plus encore que le nombre d'individus en présence, c'est la mue larvaire (et les phénomènes sont identiques quand il s'agit de mue néoténique) qui modifie le plus profondément le rythme de ces échanges. Son influence sur la trophallaxie proctodéale se fait sentir cinq ou six jours avant que ne soit visible le début de la vidange intestinale. Les mues sont fréquentes dans une colonie de *Calotermes*, et après chaque mue l'Insecte réacquiert ses Flagellés [1] en suçant l'aliment proctodéal de ses congénères, provoquant aussi durant cette période une recrudescence des échanges. On conçoit donc l'importance essentielle de la mue qui peut être considérée comme un des « moteurs » de la trophallaxie proctodéale chez les Termites inférieurs.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] 1942. GRASSÉ (P.-P.): *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 74, pp. 1-37.
 1945. GRASSÉ (P.-P.) et NOÏROT (C.): *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 79, 4, pp. 1-20.
- [2] 1958. ALIBERT-BERTHO (J.): Laboratoire du Professeur Gösswald, Würzburg.
 1959. ALIBERT (J.): *C. R. Acad. Sci.*, 248, pp. 1040-1042.
- [3] 1963. GÖSSWALD (K.) et KLOFT (W.): *Proc. Symp. Athens, I.A.E.A.*, pp. 25-39.
- [4] 1963. MC. MAHAN (E. A.): *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 56, pp. 74-82.
- [5] 1960. ALIBERT (J.): *C. R. Acad. Sci.*, 240, pp. 4205-4207.
- [6] 1963. ALIBERT (J.): *Insectes sociaux*, 10, 1, pp. 1-12.

SUMMARY

Food transmission among individuals of the same colony of a dry-wood Termite, *Calotermes flavicollis*, has been investigated by means of radio-isotopes. P 32, which is metabolized by the Insect, permits a measurement of the global intensity of stomodeal, proctodeal and salivary exchanges, as well as a determination of the role of the different stages and castes in trophallaxis. Au 198, which remains localized in the digestive tract, enables an evaluation of the particular importance of proctodeal exchanges in the food relationship among members of a colony as a whole.

1) The trophic bonds uniting the sexuals among themselves, and those between the sexuals and the larvae as well as the evolution of these bonds with the age of the society, and the number of larvae surrounding the reproductive couple, have been investigated.

a) Proctodeal food-exchanges between the sexuals of a young colony after the first egg laying are frequent and are part of their natural behaviour. When the sexuals get older (3 to 6 years) it is possible to show evidence of food-exchanges by isolating the founder couples from the rest of the colony; but it seems that, when put back in the presence of 10 larvae, both male and female prefer to absorb proctodeal-fluid from the larvae than from each other.

b) In very young colonies, proctodeal exchanges between the sexuals (δ as well as φ) and their larvae are rapid and regular. Although they becoming less frequent as the sexuals get older, they however persists at least during the first six years of the colony.

c) The evolution of the proctodeal feeding of the reproductive couple into one involving saliva is progressive, and depends not only on the age of the sexuals, but also on the number of surrounding larvae.

2) The numerical composition of the society modifies the rythm of proctodeal trophallaxis among its members as well it regulates the feeding of the couple.

Larvae moulting has a direct influence on bucco-anal trophallaxis. The fluid contents of the rectal pouch, which is extruded when the digestive tract of an individual about to moult is emptied, is fact recuperated by the other members of the society, which leads to a recrudescence of proctodeal food-transmission whithin the group.

Then the elimination of radioactive substances introduced into a group of Termites by a contaminated donor is considered. The value of the biological half-life of Au 198, calculated for a group of Termites, depends both on the composition of the recipient group as well as on the physiological state of the donor larvae.

The prolongation of the biological half-life of Au 198 whithin a group of *Calotermes* means an intensification of proctodeal exchanges under the influence of these two fators.

Intervention de M. NOÏROT

Je souhaiterais souligner deux points importants mis en évidence par M^{me} ALIBERT.

1° Les échanges proctodéaux, au sein des jeunes colonies, entre le roi et la reine, dont on ne soupçonnait pas l'existence, et le fait que si ce comportement disparaît quand la colonie vieillit, il réapparaît si les sexués âgés sont remis dans des conditions de population restreinte comme dans les colonies jeunes.

2° L'importance de la mue : reprise par les congénères des produits de la vidange intestinale, et stimulation de l'activité trophallactique qui en résulte.

INFLUENCE DU MILIEU
SUR LA COMPOSITION ET LA RÉGULATION DES SOCIÉTÉS
DE *CUBITERMES* WASMANN

(Isoptera, Termitinae)

Approche écologique du problème de la différenciation des castes.

A. BOUILLON

Laboratoire d'Etude des Termites Africains, Université de Léopoldville

L'étude de la composition, de la régulation et des cycles de populations naturelles du genre *Cubitermes* se heurte à de grosses difficultés. A l'état adulte, elles comptent de 10 à 50 000, voire 100 000 habitants. Un super organisme de cette importance, plus variable qu'un organisme individuel, n'est qu'un cas particulier; il n'est pas, comme tel, objet de science et il convient de généraliser et de nuancer les notions qu'il suggère. Les amples variations d'origine et de nature diverses qu'il subit forcent à multiplier les récoltes et les comptages si l'on veut atteindre à des valeurs spécifiques significatives et aux lois qui les régissent.

Parmi ces variations, celles qui sont dues au milieu physique et biologique (climat, sol, eau, végétation, nourriture, prédateurs) sont particulièrement subtiles. Le termite est, en effet, très sensible à des facteurs microécologiques, malgré son mode et milieu de vie, et malgré la climatisation de son nid (qui est une conséquence de cette sensibilité même). Ce travail, simple instantané de recherches en cours, permet d'apprécier l'importance de ces facteurs.

1. Irrégularités dans la composition des sociétés de *Cubitermes exiguus* MATHOT (1964).

A. Vingt sociétés adultes, contenues dans des nids de même importance et non polycaliques, récoltées dans le même biotope en un laps de temps de dix semaines à raison de deux par semaine (Tableau I) furent soumises à une analyse des corrélations entre les nombres d'ouvriers et les nombres suivants :

1. reste de la population : $r = 0,442$, corrélation significative à 5 %
2. reste de la population moins les œufs : $r = 0,668$, corrélation significative

3. nymphes et imagos : $r = 0,467$, corrélation significative entre 5 et 1 %

4. larves et ouvrier jeunes : $r = 0,587$, corrélation hautement significative

5. soldats : $r = 0,862$, corrélation hautement significative

6. œufs : $r = 0,294$, corrélation non significative.

Ces corrélations montrent que :

— les nombres de soldats et les nombres de larves et ouvriers jeunes étant bien corrélés aux nombres d'ouvriers, tandis que les nombres d'œufs ne le sont pas,

la régulation du nombre de soldats et du nombre de larves et ouvriers jeunes se fait « après la ponte » et pourrait comporter comme éléments une oophagie ou une mortalité embryonnaire ou à l'éclosion;

— les nombres de nymphes et imagos étant moins bien corrélés aux nombres d'ouvriers que les nombres de larves et ouvriers jeunes et les nombres de soldats,

la régulation du nombre de nymphes et imagos est moins effective, et la différenciation de leur caste pourrait se faire à partir des œufs, sans oophagie ou mortalité quand elle se produit, ou sans oophagie ou mortalité des œufs mêmes qui en sont le siège.

B. Les vingt sociétés précédentes, ainsi que dix-huit autres, récoltées un an plus tôt mais à des dates faisant suite aux dates des récoltes des vingt premières (l'essaimage séparant les deux groupes), furent soumises à une analyse de variance des nombres d'ouvriers auxquels, nous venons de le voir, sont corrélatifs les nombres de soldats, de larves et ouvriers jeunes et même de nymphes et imagos.

Voici les résultats de cette analyse.

	Somme des carrés	Degrés de liberté	Carré moyen
Variation totale des 38 sociétés	289 653 909,5	37	
Variation entre le groupe des 20 premiers et le groupe des 18 autres..	12 920 170,5	1	12 920 170,5 (I)
Variation à l'intérieur des paires de 2 sociétés récoltées le même jour.	28 040 768,1	1	28 040 768,1 (II)
Variation entre sociétés récoltées à des semaines différentes	210 129 887,5	18	11 673 882,6 (III)
Variation résiduelle	38 563 083,4	17	2 268 416,6 (IV)

$$F \frac{I}{IV} = 5,696, \text{ significative entre 5 et 1\%}$$

$$F \frac{II}{IV} = 12,361, \text{ hautement significative}$$

$$F \frac{III}{IV} = 5,146, \text{ hautement significative}$$

La variation entre deux nids récoltés la même semaine et la variation entre les paires de nids récoltées à des semaines différentes sont considérables alors que la variation entre les deux groupes de vingt et de dix-huit sociétés, séparées par l'essaimage et dont les récoltes s'échelonnent sur dix-neuf semaines est moins significative.

En d'autres termes, l'influence du cycle annuel (non encore déterminé pour cette espèce) est atténué par des variations individuelles de nid à nid.

Rappelons qu'il s'agit de sociétés pratiquement complètes (voir conditions de récolte dans BOUILLON et MATHOT, 1964), qu'il s'agit de sociétés adultes (la présence et les nombres de nymphes et imagos l'indiquent), qu'il s'agit de nids de même importance et non polycaïques (le couple royal fut trouvé pratiquement dans toutes).

On peut supposer que les variations constatées sont dues à l'âge des sociétés, fondées à la même date, certes, mais à des années différentes. Nous n'avons encore que trop peu de résultats pour tester cette hypothèse en analysant la distribution des valeurs numériques caractérisant l'importance de nos sociétés. Cependant, les trente-huit sociétés étudiées ici se distribuent de la sorte, par classe de 0 à 1 000, de 1 000 à 2 000, de 2 000 à 3 000 ouvriers, etc... :

$$1, 3, 4, 6, 5, 5, 4, 4, 2, 2, 1, 0, 1, \quad = 38$$

Cette distribution est « régulière ». Son étalement vers la droite vient de ce que nos classes ne sont point définies par une échelle logarithmique alors que la croissance des sociétés est exponentielle.

Nous concluons donc que les variations considérables des sociétés ne relevant pas du cycle annuel, très probablement pas de l'âge des sociétés, ne peuvent être attribuées qu'à des différences micro-écologiques, dont l'influence est considérable.

2. Irrégularités de la sex-ratio chez les nymphes et les imagos de *Cubitermes exiguus*.

Le calcul de la sex-ratio — ou nombre de mâles pour cent femelles — sur les stades imaginaux et nymphaux (cinquième et quatrième) de vingt sociétés de *Cubitermes exiguus* est presque toujours supérieure à 100, soit dans 17 cas sur 20. (Tableau II). Le test statistique (chi-carré) permet de rejeter énergiquement l'hypothèse d'une sex-ratio égale à 100 dans 14 cas sur 20 et pour le total.

S'agit-il d'une fragilité et d'une mortalité plus grandes du sexe femelle sous l'action de facteurs écologiques ? On ne trouve guère dans les caractères sexuels connus, de sérieuses raisons d'y croire (1).

(1) Ajoutons à ces derniers le fait suivant : Au cours des manipulations des ailés lors de la récolte, du tri et du comptage, les ailés femelles perdent plus facilement leurs ailes que les mâles (17 % de femelles contre 12 % de mâles : le fait est extrêmement régulier. (Tableau III.)

Ou, au contraire, l'équilibre numérique des sexes se vérifie-t-il dans l'ensemble de la société et non seulement dans la castes des seules imagos ? Rappelons que les soldats de *Cubitermes* sont du sexe femelle (NOIROT, 1955). Nous l'avons vérifié sur le *Cubitermes exiguus*. Or, les nombres de soldats adultes — qui ont, sans doute, grandi en même temps que les nymphes — ajoutés aux nombres de femelles dans le calcul de la sex-ratio des 20 sociétés montrent que 9 sex-ratio prises isolément deviennent statistiquement égales à 100 de façon significative, que 10 d'entre elles sont supérieures à 100 et les 10 autres inférieures à 100; l'hypothèse que l'ensemble n'est pas une sex-ratio de 100 est à rejeter avec une probabilité située entre 0,50 et 0,70, si l'on exclut de l'analyse le cas de la société n° 85, extrêmement aberrant (la seule société qui était dépourvue de roi tout en comportant des œufs!).

Il est donc probable qu'une sex-ratio doit s'établir sur la population entière et non sur les seules imagos. Mais il faut examiner, pour le vérifier, des échantillons vraiment représentatifs des différentes castes des sociétés; ce n'est pas là un petit travail.

On croirait volontiers qu'une sensibilité différente « des sexes » aux facteurs écologiques détermine la caste à laquelle ils appartiendront, tout comme une sensibilité de la physiologie des reproducteurs, des œufs et ou des larves indifférenciées du premier stade, pourrait déterminer, dans un contexte social (degré de développement de la société) et écologique (saison, nourriture, action d'un nid mieux climatisé), l'apparition saisonnière de la caste sexuée.

3. Irrégularités dans la composition de sociétés de *Cubitermes* lors d'un changement de milieu.

On a réalisé des essais préliminaires d'élevage en milieu conditionné, de sociétés complètes dans leurs nids, afin d'étudier les effets du milieu sur la composition des populations. Cette méthode complète utilement, croyons-nous, celles qu'à utilisées NOIROT (1955).

Voici quelques résultats de ces essais.

Cubitermes exiguus : refondation.

Un nid est mis en laboratoire en août 1964 à environ 24° de température moyenne et 50 % d'humidité relative. Il est coiffé de plastique et le sol d'exploitation d'un humus renouvelé tous les 15 jours est lui-même couvert d'une toile plastique. En juin 1965, la société anciennese trouve remplacée par une société nouvelle minuscule. (Tableau IV.)

Les pseudimagos de cette société sont semblables à une pseudimago déjà décrite (BOUILLON et MATHOT, 1964). Tout s'est passé comme si les roi et reine trop différenciés de l'ancienne société n'avaient pu survi-

vre aux conditions sévères et avaient dû céder la place à deux jeunes imagos, encore souples, de leur descendance, qui devaient être nymphes du cinquième stade ou déjà imagos lors de la mise en élevage.

Détails sur la morphologie des pseudimagos.

Femelle : Œil à pigmentation incomplète et irrégulière des ommatidies périphériques. Antenne gauche sectionnée entre le deuxième et le troisième article; le deuxième article portant une cicatrice fortement chitinisée. Antenne droite sectionnée entre le cinquième et le sixième article; légère cicatrice noire au sommet du cinquième article. Aile antérieure gauche irrégulièrement amputée entre le mésothorax et la suture basilaire : cicatrice noire. Aile antérieure droite amputée le long de la suture basilaire sauf à son extrémité où une encoche empiète sur le moignon et est cicatrisée en rouge brun. Aile postérieure gauche : moignon normal. Aile postérieure droite amputée au delà de la suture, laissant un petit fragment de l'aile de même dimension que le moignon; une encoche cicatrisée au niveau et sur le côté externe ou antérieur de la suture. Couleur jaune légèrement et irrégulièrement brunâtre dans les régions chitinisées dont les contours sont flous; bref, une pigmentation et, vraisemblablement, une chitinisation non achevées. Moins de physogastrie qu'une imago à l'essaimage.

Mâle : Œil, couleur et physogastrie, idem que chez la femelle. Antennes manquant toutes les deux de leur massue (ou quinzième article); pas de cicatrice au quatorzième article. Aile antérieure gauche et aile postérieure gauche présentant une coupure irrégulière au delà de la suture basilaire, laissant une partie de la membrane alaire égale à deux fois les moignons alaires habituels; pas de cicatrice. Ailes antérieure et postérieure droites, moignons normaux; celui de l'aile antérieure normalement chitinisé.

Mensurations : Elles montrent qu'il s'agit bien d'imagos (MATHOT, 1964). On y ajoute les mensurations d'un soldat (Tableau IV).

Cubitermes sankurensis et *exiguus*

Accroissement du nombre de soldats et variations morphologiques.

1. un nid de *Cubitermes sankurensis* est placé sous une véranda, dans un bac de bois à fond de verre (35 × 30 × 20 cm) contenant une terre humifère qui ne fut pas renouvelée mais qui fut arrosée tous les deux jours. Le séjour va du 17 mars au 3 juin 1965. La composition de la société à la fin de cette période est donnée au Tableau IV.

Il ressort de l'examen de cette société qu'il s'est produit une régression nymphale, sans changement de « caste ». Les nymphes du cinquième et du quatrième stades sont aplaties et amaigries; leur intestin contient un peu de terre sans que leurs mandibules ne portent des

signes d'usure. Tête et fourreaux alaires sont légèrement plus étroits qu'ils ne devraient l'être (Tableau VII).

Il ressort encore que les soldats d'avant et d'après la mise en élevage diffèrent significativement quant à la longueur des mandibules, à la largeur du pronotum et, avec une probabilité située entre 90 et 80 %, à l'épaisseur de la tête (Tableau VIII).

Mais l'observation la plus frappante se rapporte certainement au nombre considérablement accru de soldats. Si les pourcentages d'ouvriers et de larves se situent dans les limites des séries de données nombreuses publiées sur l'espèce (BOUILLON et LEKIE, 1964), par contre, le nombre de soldats pour cent ouvriers est totalement aberrant et dépasse de loin toutes les valeurs que l'on avait enregistrées. Il est en effet, de 7,55 %, alors que les valeurs anciennes se dispersent entre 0,6 et 5,0 %, avec une moyenne située à 2,5 %.

La répartition des 58 pourcentages de soldats (pour cent ouvriers) est représentée ci-contre par un *graphique* qui montre l'étalement de son extrémité droite. Malgré cet étalement, la dispersion n'atteint pas la valeur de 7,55 % obtenue dans l'élevage. De ces 58 valeurs 12 furent obtenues dans un biotope le 17 juin 1959, 24 furent obtenues dans le même biotope le 15 juillet 1958, soit, pour ces deux séries, à des dates correspondant à celle de notre élevage, 22 furent obtenues dans un biotope différent le 15 novembre 1958. Ces dernières sont plus élevées que les précédentes, le graphique le montre. Est-ce dû au biotope ou à la date ?

2. Afin d'apprécier l'effet éventuel du biotope, on a calculé le pourcentage d'un second nid récolté dans le biotope d'où provenait le nid expérimental : il contenait 3,8 soldats pour cent ouvriers, au sein d'une population normale et florissante (35 000 ouvriers).

3. Désirant confirmer sans tarder l'effet du changement de milieu sur le nombre de soldats, un second nid fut mis dans les mêmes conditions que le premier, du 9 au 29 juin. Après ce court laps de temps, on pouvait s'attendre à trouver au dépouillement, non pas encore un nombre fortement modifié de soldats, mais un nombre considérable de soldats blancs. Or, ce fut le cas, semble-t-il. La population petite mais normale (9 627 ouvriers), comptait 240 soldats et 122 soldats blancs, soit 33,7 %, *Environ à la même date*, les 24 populations de plus haut donne un pourcentage moyen de 5 et des extrêmes de 0 et de 18,8 % de soldats blancs. *A une autre époque*, les 22 populations citées donnent un pourcentage moyen de 19,2 et des extrêmes de 4,1 et 47,6. Cette dernière valeur s'écarte fort de celle qui le précède et qui est de 31,5 %.

Il s'imposait d'examiner le sexe des soldats. Vingt-deux sur vingt-deux furent trouvés femelles. Mais cet échantillon ne suffit certainement pas pour exclure la possibilité, en un cas de ce genre, de soldats de sexe mâle.

4. Dans la société refondée de *Cubitermes exiguus* citée plus haut, le nombre de soldats pour cent ouvriers est également très élevé. Alors qu'en nature (38 sociétés analysées), on obtient une moyenne de 1,6 avec un *range* de 0,8 à 2,7, dans l'élevage, par contre, on compte 9,6 soldats pour cent ouvriers.

La corrélation hautement significative, établie plus haut, entre les nombre d'ouvriers et les nombres de soldats dans les sociétés adultes de *Cubitermes exiguus*, confère au fait une valeur significative et qui confirme les résultats précédents.

Si toutefois, le pourcentage de soldats ne tend pas à être moins élevé dans des sociétés, si toutefois, le pourcentage de soldats ne tend pas à être moins élevé dans des sociétés adultes que dans des sociétés jeunes, tendance que ne confirme pas le classement des valeurs dans les 38 sociétés citées.

Tout ceci nous suggère deux conclusions.

1. Il est possible d'élever en laboratoire des populations entières de Termitinés humivores dans leur nid et de leur imposer un milieu conditionné.

2. La composition des populations se modifie quand varient les facteurs écologiques auxquels elles sont soumises.

Ces deux conclusions incitent à réaliser systématiquement des élevages ultérieurs de nids entiers dans des conditions précises de milieu.

Répartition en catégories des nombres de soldats pour 100 ouvriers dans 58 sociétés récoltées dans 2 biotopes différents.

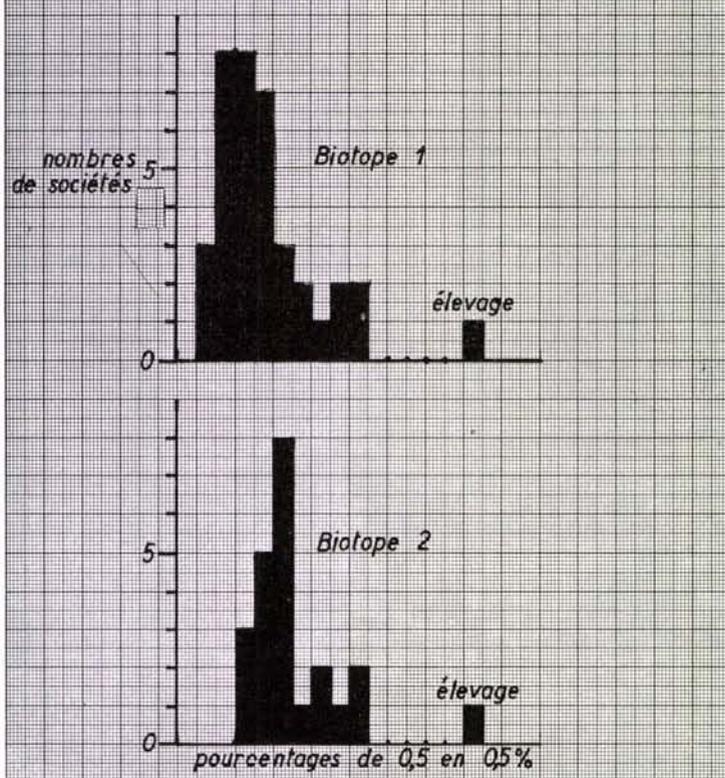


TABLEAU I
Populations de *Cubitermes exiguus* MATHOT.
 (Voir première liste dans BOUILLON et MATHOT, 1964,
 à laquelle il convient d'ajouter le numéro 18 de celle-ci.)

N°	Date	F	M	I	N ₅	N ₄	N ₃	N ₂	N ₁	Œufs	L ₁	L ₂	O _j	O _v	S _b	S _j	S
18	9-12	1	1	—	1	2	—	—	—	3 140	1 420	2 934	227	9 744	37	11	63
85	5-8	1	—	1	974	36	—	—	—	645	723	545	74	3 659	12	3	45
86	5-8	1	2	—	129	50	2	—	—	813	732	763	100	5 574	7	2	60
87	12-8	1	1	7	1 375	159	73	—	—	3 312	693	515	122	4 668	9	1	68
88	12-8	1	1	12	590	7	—	—	—	265	950	601	73	5 343	15	—	55
89	20-8	1	1	116	608	86	—	—	—	5 320	1 338	1 301	261	4 392	6	2	78
80	20-8	1	1	30	39	15	—	—	—	3 272	1 162	1 438	190	4 211	18	2	53
91	26-8	1	1	955	64	11	—	—	—	4 472	1 927	2 734	372	8 234	49	5	98
92	26-8	1	1	929	285	83	18	5	—	2 180	785	787	120	5 979	41	12	81
93	2-9	1	1	1 592	396	42	8	28	—	1 361	702	865	244	6 572	43	—	71
94	2-9	1	1	610	366	—	—	—	—	2 170	1 235	1 703	516	10 567	80	7	87
95	9-9	1	1	1 263	1	—	—	—	—	7 329	2 583	2 628	319	7 404	78	14	69
96	9-9	1	1	1 164	—	—	—	—	—	1 263	1 411	1 180	205	7 998	67	3	57
97	16-9	1	1	454	16	34	3	1	—	210	150	111	18	3 446	3	2	52
98	16-9	1	1	361	12	3	—	—	—	135	440	281	24	5 367	15	8	41
99	23-9	1	1	1 447	6	5	1	—	—	493	413	468	117	6 884	6	6	98
100	23-9	1	1	66	7	21	—	—	—	1 016	328	388	132	3 398	12	11	37
101	30-9	1	1	703	—	5	—	—	—	305	342	642	64	6 499	2	4	161
102	30-9	1	1	529	—	1	—	—	—	963	673	577	116	6 300	10	5	113
103	7-10	1	1	259	11	6	—	—	—	23	610	228	42	2 499	2	2	38
104	7-10	1	1	1 380	7	3	—	—	—	3 302	1 346	641	134	7 759	6	6	94

F = reine, M = roi, I = imago, N = nymphe, L = larve, O_j = ouvrier jeune, O_v = ouvrier, S_b = soldat blanc, S_j = Soldat jeune, S = soldat.

TABLEAU II

Sex-ratio calculée sur nymphes et imagos seules (à gauche)
et sur les nymphes, imagos et soldats (à droite).

	χ^2	Sr	Δ	M	M.	F.	F.	M	Δ	Sr	χ^2
85	326,214	363,3	287	505	218	792	278	535	257	284,9	246,912
86	34,480	254,9	39,5	90,5	51	130	111	120,5	9,5	117,1	1,498
87	5,848	88,6	48,5	804,5	853	756	921	838,5	82,5	82,1	16,234
88	4,968	83,4	27,5	304,5	332	277	387	332	55	71,6	18,222
89	5,378	84,9	33	405	438	372	516	444	72	72,1	23,352
90	8,048	189,7	13	42	29	55	82	68,5	13,5	67,1	5,322
91	133,430	212,8	185	513	328	698	427	562,5	135,5	163,5	65,280
92	28,942	135,3	96,5	643,5	547	740	628	684	56	117,8	9,170
93	15,260	119	88	1015	927	1103	998	1050,5	52,5	110,5	5,248
94	1,328	107,7	18	488	470	506	557	531,5	25,5	90,8	2,446
95	5,320	113,9	41	632	591	673	660	666,5	6,5	102	0,126
96	9,292	119,6	52	582	530	634	587	610,5	23,5	108	1,810
97	17,234	147,4	45	235	190	280	242	261	19	115,7	2,766
98	4,630	131,7	20,5	181,5	161	212	202	207	5	104,9	0,242
99	1,270	106,1	21,5	727,5	706	749	804	776,5	27,5	93,2	1,948
100	0,054	105,6	1	37	36	38	73	55,5	17,5	52,5	11,036
101	2,164	111,7	19,5	351,5	332	371	493	432	61	75,3	17,226
102	99,132	252,7	114,5	264,5	150	379	263	321	58	144,1	20,960
103	0,652	110,6	6,5	129,5	123	136	161	148,5	12,5	84,5	2,104
104	0,652	104,4	15	690	675	705	769	737	32	91,7	2,778
S_i			959,5	8646,5	7687	9606	9159	9382,5	223,5		

Mâles/femelles

Total, 20 degrés de liberté :

 $\chi^2 = 704,296$

hautement significatif

Sur le total, 1 degré de lib. :

 $\chi^2 = 212,950$

hautement significatif

Mâles/femelles, moins société 85

Sur le total, $\chi^2 = 111,098$

hautement significatif

Mâles/femelles + soldats

Total, 20 degrés de liberté :

 $\chi^2 = 454,680$

hautement significatif

Sur le total, 1 degré de lib. :

 $\chi^2 = 10,648$

hautement significatif

Mâles/femelles + soldats, moins société 85

Sur le total, $\chi^2 = 0,254$

non significatif

TABLEAU III

Pourcentages d'imagos désallés aux cours de manipulations,
différences suivant le sexe.

Femelles	Mâles
10,7	8,3
12,3	11,7
17,6	11,8
22,8	17,9
18,5	12,1
12,0	10,0
12,7	10,3
27,3	17,7

Au total, 568 sur 3 317 femelles, soit 17,1 %
490 sur 3 986 mâles, soit 12,3 %.

TABLEAU IV

Composition d'une société de *Cubitermes exiguus*, refondée en laboratoire.

Pseudimago femelle	1
Pseudimago mâle	1
Ouvriers	289
Soldats	27
Ouvriers jeunes	5
Larves 2	12
Larves 1	9
Œufs	35

TABLEAU V

Mensurations des pseudimagos
et d'un soldat de la société décrite au Tableau IV. (En mm)

	Mâle	Femelle
Longueur tête sans clypeus	0,67	0,71
Largeur tête avec yeux	1,10	1,13
Épaisseur tête niveau œil	0,55	0,58
Le + grand diamètre œil	0,24	0,23
Le grand diamètre ocelle	0,11	0,11
Distance œil - ocelle	0,08	0,10
Longueur pronotum	0,54	0,58
Largeur pronotum	0,94	1,03
Longueur tibia postérieur gauche	1,27	1,17

N. B. Deux mesures seulement sont supérieures chez le mâle : le plus grand diamètre de l'œil et la longueur du tibia postérieur gauche; les autres sont supérieures chez la femelle.

	Soldat
Longueur tête jusqu'à fontanelle	1,18
Largeur maximale tête	1,15
Épaisseur tête sans gula au niveau fontanelle	0,94
Longueur mandibule gauche	1,41
Longueur gula partie chitinisée	0,82
Distance antennes à base des scapes côté antérieur	0,89
Longueur pronotum	0,32
Largeur pronotum	0,62
Longueur tibia gauche	0,99

TABLEAU VI

**Composition d'une société de *Cubitermes sankurensis*
maintenue en élevage pendant deux mois et demi.**

F.	M.	N4	N3	N2	N1	Œufs	L1	L2	Ov.	S.
1	1	34	16	9	3	1696	391	517	12.866	971
Population totale					% Ov.	% jeunes			% S.	
14.809					86,88	6,56			6,56	

TABLEAU VII

**Mensurations des nymphes des quatrième et cinquième stades
chez *Cubitermes sankurensis* en nature et en élevage. (En mm.)**

		Nymph 5		Nymph 4	
		nature	élevage	nature	élevage
Largeur tête	moyenne	1,03	1,00	0,89	0,87
	range	1,01 — 1,08	0,96 — 1,02	0,86 — 0,91	0,85 — 0,91
Longueur fourreaux	range	1,62 — 1,89	1,46 — 1,61	0,89 — 0,99	0,67 — 0,91
	alaires antérieurs	moyenne	1,70	1,53	0,93

TABLEAU VIII

**Comparaisons de mensurations de soldats de *Cubitermes sankurensis*
de nature et d'élevage. Mesures en mm. Test de *t*.**

Longueur mandibules	en nature	1,55 — 1,52 — 1,58 — 1,53 — 1,50 — 1,51 — 1,57
		1,59 — 1,57 — 1,62. Moyenne : 1,55
	en élevage	1,55 — 1,58 — 1,63 — 1,65 — 1,59 — 1,62 — 1,60
		1,62 — 1,60 — 1,57. Moyenne : 1,60
		<i>t</i> = 3,429 (hautement significatif).
Largeur pronotum	en nature	0,74 — 0,68 — 0,73 — 0,69 — 0,69 — 0,68 — 0,74
		0,74 — 0,73 — 0,77. Moyenne : 0,72
	en élevage	0,68 — 0,66 — 0,68 — 0,67 — 0,68 — 0,70 — 0,69
		0,67 — 0,68 — 0,66. Moyenne : 0,68
		<i>t</i> = 3,707 (hautement significatif).
	en nature	1,02 — 1,00 — 1,04 — 1,01 — 1,01 — 1,02 —
		0,91 — 0,97 — 1,05 — 1,05. Moyenne : 1,01
	en élevage	1,03 — 1,02 — 1,03 — 1,02 — 1,04 — 1,02 —
		1,04 — 1,02 — 1,02 — 1,04. Moyenne : 1,03
		<i>t</i> = 1,544 (0,10 < P. < 0,20).

Mandibules plus longues, pronotum moins large, épaisseur de la tête vraisemblablement plus grande en élevage qu'en nature, soit accentuation de caractères soldat.

RÉFÉRENCES

- MATHOT (G.), 1964 : Description d'une nouvelle espèce de *Cubitermes* du Congo, *Cubitermes exiguus* n. sp.
Dans A. BOUILLON : Études sur les Termites Africains, Masson, Paris, 1964, pp. 15-21.
- BOUILLON (A.) et MATHOT (G.), 1964 : Observations sur l'écologie et le nid de *Cubitermes exiguus* MATHOT. Description de nymphes-soldats et d'un pseudimago. *Ibid.*, pp. 215-230.
- BOUILLON (A.) et LEKIE (R.), 1964 : Populations, rythme d'activité diurne et cycle de croissance du nid de *Cubitermes sankurensis* WASMANN (Isoptera, Termitinae). *Ibid.*, pp. 197-213.
- NOIROT (C.), 1955 : Recherches sur le polymorphisme des termites supérieurs (Termitidae). *Ann. des Sc. Nat., Zool.*, 11^e série, pp. 399-595.

RÉSUMÉ

L'influence du milieu sur la composition et la régulation des sociétés de *Cubitermes* ressort de leur analyse numérique, d'une sex-ratio de 100 qui ne se vérifierait qu'en considérant simultanément les sexués et les neutres, de l'accroissement considérable du pourcentage de soldats dans trois cas de nids mis en élevage. Cette influence pourrait s'étendre à la différenciation des castes et notamment de celle des sexués. Des caractères sexuels et des pseudimogos sont décrits.

**ÉTUDE DE L'INFLUENCE DU POIDS DES INDIVIDUS,
ET DE L'HUMIDITÉ DU MILIEU
SUR LA CONSOMMATION D'OXYGÈNE D'OUVRIERS
DE *CUBITERMES EXIGUUS* MATHOT (ISOPTERA, TERMITINAE)**

F. HEBRANT,
Laboratoire d'Etude des Termites Africains.
Université de Léopoldville.

Le métabolisme respiratoire des termites inférieurs a été assez bien étudié, notamment aux États-Unis, où ils sont abondants. Mais la littérature révèle peu de choses concernant celui des termites humivores, principalement localisés en Afrique. Les difficultés de récolte et de conservation du matériel vivant, les difficultés d'élevages prospères rendent cette étude impossible pour les chercheurs dont les laboratoires sont situés en pays tempérés.

Nous avons entrepris d'étudier la consommation d'oxygène d'un termite dont les nids sont nombreux dans les environs immédiats de l'Université de Léopoldville, *Cubitermes exiguus* MATHOT. Le présent travail analyse d'une part l'influence du poids des individus, d'autre part celle de l'humidité du milieu dans lequel ils sont enfermés, sur la consommation d'oxygène des ouvriers.

INFLUENCE DU POIDS

La loi des surfaces, déjà formulés au siècle dernier, liait la production de chaleur des homéothermes à leur dimension linéaire et à leur surface : à température constante, les pertes de chaleurs, qui sont proportionnelles à la surface libre, sont égales aux productions de chaleur, celles-ci étant proportionnelles à la consommation d'oxygène, au rythme du pouls, à la fréquence respiratoire, etc... (EDWARDS, 1953).

La surface libre varie comme le carré des dimensions linéaires ou comme la puissance $2/3$ du volume ou du poids (celui-ci étant égal au produit du volume et de la densité). La relation entre la consommation d'oxygène et le poids d'un animal s'énonce de la façon suivante :

$$\text{Ox} = a.P^b$$

ou $\log \text{Ox} = \log a + b.\log P$ (ZEUTHEN, 1953).

Un coefficient « b » significativement différent de la valeur 0,67 indique un écart à cette loi; si la valeur trouvée est proche de l'unité, une relation linéaire existe entre la consommation d'oxygène et le poids.

Une extension de cette loi des surfaces au cas des insectes a fait l'objet de quelques recherches. EDWARDS (1953) en synthétise les résultats : chez les Holométaboles, « b » est proche de l'unité tandis que chez les Hémiométaboles, il varie entre 0,67 et 0,75, indiquant ainsi une généralisation possible de la loi des surfaces. Toutefois une telle généralisation n'est licite que si l'on travaille sur un grand « range » de poids et si l'on a affaire à des structures comparables (même stade de développement, par exemple). Mais WOLVEKAMP et WATERMAN (1960), à propos des Crustacés, considèrent comme valides des corrélations métabolisme-dimension sur un ensemble d'espèces si celles-ci ne sont pas trop éloignées du point de vue systématique. Appliquant cette conception, BERTHET (1964) trouve un « b » général de 0,70 pour un groupe d'espèces d'Oribatides (Acari) d'une hêtraie.

A partir des données d'un travail précédent (HEBRANT, 1964), nous avons voulu vérifier si la loi des surfaces s'appliquait également au cas des ouvriers de *C. exiguus*. Rassemblant les données d'une dizaine d'expériences comportant chacune quatre à cinq lots de 150 individus, nous avons transformé les moyennes des données en logarithmes.

Les poids frais furent mesurés à l'aide d'une balance Mettler au dixième de milligramme; le microspiromètre volumétrique de Schölander nous servit à la détermination de la consommation d'oxygène. Le poids est exprimé en mgr par individu, la consommation d'oxygène en « $\mu\text{l} \cdot 10^{-3}$ / individu \times 30 minutes ». Cette dernière donnée est en fait la variation de volume enregistrée à 30° C : nous n'avons pas ramené ces valeurs à 0° C et 760 mm Hg.

Le calcul de la droite de régression du log de la consommation d'oxygène par rapport au log du poids donne les résultats suivants :

nombre de données : 46

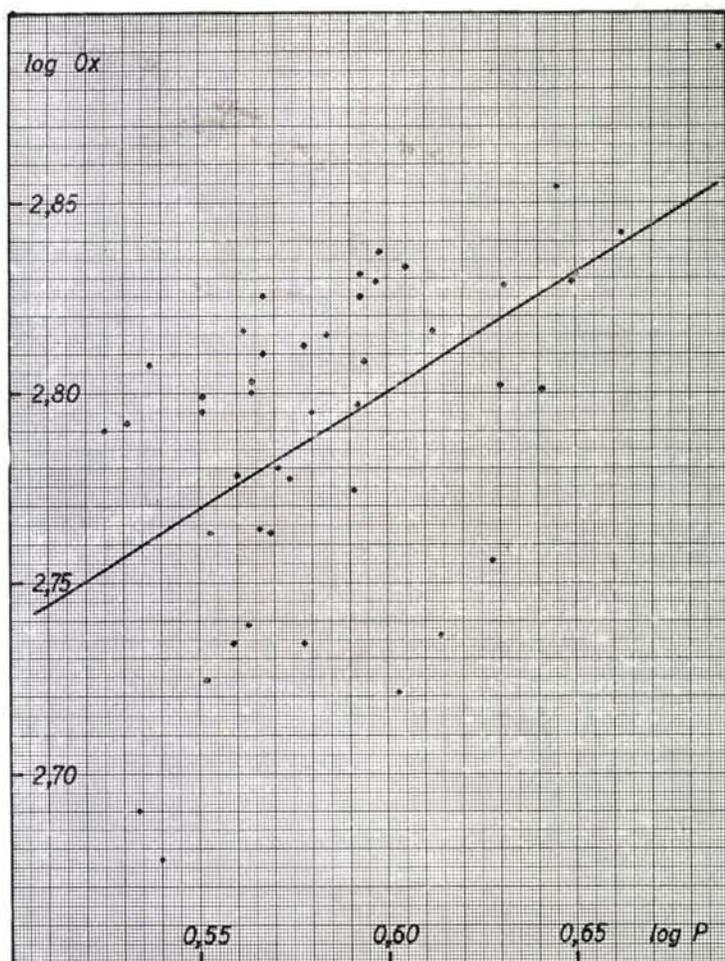
$$b = 0,623 \quad (s_b = 0,144; \quad r = 0,546 \quad \text{SS}).$$

L'équation de la droite de régression est :

$$\log O_x = 2,426 + 0,623 (\log P). \quad (\text{Graphique I}).$$

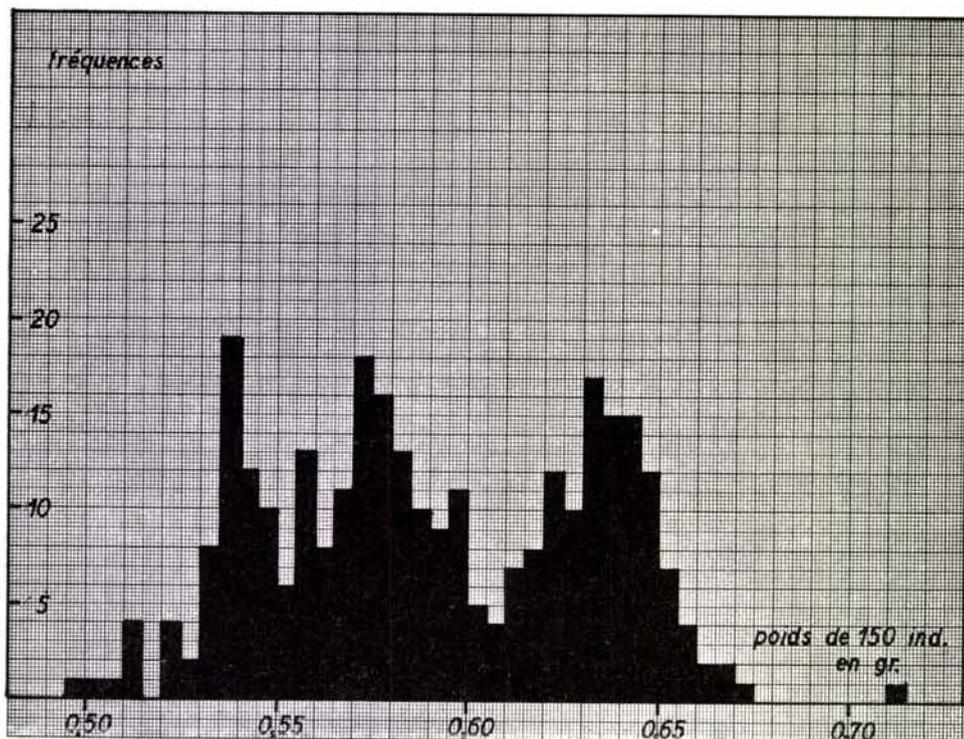
Cette valeur de 0,623 ne diffère pas fortement du 0,67 de la loi des surfaces, et l'on pourrait en conclure une application possible de cette loi au cas des ouvriers de *C. exiguus*.

Mais nous formulons certaines réserves. Tout d'abord la régression ci-dessus a été calculée à partir du poids frais des individus. Au cours d'une expérience de consommation d'oxygène, ces individus dans les manomètres subissent une perte de poids due principalement à l'évaporation. Ce point sera étudié plus en plus en détail dans la suite de cet article. Les log P utilisés dans le calcul de la régression devraient subir une correction. D'autre part, lors de mesures ultérieures de consommation d'oxygène, des lots de 150 ouvriers (environ dix chaque fois) provenant d'une trentaine de termitières furent pesés avant cha-



Graphique I.

que expérience. Les données de poids obtenues ont été portées en histogrammes de fréquences (graphique II). Au sein d'un même nid, les poids sont assez proches, mais l'examen de l'histogramme révèle l'existence de trois groupes de population rendant la courbe trimodale : les modes sont de 535, 570 et 630 mgr (pour 150 ouvriers). Les deux premières catégories se confondent quelque peu, mais elles se différencient nettement de la troisième. Ces trois classes correspondent-elles à trois étapes de la croissance d'une colonie? Dépendent-elles de varia-



Graphique II.

tions écologiques (les récoltes ayant été faites sur un terrain en pente)? Quoiqu'il en soit, il se pourrait que l'influence du poids sur la consommation d'oxygène varie d'après la classe de poids envisagée. Ce point est à vérifier par des mesures ultérieures.

Enfin, il faut tenir compte du fait que l'intestin de ce termite contient une certaine quantité de terre, de matières végétales en décomposition et de microorganismes (quelques flagellates et une énorme flore bactérienne). Ce matériel entre pour une bonne part dans le poids de l'ouvrier tout en représentant une valeur inconnue au point de vue des échanges respiratoires. Cette masse d'humus varie d'après l'état nutritionnel du termite et d'après les circonstances écologiques que celui-ci a rencontré avant que sa consommation d'oxygène et son poids aient été mesurés.

Cet ensemble de restriction réduit un peu la portée de la valeur trouvée pour le coefficient « b » et l'application immédiate de la loi des surfaces.

INFLUENCE DE L'HUMIDITÉ

Dans la littérature figurent plusieurs travaux ayant trait à l'influence de l'humidité sur diverses espèces de termites : citons, entre autres, COOK et SCOTT (1932), GRASSE et NOIROT (1948), STRICKLAND (1950), GEIGY et ERNST (1951), ERNST (1956, 1957). Ces auteurs avaient pour but de déterminer le taux et la durée de survie des animaux soumis à des atmosphères humides et sèches et de préciser l'influence du termite sur le climat du nid.

Nous avons abordé ce problème de la façon suivante chez *C. exiguus* : déterminer la réaction, au point de vue de la consommation d'oxygène et du poids, d'ouvriers placés dans des manomètres contenant des solutions d'hydroxyde de potassium à diverses concentrations, absorbant l'anhydride carbonique émis par les animaux placés en expérience. L'humidité de l'atmosphère close, en équilibre avec ces solutions, varie assez fortement d'après les concentrations et les températures utilisées : les ouvrages spécialisés (par ex. *Intern. Crit. Tables*, 1928) fournissent des tables de valeurs de la tension de vapeur d'eau au-dessus de solutions de KOH aux différentes concentrations et aux différentes températures.

Un premier essai avait pour but de vérifier une hypothèse émise dans un travail précédent (1964) : une baisse d'humidité (solution de KOH passant de 10 à 20 %) engendre une baisse sensible de la consommation d'oxygène. Au cours de six expériences, utilisant chacune la population d'un nid différent, nous plaçâmes des lots de 150 ouvriers dans dix manomètres dont trois contenaient comme absorbant de l'anhydride carbonique 0,4 cc de KOH à 20 %, trois 0,4 cc de KOH à 10 % et quatre 0,4 cc de KOH à 5 %. Cette solution était supportée par un disque de papier filtre de 5,5 cm de diamètre entourant une cellule de treillis où étaient placés les animaux. Ces expériences furent faites à 30° C.

Les résultats sont exprimés en mm³ d'oxygène par lot de 150 ouvriers et par demi-heure; ils ont été ramenés à 0° C et 760 mm Hg afin de permettre des comparaisons (il a été tenu compte de la tension de vapeur d'eau dans les manomètres au début de l'expérience). Voici les moyennes des consommations d'oxygène obtenues aux diverses concentrations de KOH avec chaque fois l'intervalle de confiance à 5 % :

5 % de KOH :	38,302 ± 1,274
10 % de KOH :	38,605 ± 2,207
20 % de KOH :	38,535 ± 1,697

L'analyse de variance sur cet ensemble d'expériences indique une variation non significative entre types de solutions de KOH tandis que la variation entre termitières est hautement significative. Ce résultat réduit fortement la portée de notre hypothèse de départ. Dans le travail précédent déjà mentionné, les différences entre expériences por-

taient non seulement sur les concentrations de l'absorbant d'anhydride carbonique, mais également sur le support du matériel vivant : la consommation d'oxygène était plus élevée chez des individus placés sur un papier-filtre légèrement humide que chez ceux contenus dans un tube de treillis de dimensions assez modestes. Ce dernier support, outre sa structure rappelant quelque peu celle des galeries du nid, favorise davantage le contact entre individus. Ce groupement des individus a-t-il eu comme conséquence un retour plus grand à une activité normale?

Poursuivant nos essais, nous avons travaillé à des concentrations plus élevées de KOH et cela, à des températures différentes. Sur onze expériences, cinq ont eu lieu à 25° C, trois à 30° C et trois à 35° C. Dans chacune, des lots de 150 ouvriers étaient enfermés dans dix manomètres classés par paire : l'intervalle entre les paires était chaque fois de 10 % de KOH et nous avons ainsi un « range » de solutions de 10 à 50 %.

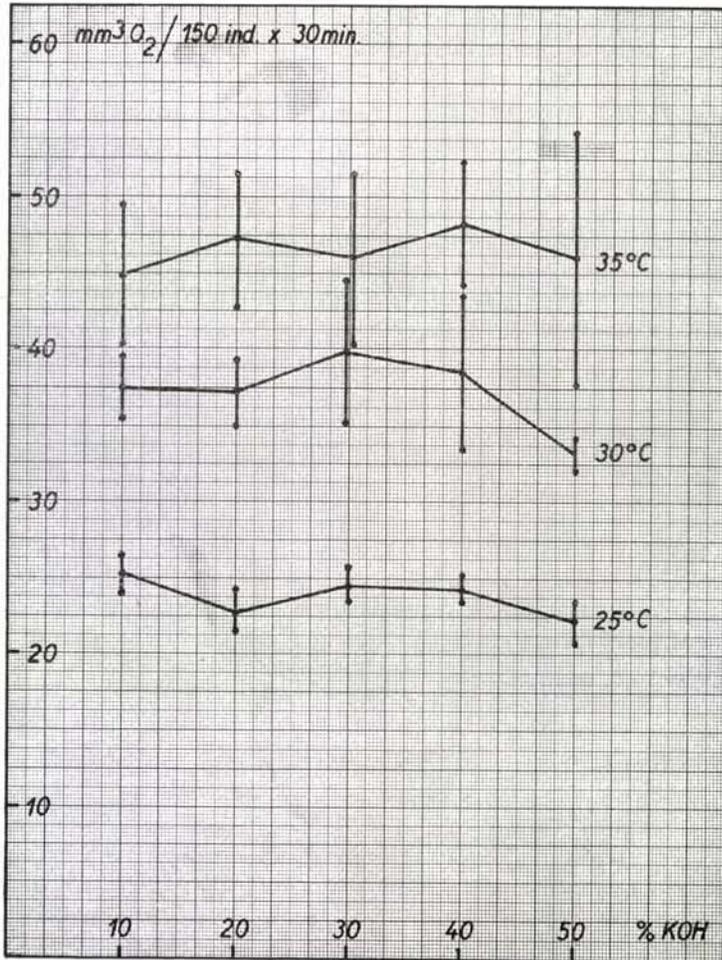
Les résultats ont été exprimés en mm³ d'oxygène par lot de 150 ouvriers et par demi-heure ramenés à 0° C et 760 mm Hg, compte tenu de la tension de vapeur d'eau au-dessus des solutions de KOH au début de l'expérience. Les moyennes des données avec leur intervalle de confiance sont indiquées au graphique III.

Une analyse de variance a été effectuée pour chacune des températures. A 25° C, la variation entre solutions de KOH est hautement significative tandis que celle entre termitières l'est entre 5 et 1 %; à 30° C, les deux variations sont hautement significatives, et à 35° C, seule la variation entre termitières est hautement significative.

L'effet de la décroissance d'humidité se marque surtout à 25 et 30° C; mais il faut de fortes concentrations de KOH pour que les individus mis en expérience montrent un métabolisme respiratoire en baisse : en effet il y a une chute manifeste de la consommation d'oxygène lorsque les ouvriers sont placés au-dessus d'une solution à 50 %, alors que les résultats pour les solutions moins fortes semblent stabilisés autour d'un même palier. A 35° C, la température a augmenté de façon notable la variation entre populations : les écarts de poids, par exemple, entraînent de grosses différences de respiration au point que l'influence de la dessiccation partielle est complètement masquée.

Par pesée des individus avant et après expérience, ainsi que par pesée des fèces déposées sur les supports, nous avons pu déterminer dans chaque cas le pourcentage approximatif d'eau perdue pendant la durée des mesures (cinq heures chaque fois). Ces valeurs moyennes (en % du poids initial) sont les suivantes :

% KOH	25° C	30° C	35° C
10	6,6	8,3	8,8
20	8,0	9,7	11,8
30	9,5	11,0	13,9
40	12,0	13,3	17,2
50	15,3	16,8	22,8



Graphique III.

Si les valeurs à 25 et 30° C sont assez parallèles, celles de 35° C ont une pente plus nette. Les pertes d'eau subies par les termites peuvent atteindre des valeurs élevées, et pourtant elles ne semblent pas avoir affecté de façon majeure le métabolisme respiratoire de ces insectes. Cette constatation rejoint celle d'EDWARDS (1953) lorsqu'il affirme qu'une variation d'humidité n'a pas d'influence directe sur les échanges gazeux des insectes, mais affecte indirectement le métabolisme par des changements de température, d'activité, de nutrition et par des modifications de la quantité d'eau métabolique. D'autre part, KEISTER et BUCK (1964) montrent qu'il n'y a pas de relation directe entre les

pertes d'eau subies par un insecte et la baisse du degré d'hydratation de ses tissus.

Quelle a été l'influence des ouvriers sur le déficit de saturation à l'intérieur des manomètres? Nous avons estimé de façon assez approximative ce déficit en tenant compte de la concentration de la solution de KOH, de la tension de vapeur qu'elle développe au-dessus d'elle, de l'eau évaporée par les termites et de la quantité de KOH transformée en bicarbonate en supposant un quotient respiratoire égal à l'unité (cette dernière valeur est faible, car la quantité d'anhydride carbonique émis est minime par rapport à la quantité de KOH disponible). Voici les valeurs moyennes calculées pour le début et la fin des expériences à chaque température (en mm Hg) :

% KOH	25° C		30° C		35° C	
10	1,9	1,8	2,5	2,3	3,4	2,8
20	5,0	4,0	6,5	5,2	8,9	6,7
30	9,5	7,8	12,3	10,0	16,4	12,6
40	15,1	11,9	20,0	15,3	26,6	18,7
50	20,2	15,8	26,8	20,8	35,7	24,8

Quoi qu'entachées d'une certaine erreur du fait de l'approximation grossière, ces valeurs montrent que les termites sont parvenus à réduire fortement le déficit de saturation du milieu dans lequel ils se trouvaient placés. Ceci souligne leur capacité régulatrice du climat de la termitière.

RÉSUMÉ

L'auteur établit d'abord la droite de régression entre le logarithme de la consommation d'oxygène d'ouvriers de *Cubitermes exiguus* et celui de leur poids; il trouve, pour l'exposant « b », une valeur de 0,623, assez proche du 0,67 de la loi des surfaces. Mais il apporte certaines réserves quant à l'application immédiate de cette loi : d'abord le poids des individus varie durant les expériences; ensuite l'examen du grand nombre de nids met en évidence l'existence de trois catégories de poids d'ouvriers; enfin il faut tenir compte de la quantité de matière inerte contenue dans leur tube digestif.

Analysant ensuite l'influence de différentes humidités sur la consommation d'oxygène d'ouvriers placés au-dessus de solutions de KOH à diverses concentrations, l'auteur constate qu'à 25 et 30° C, cette influence se marque, surtout pour la plus forte concentration, mais à 35° C, la variation entre populations est tellement élevée qu'elle masque les autres effets. Les pourcentages d'eau perdue par les individus mis en expérience sont assez élevés; cette eau leur a permis de réduire en bonne partie le déficit de saturation dans les manomètres.

SUMMARY

First the author establishes the regression line in log of oxygen consumption versus log of weight of *Cubitermes exiguus* (workers). The value, 0,623, found as an exponent « b » is not far from the value, 0,67, of the surface law. Yet the author is suspicious about the immediate adaptation of this law : at first the weight of individuals fluctuates during experiments; then the survey of many mounds shows the weights of workers ranged in three classes; at last it must be taken into account that the digestive tract of this termite contains some inert materials.

Then the author analyses the influences of different humidity levels on the oxygen consumption of workers located above diversely concentrated solutions in KOH. He shows that at 25° C and 30° C this influence is obvious mainly for the strongest concentration. However at 35° C the variation between populations is so large that the other effects are concealed by it. The percents of water lost by individuals in experiments are very high : this water allows an important decrease of the saturation deficit in the manometers.

RÉFÉRENCES

- BERTHET (P.), 1964 : L'activité des Oribatides (ACARI : *Oribatei*) d'une chênaie. *Inst. Roy. Sc. Nat. Belgique*, Bruxelles, Mém. n° 152.
- COOK (S. F.) et SCOOT (K. G.), 1932 : The relation between absorption and elimination of water by *Termopsis angusticollis*. *Biol. Bull.*, 63, pp. 505-512.
- EDWARDS (G. A.), 1953 : Respiratory metabolism. in ROEDER (K. G.) : *Insect Physiology*, pp. 96-146. Wiley, New York
- ERNST (E.), 1956 : Die reaktionen von vier Termitenarten in der Feuchtigkeitsorgel. *Ins. Soc.*, 3 (2), pp. 229-231.
- ERNST (E.), 1957 : Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf Lebensdauer unterVerhalten Verschiedener Termitenarten. *Acta Tropica*, 14 (2), p. 97-156.
- GEIGY (R.) et ERNST (E.), 1951 : Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer Verschiedener Termitenarten im Hungersversuch. *Rev. Suisse Zool.*, 58 (3), pp. 414-420.
- GRASSE (P. P.) et NOIROT (C.), 1948 : La « climatisation » de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 227, pp. 869-871.
- HEBRANT (F.), 1964 : Mesures de la consommation d'oxygène chez *Cubitermes exiguus* MATHOT (*Isoptera, Termitinae*). in BOUILLON (A.), édit. : *Études sur les termites africains*, pp. 153-173. Masson, Paris, 414 pp.
- KEISTER (M.) et BUCK (J.), 1964 : Respiration : some exogenous and endogenous effects on rate of respiration. in ROCKSTEIN (M.) : *The physiology of Insecta*, vol. III, pp. 617-658. *Academic Press*, New York et London.
- NAT. COUNC. RES. U.S.A., 1928 : *International Critical Tables of Numerical Data, Physics, Chemistry and Technology*. McGraw-Hill, New York
- STRICKLAND (M.), 1950 : Differences in toleration of drying between species of termites (*Reticulitermes*). *Ecology*, 31 (31), pp. 373-385.
- WOLVEKAMP (H. P.) et WATERMAN (T. H.), 1960 : Respiration. in WATERMAN (T. A.) : *The physiology of Crustacea*, Vol I, pp 35-100. *Academic Press*, New York et London.
- ZEUTHEN (E.), 1963 : Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quart. Rev. Biology*, 28, pp. 1-12.

**PREMIER ESSAI DE DÉTERMINATION
DE FACTEURS ÉCOLOGIQUES CORRÉLATIFS
A LA DISTRIBUTION ET L'ABONDANCE
DU *CUBITERMES SANKURENSIS* WASMANN
(Isoptera, Termitidae, Termitinae)**

G. MATHOT,

Laboratoire d'Etude des Termites Africains, Université de Léopoldville.

INTRODUCTION

Le *Cubitermes sankurensis* WASMANN a une vaste répartition géographique au Congo (Bas-Congo, Mayumbe, Sankuru, Kasai, Garamba, Lualaba), limitée cependant aux zones de savane. On le retrouve au Congo ex-français (Loubetsi). Le catalogue de SNYDER considère le *C. sibiensis* SJOSTEDT (1925), décrit également sur des exemplaires du Congo ex-français (Indo, Sibiti) comme un synonyme. Il présente une distribution assez vaste, mais îlotique et aggrégative. Dans des biotopes de savane qui paraissent homogènes, il peut atteindre une densité très élevée (4 000 nids à l'hectare dans certains endroits), puis disparaître brusquement en quelques mètres. Nous nous efforçons de préciser ici quelques facteurs pédologiques et phytosociologiques dans une bande de terrain recoupant un de ces îlots. Il est intéressant de remarquer que, dans la région de Léopoldville, l'espèce cohabite très régulièrement avec une autre espèce de *Cubitermes* indéterminée qui consrduit des nids sans chapeaux, en mamelons à surface finement granuleuse. Ce n'est pas le cas cependant dans le biotope étudié dans ce travail.

SITE

L'endroit où fut réalisée la présente étude est situé à 500 mètres à gauche de la route Léopoldville-Kenge, à 2 km au Sud de la rivière Nsele et à 3 km à l'Est du fleuve Congo. L'altitude est voisine de 300 mètres soit 20 à 25 mètres plus haut que les marécages bordant le fleuve. La végétation est une savane à tapis clair où dominent *Loudetia demeusei*, *Hyparrhenia diplandra* et *H. familiaris*. Un mince lambeau forestier dégradé est situé à 400 mètres environ au Sud du site.

PROSPECTION

Une bande de terrain de 210 m × 10 m orientée exactement Nord-Sud, en légère déclivité vers le Sud (2 à 3 %) a été délimitée avec précision. La densité des nids vivants et morts de *Cubitermes sankurensis* et des nids proches de *Macrotermes natalensis* y a été relevée par localisation individualisée. (Voir le plan). Nous distinguons dans cette bande 3 zones à contours parallèles orientés d'Est en Ouest et qui ont été recoupés toutes trois transversalement sur une largeur de 10 mètres par la bande planifiée.

DESCRIPTION DES ZONES

Zone A : de la cote — 100 m à la cote 0 m, zone caractérisée par l'absence totale de termitières de *Cubitermes* et de *Macrotermes*. Cette zone s'étend plus loin vers le Sud que le plan ne l'indique.

Zone B : de la cote 0 m à la cote 54 m, zone caractérisée par la présence quasi exclusive du *Cubitermes*. Un seul affleurement de galeries du *Macrotermes* à signaler vers la cote 48 m, n'ayant guère affecté la distribution du *C. sankurensis* qui est dense à cet endroit.

Zone C : de la cote 54 m à la cote 110 m, zone caractérisée par la présence imbriquée du *Cubitermes* et du *Macrotermes*. Nombreux affleurements de galeries de *Macrotermes* en surface. Disparition progressive du *Cubitermes* dont beaucoup de nids sont morts.

Vers 114 m, débute un nouvel îlot de *Cubitermes* qui atteint sa densité maximale vers la cote 180 m. Une zone D, analogue à la zone B et une zone E, analogue à la zone C sont actuellement à l'étude.

Les données de densité et les pourcentages de nids vivants sont donnés dans le tableau I.

TABLEAU I.

Zone	Densité	Cubitermes viv.	Cubitermes morts	N ^{bre} nids par hect.	Cubi- termes	Pourcents nids vivants	Influence du <i>Macrotermes</i>
A	0			0			nulle
B	0- 6 m	8	7	1333	1704	88	nulle
	6- 12 m	4	4	667		100	nulle
	12- 18 m	11	9	1833		82	nulle
	18- 24 m	6	4	1000		67	nulle
	24- 30 m	12	7	1167		58	nulle
	30- 36 m	7	5	1167		71	nulle
	36- 42 m	10	5	1667		50	nulle
	42- 48 m	14	8	2333		57	nulle
	48- 54 m	20	13	3333	65	faible	

C 54- 60 m	9	7	2	1500	} 611	77	} 36,4	très forte
60- 66 m	4	3	1	667		75		très forte
66- 72 m	5	0	5	833		0		très forte
72- 78 m	6	2	4	1000		33		très forte
78- 84 m	6	0	6	1000		0		très forte
84- 90 m	2	0	2	333		0		très forte
90- 96 m	0	0	0	0		—		très forte
96-102 m	1	0	1	167		0		très forte
102-108 m	0	0	0	0	—	forte		
	125	74	51	1157 (B + C)		59,2		

DONNÉES PÉDOLOGIQUES CORRÉLATIVES

L'échantillonnage pédologique a été réalisé au début de la saison sèche par une prise d'échantillons superficiels de 13 cm de profondeur et de 3,5 cm de diamètre. Cet échantillonnage était conduit suivant une progression en zig zag de 2 en 2 mètres à l'intérieur de la bande de terrain étudiée (voir zones pointillées sur le plan), avec deux prises voisines pour chaque zone de 4 m², pour limiter les variations locales dans une certaine mesure. Dans la zone A, l'échantillonnage a été fait aux cotes — 100m, — 50 m, — 25 m, — 10 m et — 5 m. Nous avons au total 60 échantillons composés chacun de deux prises.

ÉTUDE PÉDOLOGIQUE

a) Sur sol frais :

— perte en eau libre en étuve à 105° C pendant 16 heures, par pesées. Les pourcentages sont ramenés aux poids secs.

b) Sur sol séché pendant 48 heures à 25° C et 65 % d'humidité relative, broyé légèrement, tamisé à 2 mm et homogénéisé une première fois :

— dosage de l'azote inorganique (nitrates) par la méthode colorimétrique à l'acide nitrophénoldisulphonique (JACKSON, 1958).

c) Sur sol séché pendant plus de 4 jours, dans les mêmes conditions que sous b), avec prise de fractions d'environ 50 grammes, tamisées à 0,5 mm et homogénéisées une seconde fois :

— dosage du carbone organique suivant la méthode de Walkley et Black (oxydation par voie humide au bichromate de potassium sur 1 g ou 0,5 g) (CROEGAERT, 1958).

— dosage de l'azote organique par la méthode Kjeldahl sur 2 ou 3 g de sol (semi-microméthode).

— mesure du pH (rapport sol-eau : 1/2,5) (CROEGAERT, 1958 et JACKSON, 1958).

RÉSULTATS (1)

Les graphiques A, B et C donnent respectivement les teneurs en eau, en carbone organique total et en azote organique. On peut considérer, pour cette dernière détermination, qu'il s'agit de l'azote total car les nitrites et les nitrates n'y sont présents qu'à l'état de traces, avec des teneurs toujours inférieures (au moment de la prise d'échantillons) à 1 ppm de sol sec alors que l'azote organique oscille entre 0,4 et 1,9 pour mille.

Les teneurs en eau, carbone et azote suivent une évolution parallèle à l'intérieur de la bande étudiée de 210 mètres de longueur. Un gradient décroissant apparaît du Sud au Nord dans les trois déterminations. Ce gradient est « neutralisé » à l'endroit où apparaissent les premiers nids de *Cubitermes* (zone B), avec stabilisation des teneurs en eau, C et N, il est ensuite fortement et brusquement renversé de la cote 32 m à la cote 43 m. La densité maximale du *Cubitermes* se situe vers la cote 48 m. Ce pic de teneurs élevées ne se maintient pas et s'effondre rapidement de 45 m à 69 m; la zone à *Macrotermes* commence vers la cote 54 m. De 69 m à 110 m, les teneurs en eau, C et N sont tombées et plus ou moins stabilisées à des valeurs très basses. (Voir Tableau II).

TABLEAU II.

H ₂ O %	39,6	24,6	16,8	17,0	54,4	7,3	6,2
C %	2,59	1,95	1,86	1,52	3,78	0,92	1,01
N %	0,154	0,078	0,108	0,084	0,184	0,065	0,060
Cote	-100 m	-5 m	+1 m	33 m	41-43 m	69 m	105 m
	A		B		C		

Le sommet de densité du *Cubitermes* coïncide presque exactement (avec un petit décalage vers le Sud, dans le sens de la pente légère) avec des teneurs fortes en C, N et eau, et donc vraisemblablement avec une accumulation relative de matières organiques. La teneur en matières organiques n'a pas été déterminée directement. Elle peut être estimée en multipliant les valeurs du carbone total par le coefficient classique de 1,72, le rapport C/Mat. org. étant théoriquement de 58 %.

Les valeurs ainsi obtenues seraient probablement légèrement sous estimées car le taux de carbone de la matière organique n'atteint que rarement le chiffre de 58 %, correspondant à l'acide humique précipitable, qui n'est qu'une fraction des matières humiques totales. Ce coefficient pourrait atteindre 2,5, correspondant à un taux de carbone dans la matière organique de 40 % (DEMOLON, 1960). Le taux d'azote multiplié par le coefficient 20 (correspondant à 5 % de N dans les

1. Des analyses granulométriques et spectroscopiques sont en cours.

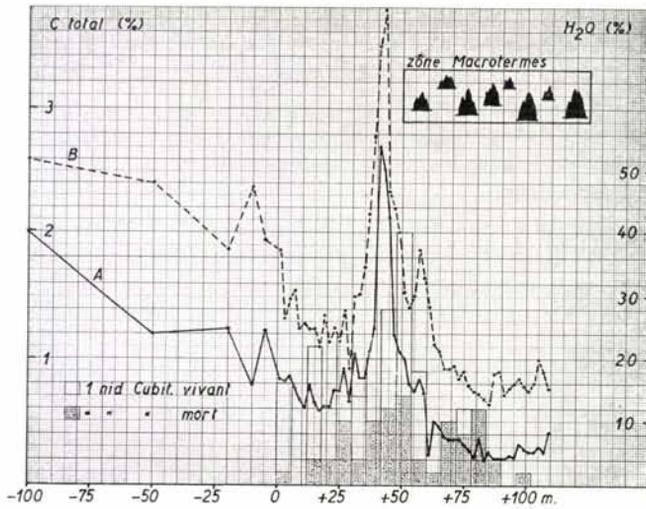


FIG. 1. — Plan a : Nid de *Cubit. sankurensis* vivant,
 b : Nid de *Cubit. sankurensis* mort,
 c : Nid de *Macrotermes natalensis*,
 d : affleurement de galeries de *Macrotermes*,
 e : zone d'échantillonnage pédologique,
 (au 4-5-1965).

matières humiques et supposant une attaque complète lors de la digestion au Kjeldahl)(1) fournit également une évaluation trop faible de la teneur réelle en matières organiques disponibles. Il n'en reste pas moins que les taux de carbone et d'azote des graphiques constituent des points de repère valables bien que relatifs. L'enrichissement du sol en matières organiques élève la capacité de rétention du sol pour l'eau, expliquant le parallélisme du graphique A avec ceux du C et de N; de plus, l'humidification active des galeries et du nid par les termites peut contribuer à élever la teneur en eau du sol environnant (NOÏROT, 1958). Les rapports C/N obtenus par nos analyses varient assez fortement (de 26 à 11), indépendamment, semble-t-il, de la distribution des nids de *Cubit. sankurensis* et *Macrotermes*.

LE pH

L'évolution du pH dans la bande étudiée reproduit fidèlement les variations de densité des deux espèces (graphiques D). Le pH est acide dans la zone A, remonte de 0,4 unité à la cote — 5 m, conserve des valeurs élevées aux endroits de forte densité du *Cubit. sankurensis*,

1. L'attaque par l'acide sulfurique concentré a été menée le plus loin possible et recommencée chaque fois que des traces grisâtres restaient au fond du ballon de digestion.

n'atteignant pas cependant le pH des constructions. Le pH élevé dans la zone C à *Macrotermes*, supérieur même à celui de la muraille :

	pH	C	N	C/N
Muraille du <i>Macrotermes</i>	5,11	1,61	0,077	20,9
Fragment du pied d'un <i>Cubitermes</i> ..	5,99	4,15	0,252	16,4

Les valeurs de pH ont été regroupées sur le graphique par 3 ou 4 de façon à estomper une variabilité extrêmement locale.

Malgré la prise d'échantillons doubles, ces variations locales sont telles qu'on peut relever à 3 ou 4 mètres de distance seulement, des différences de pH atteignant parfois 0,8 unité.

Nous croyons pouvoir attribuer ces variations à la proximité plus ou moins grande des nids de *Cubitermes* et de *Macrotermes*, par rapport aux zones d'échantillonnages de 4 m². En ce qui concerne le *Macrotermes*, le problème a été étudié récemment par WATSON (1962) sur nid mort, en relation avec la teneur en carbonates et autres sels dans le sol sous-jacent. La variation est telle que l'étude du pH aurait nécessité une localisation plus précise des échantillons de sol par rapport aux constructions, mortes ou vivantes, de *Cubitermes*. Une étude préalable, avec détermination des « courbes de niveau » de pH autour de quelques nids de *Cubitermes*, nous semble nécessaire. Ces variations microlocales ne semblent pas exister pour l'azote et le carbone.

Exemples de variation locale du pH en fonction de la proximité des nids :

Cotes	pH	nids
+ 1 m	5,45	2 nids de <i>Cubitermes</i> dans le carré
+ 5 m	5,39	<i>idem</i>
+ 9 m	4,77	rien dans le carré
+ 21 m	5,55	1 nid de <i>Cubitermes</i> dans le carré, deux nids proches
+ 27 m	5,49	2 nids de <i>Cubitermes</i> dans le carré
+ 39 m	5,42	2 nids morts
+ 59 m	5,58	1 <i>Macrotermes</i> tout proche
+ 65 m	4,79	rien dans le carré
+ 67 m	4,82	rien dans le carré
+ 69 m	4,99	rien dans le carré
+ 71 m	5,24	deux <i>Macrotermes</i> à 4 et 7 mètres
+ 73 m	5,52	1 nid de <i>Cubitermes</i> dans le carré deux <i>Macrotermes</i> proches

Coexistence du *Cubitermes sankurensis* et du *Macrotermes natalensis*.

Dans le site étudié, ces deux termites de régimes alimentaires différents peuvent coexister à très faible distance l'un de l'autre. Nous avons trouvé dans la zone C quelques nids de *Cubitermes* au voisinage immédiat des nids de *Macrotermes*, parfois à moins d'un mètre. La densité du *Cubitermes* et le pourcentage de ses nids vivants tombent cependant à des valeurs très faibles là où le *Macrotermes* est solidement établi, surtout au voisinage des zones d'affleurement des galeries

du *Macrotermes* qui doivent bouleverser quelque peu le cycle d'humification. D'autre part, il existe autour de la plupart des nids de *Macrotermes* une zone le plus souvent grossièrement elliptique entièrement inhabitée par le *Cubitermes*, zone restant encore contrastée malgré la chute de densité dans le terrain environnant. Ainsi, nous avons calculé approximativement :

- une zone inhabitée par le *Cubitermes* de 300 m² autour d'un *Macrotermes* de 4 m de diamètre à la base;
- une zone inhabitée par le *Cubitermes* de 275 m² autour d'un *Macrotermes* de 5,20 m de diamètre à la base;
- une zone inhabitée par le *Cubitermes* de 140 m² autour d'un *Macrotermes* de 3,10 m de diamètre à la base.

Corrélations phytosociologiques.

Les données phytosociologiques sont rassemblées au tableau III.

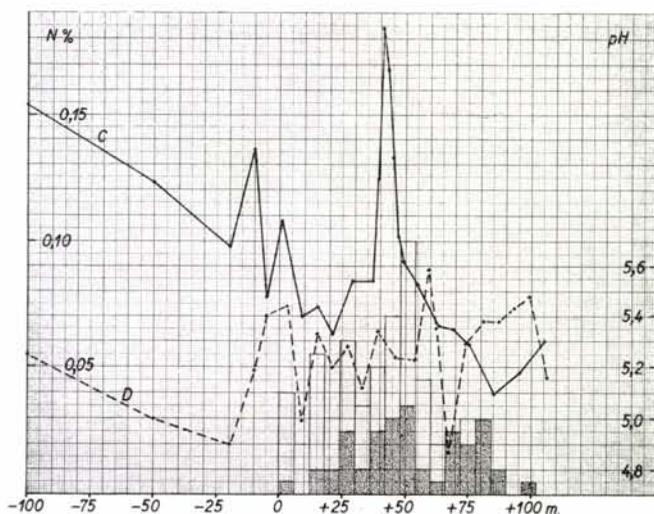


FIG. 2. — Graphique A : teneurs en eau en %.
Graphique B : teneurs en carbone organique total en %.

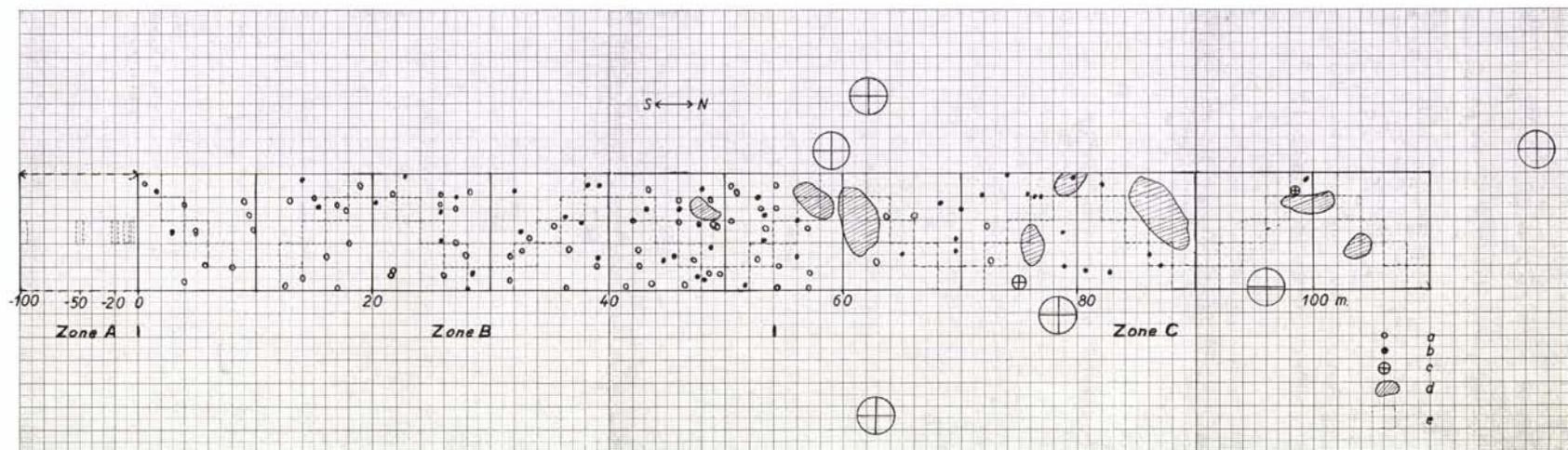


FIG. 3. — Graphique C : teneurs en azote organique total en %,
 Graphique D : valeurs moyennes des pH.

	A 16 espèces	B 31 espèces	C 49 espèces	+++ ++ +	très abondant abondant peu abondant non trouvé
GRAMINÉES					
Bulbostylis sp.	+++	+++	+++	—	non trouvé
Brachiaria kotschyana	—	++	++		
Ctenium concinnum	—	—	+		
Digitaria polybotrya	—	+	++		
Fimbristylis exilis	+	—	—		
Hyparrhenia diplandra	++	+++	+++		
H. familiaris	++	+++	+++		
Hypogynium virgatum	+	—	—		
Isachne buettneri	—	+	++		
Loudetia demeusei	++	+++	+++		
Mariscus umbellatus	—	+++	+++		
Monocymbium cerasiiforme (?)	+	—	—		
Panicum fulgens	—	++	++		
Pennisetum polystachyon	—	—	+		
Schizachyrium thollonii	—	++	++		
Scleria hirtella	++	—	—		
Setaria restioidea	+	—	—		
Setaria splendida	—	—	+		
AUTRES PLANTES :					
Aframomum stipulatum	—	—	++		
Ancylanthus fulgidus	—	+	+		
Anisophyllea dichostyla	—	—	—		
Annona arenaria	+	+++	+		
Asparagus africanus	—	+	—		
Biophyllum petersianum	—	+	+		
Borreria stricta	—	++	++		
Bridelia ferruginea	—	—	++		
Cassia kirkii	—	—	+		
Cassia mimosoides	+	+	++		
Cissus guerkeana	—	—	+		
Compositae sp.	—	—	++		
Cyanotis caespitosa	—	+	+		
Desmodium schweinfurthii	—	+	+++		
Diodia scandens	—	—	+		
Dissotis brazzae	—	—	+		
Dissotis erecta	—	++	—		
Emilia coccinea	—	++	++		
Eriosema glomeratum	++	++	+		
Hibiscus sp.	—	—	++		
Hymenocardia acida	—	—	++		
Indigofera sp.	—	—	++		
Lactuca schweinfurthii	—	—	—		
Landolphia parvifolia	—	—	+		
Maprounea africana	—	+++	++		
Nauclea latifolia	—	++	+		
Osbeckia sp.	++	—	—		
Papilionaceae sp.	—	—	+		
Parinari pumila	++	++	++		
Psorospermum febrifugum	—	+	++		
Polygala sp.	—	+	+		
Schwenkia americana	—	+	+++		
Smilax kraussiana	—	—	++		
Sopubia simplex	++	—	—		
Strychnos cocculoides	—	—	+		
S. pungens	—	—	+		
Tagetes patula	—	—	—		
Tephrosia barbigeria	—	+++	+		

Uraria picta	—	—	+
Vernonia smithiana	—	+	+
Vigna sp.	—	++	+
Vitex madiensis	+	++	+
Waltheria indica	—	—	+

La zone A se caractérise par une richesse aérale très faible. La moitié des espèces signalées dans cette zone ne se retrouvent pas dans les zones B et C. Des végétaux à tendance hydrophytique dominent : *Osbeckia* sp., *Sopubia simplex*, *Fimbristylis exilis*, *Scleria hirtella*, *Monocymbium cerasiiforme*; ils disparaissent quelques mètres avant l'apparition du *Cubitermes* et ne se retrouvent plus à l'endroit du pic d'humidité (supérieure à celle de la zone A) qui coïncide au sommet de densité du *Cubitermes*. La zone B ne présente que trois plantes qui ne se retrouvent pas également en C, et encore sont-elles peu abondantes; leur présence n'est que peu vraisemblablement liée au *Cubitermes*. Il s'agit de *Asparagus africanus* (plurirégionale africaine), *Dissotis erecta* (guinéo-congolaise) et *Lactuca schweinfurthii* (soudano-angolane). La zone C se caractérise par une richesse aérale relativement grande. 21 espèces ne se retrouvent pas en B ni en A. Il s'agit la plupart du temps d'espèces liées à des sols riches en argile et en azote; la présence combinée du *Cubitermes* et du *Macrotermes* pourrait créer un milieu favorable à leur développement. La zone C est également nettement plus arborescente que les zones B et A (¹).

CONCLUSIONS

Il n'est pas possible sur ce seul relevé, de dimensions spatiale et temporelle limitées, de déterminer avec certitude les limites de tolérance ni les préférences du *Cubitermes* dans sa distribution. La répétition de ces bandes planifiées et l'adjonction de nouveaux facteurs corrélatifs, tels l'analyse physique du sol, l'étude plus précise de la répartition de l'eau, permettront peut-être d'approcher davantage d'une réponse partielle.

RÉSUMÉ.

L'auteur étudie une bande de terrain présentant trois zones : la première (A) est dépourvue de *Macrotermes* et de *Cubitermes*; la seconde est peuplée presque exclusivement de *Cubitermes sankurensis* (B); enfin, la troisième (C) est caractérisée par la cohabitation du *Macrotermes natalensis* et du *Cubitermes sankurensis*; les nids de *Cubitermes* y disparaissent assez vite et beaucoup sont morts (63,6 %).

1. Le détail de la phytosociologie a été fait sur des carrés de 10 × 10 m et sur 110 carrés de 1 × 1 m. Le détail n'apprend rien de plus que le tableau par zones présenté ici.

Les teneurs en eau, en carbone et en azote total suivent une évolution parallèle. Leur taux baisse dans la zone A, est stabilisé dans la zone B, remonte brusquement à peu près à l'endroit du peuplement maximum puis redescend à des valeurs très basses dans la zone C. Le taux de matière organique suit théoriquement l'évolution des teneurs en carbone et azote et entraîne vraisemblablement un taux proportionnel en eau par augmentation du pouvoir de rétention. Le pH reproduit plus fidèlement encore les variations de densité des deux espèces. Suite à une variation microlocale, les valeurs de pH ont été regroupées; baissant dans la zone A, le pH s'élève dans la zone B sans atteindre celui des constructions et reste élevé dans la zone C. La proximité plus ou moins grande des constructions par rapport aux endroits d'échantillonnage pédologique semble avoir une grande importance pour le pH.

La végétation de la zone A est pauvre en espèces et les éléments à tendance hydrophytique y dominant. La végétation de la zone B est plus riche (31 espèces); au pic d'humidité ne réapparaît pas la végétation hydrophile de la zone A. La végétation de la zone C est celle de la zone B enrichie en espèces liées à des sols riches en argile et en azote, et en espèces arborescentes.

RÉFÉRENCES

- CROEGAERT (J.), 1958 : Analyse des sols. Inéac, Yangambi. (Miméographié).
DEMOLON (A.), 1960 : Dynamique du sol. Dunod, Paris, 520 p.
JACKSON (M. L.), 1958 : Soil chemical analysis. Prentice Hall, N. Y., 498 p.
NOIROT (Ch.), 1959 : Remarques sur l'écologie des termites. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, LXXXIX, 151-169.
RUSSEL (E. J.), 1958 : Soil conditions and plant growth. Longmans, London, 635 p.
STOOPS (G.), 1964 : Application of some pedological methods to the analysis of termite mounds. In A. Bouillon, *Études sur les termites africains*, n° 30. Masson, Paris, 414 p. (Contient une bibliographie détaillée sur les relations entre les termites et les sols.)
WATSON (J. P.), 1962 : The soil below a termite Mound. *J. Soil Science*, XIII, n° 1, 46-51.

Tableau annexe : Données des graphiques A B C D et rapport C/N.

Cote (m)	H ₂ O %	Ctot %	Ntot %	pH	C/N
— 100	39,6	2,59	0,154	5,25	16,8
— 50	23,9	2,40	0,123	5,01	19,5
— 20	24,7	1,87	0,098	4,90	19,1
— 10	15,8	2,37	0,136	5,19	17,4
— 5	24,6	1,95		5,40	25,0
+ 1	16,8	1,86	0,108	5,45	17,2
3	16,6	1,33		5,49	
5	17,2	1,48		5,39	
7	15,8	1,55		5,41	
9	13,5	1,24	0,070	4,77	17,7
11	12,2	1,28		4,80	
13	15,8	1,24		5,40	
15	12,9	1,24	0,074	5,37	16,7
17	11,9	1,11		5,21	
19	12,3	1,35		4,75	
21	12,3	1,14	0,063	5,55	18,1
23	14,9	1,25		5,29	
25	14,6	1,14		5,11	
27	18,4	1,39		5,49	
29	13,3	0,92	0,084	5,25	11,0
31	20,9	1,50		5,21	
33	17,0	1,52		4,85	
35	17,0	1,73		5,29	
37	21,2	2,15	0,084	5,35	25,6
39	24,7	2,78	0,124	5,42	22,4
41	54,4	3,48	0,184	5,25	18,9
43	50,5	3,78	0,168	5,26	22,5
45	42,2	2,33	0,133	4,95	17,5
47	23,9	2,19	0,102	5,21	21,5
49	21,5	2,01	0,092	5,32	21,8
51	20,0	1,55		4,89	
53	16,0	1,43		5,20	
55	14,8	1,53	0,083	5,22	18,4
57	16,3	1,87		5,39	
59	14,5	1,65		5,58	
61	4,9	1,42		5,21	
63	10,1	1,11	0,066	5,48	16,8
65	9,3	1,07		4,79	
67	7,9	0,92		4,82	
69	7,3	0,92	0,065	4,99	14,1
71	7,3	0,94		5,24	
73	7,2	0,85		5,52	
75	6,4	0,90	0,059	5,55	15,2
77	5,8	0,79		4,76	
79	4,8	0,75		5,25	
81	6,7	0,72		5,45	
83	4,4	0,68		5,43	
85	5,5	0,64	0,040	5,35	16,0
87	4,5	0,89		5,58	
89	4,5	0,90		5,20	
91	4,3	0,71		5,50	
93	4,7	0,75		5,31	
95	4,3	0,79	0,048	5,48	16,5
97	6,4	0,84		5,48	
99	5,8	0,78		5,32	
101	5,5	0,75		5,63	
103	5,6	0,80		4,85	
105	6,2	1,01	0,060	5,38	16,8
107	5,5	0,90		4,92	
109	8,1	0,77		5,51	

Intervention de M. GASPAR*.

M. BOUILLON, je désirerais connaître la topographie de votre milieu et savoir si vous avez étudié des mesures de pH, dans une zone ayant comme centre géographique un nid?

Réponse de M. BOUILLON.

Ces détails figurent dans la publication.

Intervention de M. KNEITZ.

Avez-vous trouvé une différence entre des ouvriers mâles et femelles?

Réponse de M. BOUILLON.

Le métabolisme des ouvriers de sexes différents n'a pas été distingué. Quant au métabolisme des imagos et nymphes de différents sexes, aucune mesure nouvelle ne s'est ajoutée à celles de l'an dernier.

Intervention de M. NOIROT.

Votre méthode de mesure de la consommation d'oxygène vous permet-elle de tenir compte d'un éventuel dégagement de H₂ ou CH₄ par les fermentations bactériennes?

Chez les ouvriers, en effet, le volume intestinal est considérable; les mesures faites chez *Zootermopsis* indiquent que le volume de la panse atteint parfois le 1/3 de volume total; chez l'ouvrier de *Cubitermes*, la proportion est sûrement plus importante.

Réponse de M. BOUILLON.

L'appareillage permettra de faire la mesure et l'analyse de ces gaz mais elles n'ont pas été faites jusqu'ici et la correction des quantités d'oxygène consommées non plus.

Intervention de M. ZUBERI.

Le nombre supérieur des mâles comparé à celui des femelles chez les sexués de *Cubitermes* dans le sex-ratio, ne serait-il pas pour assurer la fécondation de la femelle. Dans la colonie des termites, les mâles n'ayant pas un rôle très important, il me semble que leur nombre plus élevé au début, permettrait d'assurer la fécondation de la femelle (qui joue le rôle le plus important dans la colonie).

Réponse de M. BOUILLON.

Certes, les interprétations du fait peuvent être nombreuses, mais ce qui nous retient est le déterminisme du fait.

* Les interventions de cette page concernent la note ci-dessus de M. MATHOT ainsi que les deux notes précédentes de M. BOUILLON et M. HEBRANT.

**OBSERVATIONS SUR L'APPAREIL MANDIBULAIRE
DES SOLDATS DE TERMITES :
FONCTIONNEMENT DÉFENSIF ET HISTOGENÈSE**

Jean DELIGNE¹

INTRODUCTION

Dans le cadre de la Mission Biologique au Gabon, organisée par le Centre National français de la Recherche Scientifique et dirigée par le Professeur P.-P. GRASSÉ, nous avons entrepris des recherches sur le développement et le comportement des soldats de Termites africains. Nous nous sommes notamment attaché à l'étude de l'appareil mandibulaire qui constitue une des principales originalités des soldats de termites, tant par le grand développement que par les spécialisations très diverses qu'il présente dans cette caste. Si les variations morphologiques des mandibules de soldat ont été largement utilisées à des fins systématiques et phylogénétiques (HARE, 1937), leur fonctionnement reste cependant imparfaitement connu.

Les observations décrites et interprétées ici portent en premier lieu sur le comportement défensif de divers soldats à mandibules bien développées. Plusieurs de ces observations ont fait l'objet partiel d'un article séparé (DELIGNE, 1965). Nous rapportons en second lieu le résultat de recherches sur la transformation de l'appareil mandibulaire chez les soldats nasuti.

I. — COMPORTEMENT DÉFENSIF DES SOLDATS MANDIBULÉS

Des soldats mandibulés, appartenant à plusieurs types morphologiques, ont été suivis sous la loupe binoculaire dans leurs combats contre des ouvriers d'autres colonies ou d'autres espèces. Plusieurs modes de fonctionnement des mandibules peuvent être distingués :

1. **Mandibules mordantes.**

Les mandibules de ce premier type se rencontrent surtout chez les Termites inférieurs². Leur fonctionnement est le plus simple et le mieux connu de tous. Il n'est rappelé ici que comme base de comparaison. Chez le soldat de *Calotermes flavicollis*, par exemple, les

1. Laboratoire de Zoologie et de Biologie animale. Université libre de Bruxelles.

2. Nous avons observé les soldats de *Calotermes*, *Glyptotermes* et *Neotermes*.

mandibules sont robustes, relativement trapues et présentent des denticules marginaux bien développés (*fig. 1*). Lorsqu'il est inquieté, le soldat écarte légèrement ses mandibules puis les referme en écrasant entre elles les tissus de l'insecte étranger. Les mandibules glissent l'une sur l'autre, la gauche au-dessus, mais ne se croisent que faiblement au sommet : les denticules marginaux se coaptent étroitement d'une mandibule à l'autre. Le mouvement est assez lent et très facile à suivre. Ces mandibules sont donc de simples cisailles à bord dentelé et fonctionnent comme celles de la majorité des insectes primitifs, notamment comme celles de tous les ouvriers ou pseudergates de termites. Leur seule particularité est d'être spécialement puissantes.



FIG. 1. — Soldat de *Calotermes flavicollis* : tête et mandibules vues par dessous; les autres pièces buccales ont été supprimées.

2. Mandibules faucheuses.

Dans plusieurs lignées de termites et par exemple chez *Basidentitermes*, les mandibules ont un aspect moins robuste : elles sont plus élancées, moins épaisses et dépourvues de denticules marginaux. A ce second type morphologique correspond un comportement différent. Le mouvement des mandibules est cette fois très rapide et difficile à suivre. Le soldat alarmé écarte ses mandibules à angle droit (*fig. 2*). Au contact de l'ennemi, elles sont brusquement refermées et se croisent largement jusqu'à leur tiers antérieur environ. Elles se rouvrent aussitôt et recommencent ce mouvement de fauchage qui déchire et tranche très efficacement l'adversaire. En présence d'un assaillant de grande taille ou très actif, les soldats de *Basidentitermes* se comportent autrement : ils impriment à leurs mandibules un mouvement particulièrement violent qui les fait se croiser jusqu'à leur

base. Les mandibules s'immobilisent alors de façon convulsive dans la plaie qu'elles ont ouverte et ne lâchent plus prise³.

Comparés aux soldats de *Calotermes*, par exemple, ces soldats du second type présentent donc deux innovations importantes : les mandibules sont mues à grande vitesse; elles peuvent s'ouvrir et se croiser largement en balayant un grand angle. Ces caractéristiques sont rendues possibles par des particularités morphologiques, notamment leur faible épaisseur qui leur permet de se croiser sans buter ni frotter excessivement l'une contre l'autre.

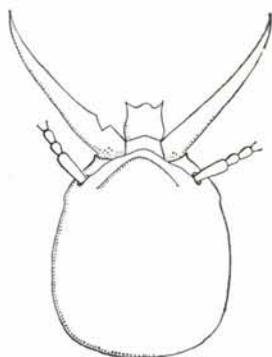


FIG. 2. — *Basidentitermes* sp. : tête d'un soldat en position d'alarme : les mandibules sont écartées à angle droit.

3. Mandibules frappeuses symétriques.

Les soldats de *Termes* (= *Mirotermes*) et genres alliés possèdent des mandibules auxquelles on a prêté depuis longtemps sur la foi de leur forme le rôle de bâtons frappeurs. Nos observations sur le vivant nous permettent de confirmer ce rôle et de préciser le mécanisme du fonctionnement de ces mandibules.

La figure 3 A montre un soldat de *Termes* en état d'alerte : les mandibules longues et étroites sont jointes sur le plan médiosagittal.

Comme elles sont symétriquement courbées l'une vers l'autre, elles ne peuvent se toucher qu'au sommet. A ce niveau elles présentent chacune une surface aplanie du côté interne. Avant de porter un coup les mandibules s'arqueboutent l'une sur l'autre et se plient sous l'effort des muscles mandibulaires adducteurs. D'avant vers l'arrière, les deux mandibules s'accolent ainsi progressivement l'une contre

3. Parmi les soldats capables de croiser largement les mandibules dans un tel comportement, nous avons observé ceux de *Proboscitermes*, *Cubitermes*, *Noditermes* et *Orthotermes*.

l'autre (fig. 3 B). Au moment où les denticules molaires viennent en contact, la mandibule droite glisse brusquement sous la mandibule gauche : elles se croisent largement et se détendent chacune comme un ressort en reprenant leur forme courbée (fig. 3 C). Elles portent ainsi à gauche et à droite des coups très violents qui déchirent l'insecte atteint et percent même les têtes fortement chitinisées d'autres soldats par exemple.

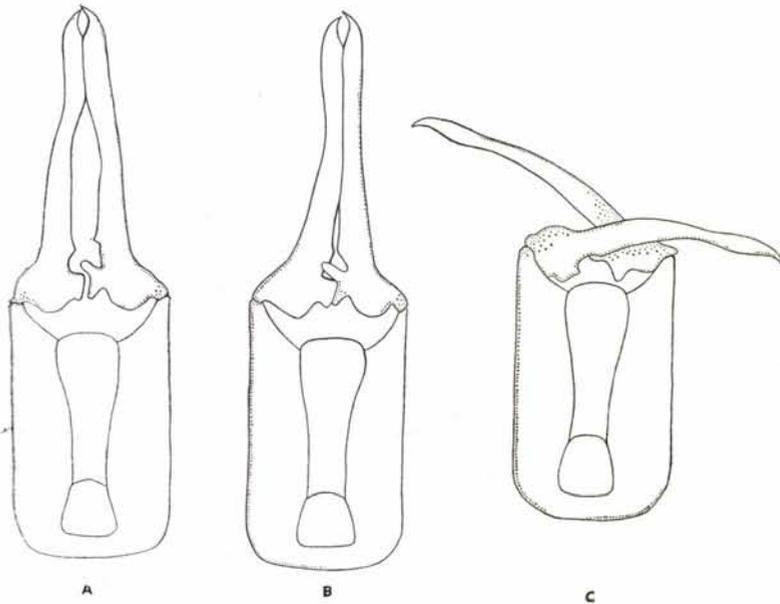


FIG. 3. — *Termes baculi* : trois moments du mouvement défensif des mandibules chez le soldat. La tête et les mandibules sont vues par dessous; les autres pièces buccales ont été supprimées. **A**, position d'alarme. **B**, flexion et accolement des mandibules. **C**, croisement et détente élastique.

Le caractère particulièrement meurtrier de ces soldats découle donc pour une grande part de la forme de leurs mandibules. Ainsi, la facette plane, située à l'extrémité et du côté interne de chaque mandibule, leur permet de s'appuyer l'une contre l'autre en résistant à une force latérale. Toutes les fibres des muscles adducteurs sont ainsi progressivement mobilisées et contractées. De plus leur courbure et leur faible largeur leur permettent de se plier, sans se briser, sous l'action des muscles et d'accumuler par leur déformation élastique une importante énergie potentielle. Enfin, comme dans le cas des mandibules faucheuses, leur épaisseur modérée et leur disposition relative leur permettent de se croiser largement, sans frottement excessif. Au moment de la détente, les mandibules dissipent ainsi une

énergie maximum en un temps très bref. Cette énergie provient d'une part de la contraction totale des muscles et d'autre part de l'énergie cinétique libérée par les mandibules qui reprennent leur forme courbée.

4. Mandibules frappeuses symétriques.

Nos observations sur *Termes* sont à rapprocher de celles conduites par KAISER sur les soldats à mandibules asymétriques d'une espèce néotropicale : *Neocapritermes opacus*. Chez ces soldats le mouvement des mandibules est si rapide que l'œil ne peut le suivre. KAISER apporte cependant plusieurs arguments qui tendent à prouver que ces soldats frappent également leurs adversaires en croisant brusquement leurs mandibules, et non en les décroisant, par exemple, comme le suggère P.-P. GRASSÉ (1949, p. 492). Ces arguments peuvent se résumer comme suit : 1. En état de repos ou d'alerte, les mandibules sont jointes. 2. Elles frappent en produisant un bruit de déclic; plongés dans l'alcool, les soldats produisent le même bruit et sont fixés les mandibules croisées. 3. Les muscles adducteurs des mandibules sont bien plus développés que les muscles abducteurs. 4. Les ébréchures ne s'observent jamais que du côté interne des mandibules. Nous avons fait des constatations analogues chez les soldats à mandibules asymétriques de l'espèce africaine *Pericapritermes magnificus* SILV.⁴. Les genres *Neocapritermes* et *Pericapritermes* appartiennent cependant à des lignées radicalement distinctes de Termitinae, selon la phylogénèse de AHMAD (1950).

Le fait le plus curieux que nous avons relevé est une nette asymétrie dans le comportement, liée à l'asymétrie morphologique des mandibules. S'il est attaqué par le côté droit, le soldat frappe immédiatement l'agresseur avec une extrême violence. S'il est attaqué par la gauche, le soldat commence par tourner sur lui-même jusqu'à ce que l'adversaire se trouve placé à sa droite. Il frappe alors comme dans le premier cas.

Par comparaison avec *Termes*, on peut reconstituer le mouvement de la façon suivante : les mandibules commencent par s'appuyer l'une contre l'autre au sommet (fig. 4 A). Sous l'action des muscles adducteurs, la mandibule gauche se plie seule comme une lame de ressort. La mandibule droite sert uniquement de poussoir et ne se plie pas, ou très peu, en raison de sa section elliptique allongée dans le sens transversal. Lorsque la partie distale de la mandibule gauche, située au-delà du premier coude, s'est dépliée jusqu'à devenir rectiligne, la mandibule droite glisse brusquement sous elle. Seule la mandibule gauche se détend alors et frappe par élasticité, comme chez *Termes*

4. Nous remercions ici M. W. V. HARRIS, du Termite Research Unit (British Museum), qui a bien voulu déterminer cette espèce.

mais avec une puissance encore plus grande. Pour vérifier définitivement cette interprétation, nous réaliserons prochainement un enregistrement cinématographique au ralenti de ce comportement.

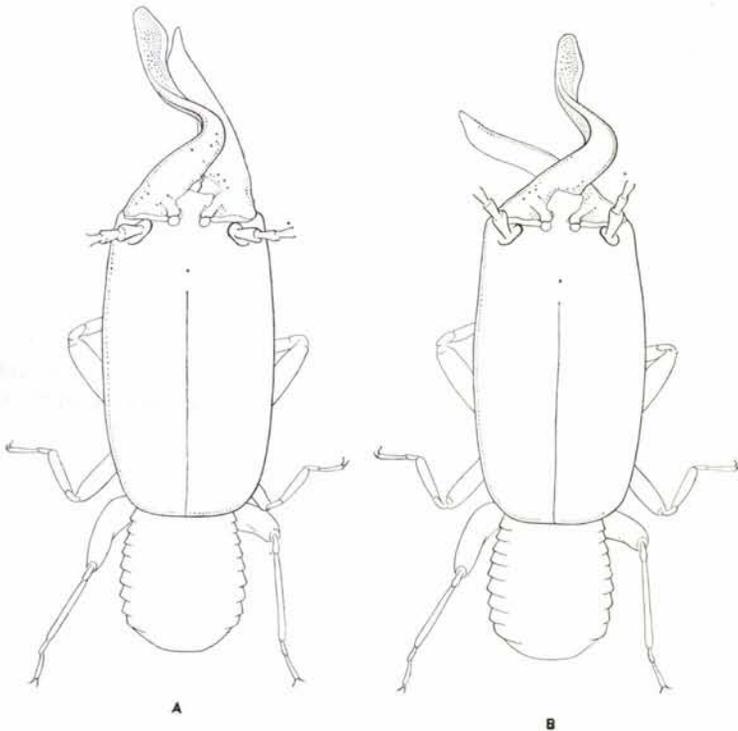


FIG. 4. — *Pericapritermes magnificus* : deux moments du mouvement défensif des mandibules chez le soldat.

A. position de repos et d'alarme. **B.** croisement; détente élastique de la mandibule gauche.

Comprises ainsi, ces mandibules, loin d'être dystéliques, comme on l'a prétendu (TRÄGÅRDH, 1904, p. 37; IMMS, 1934, p. 278) sont peut-être les plus efficaces qui soient parmi celles des Termites. La *torsion de la mandibule gauche* lui permet de présenter à la droite sa large face, normalement supérieure. Dans cette position, elle peut se plier beaucoup plus amplement sans se briser que si elle se présentait par la tranche. L'*asymétrie des mandibules* présente peut-être un avantage énergétique dont le calcul est en cours. Elle présente, en tout cas, un avantage morphologique certain : deux mandibules symétriques conformées comme la mandibule gauche seraient en effet incapables de se croiser sur le plan sagittal.

5. Conclusions.

Les soldats mandibulés observés appartiennent donc à quatre types par leur morphologie et leur fonctionnement mandibulaire. Si on hiérarchise ces quatre niveaux d'évolution selon la séquence la plus vraisemblable : mandibules mordantes, faucheuses, frappeuses symétriques et frappeuses asymétriques, on constate une tendance orthogénétique à utiliser davantage la force de percussion des mandibules. En même temps, la vitesse d'action des mandibules s'accroît; à masse égale, les mandibules acquièrent ainsi une énergie cinétique de plus en plus grande. L'avantage de cette évolution apparaît clairement. Les soldats sont en effet efficaces dans la mesure où ils occasionnent des blessures, c'est-à-dire, en termes physiques, des déformations permanentes. Or la grandeur en jeu pour réaliser de telles déformations est précisément l'énergie cinétique des mobiles percutants, représentés ici par les mandibules.

II. — TRANSFORMATION DE L'APPAREIL MANDIBULAIRE CHEZ LES SOLDATS NASUTI

Une tendance évolutive toute différente de celle des soldats mandibulés est représentée par les soldats des *Nasutitermitinae*. Ces soldats ne présentent plus que des mandibules minuscules, non fonctionnelles. En revanche, la glande frontale devient très volumineuse et se met en rapport avec une longue saillie du front, le « nez » ou tube frontal. Cet ensemble fonctionne comme une poire projetante et constitue un organe de défense très efficace.

Que deviennent chez ces soldats les muscles et les apodèmes mandibulaires ? Les auteurs sont peu explicites et en contradiction à ce sujet. Selon HOLMGREN (1909, p. 22), les muscles *adductores magni mandibulae* entourent la glande frontale et en deviennent les muscles compresseurs. Selon EMERSON (1926), ce même muscle devient « compact et non fonctionnel ». Une étude histologique de petits ouvriers, de soldats-blancs et de soldats de *Nasutitermes lujae*⁵, sériés selon leur âge dans chaque stade, nous a permis de mettre en évidence un remaniement beaucoup plus complexe des muscles mandibulaires.

1. Stade ouvrier.

La figure 5 montre, en coupe transversale, le faible développement de la glande frontale et la disposition des muscles mandibulaires chez un petit ouvrier du 3^e stade. Les muscles abducteurs, latéro-ventraux,

5. Espèce obligeamment déterminée par M. W. A. SANDS, du Termite Research Unit, que nous remercions ici.

sont relativement petits. Les muscles adducteurs se répartissent en deux groupes : le premier groupe s'insère sur un apodème trifide plutôt dorsal; le second groupe s'insère sur un apodème horizontal et plus ventral. Tous ces muscles s'insèrent d'autre part sur diverses zones de la capsule céphalique.

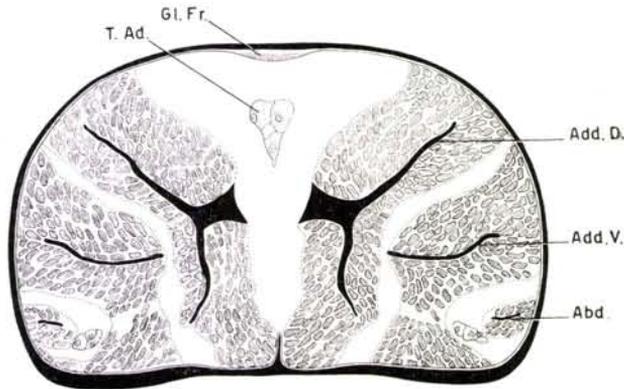


FIG. 5. — *Nasutitermes lujae*: Coupe transversale dans une tête de petit ouvrier. **Abd.**, apodème des muscles abducteurs des mandibules. **Add. D.**, apodème dorsal des muscles adducteurs des mandibules. **Add. V.**, apodème ventral des muscles adducteurs des mandibules. **Gl. Fr.**, glande frontale. **T. Ad.**, tissu adipeux. Les traits pointillés entourent les groupes musculaires qui s'insèrent sur un même apodème.

2. Stade soldat-blanc.

Pour se transformer en soldat, l'ouvrier mue une première fois en soldat-blanc. C'est au cours de ce stade que les muscles mandibulaires subissent leur refonte principale. Les muscles abducteurs subissent une dégénérescence très importante : la striation transversale se désorganique puis s'efface; les noyaux cellulaires se picnosent tandis que le sarcoplasme s'histolyse et se rassemble en masses ovoïdes. L'intervention de phagocytes de l'hémolymphe dans cette histolyse est très discrète, sinon inexistante.

Les muscles adducteurs (*adductores magni mandibulae* de HOLMGREN) subissent deux sorts très différents selon leur position dans la tête. Les faisceaux qui s'insèrent sur l'apodème dorsal se développent intensément. Leurs fibres musculaires *ne grossissent pas mais se fissurent longitudinalement* comme un ruban d'étoffe. Le nombre de ces apocyties se multiplie ainsi par 4 ou 5 au cours du stade. Les faisceaux musculaires de l'apodème ventral entrent au contraire en régression. L'épithélium qui tapisse l'apodème s'histolyse dès le début du stade. Cette histolyse commence à l'avant de l'apodème et se propage jusqu'à l'arrière. Les muscles insérés sur cet épithélium

dégénèrent à leur tour, également d'avant vers l'arrière. Comme la dégénérescence de l'épithélium précède celle des muscles et que toutes deux procèdent dans le même sens, on peut penser que c'est l'histolyse de l'épithélium qui provoque celle du muscle sous-jacent.

A la fin du stade soldat-blanc, les muscles de l'apodème ventral occupent un volume dérisoire par rapport à celui des muscles de l'apodème dorsal (fig. 6). Celui-ci s'est accru et s'est redressé vers le haut et l'avant. Les muscles correspondants entourent étroitement la glande frontale dont le volume a augmenté plusieurs milliers de fois. Le rôle de ces muscles apparaît clairement : en se contractant, ils ramènent l'apodème dorsal vers l'arrière. La glande frontale est alors comprimée entre cet apodème et la paroi du crâne : elle projette ainsi son liquide défensif.

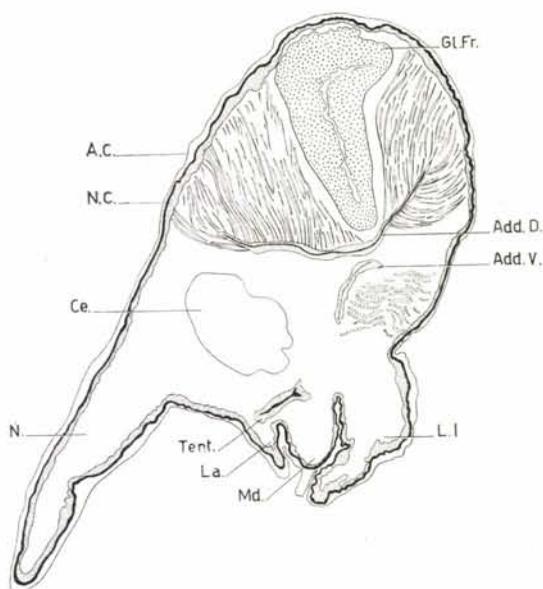


FIG. 6. — *Nasutitermes lujae* : coupe parasagittale schématique dans une tête de soldat-blanc à la fin du stade.

A.C., ancienne cuticule. **Add. D.**, apodème dorsal des muscles adducteurs des mandibules. **Add. V.**, apodème ventral des muscles adducteurs des mandibules; ces tissus s'histolysent. **Ce.**, cerveau. **Gl. Fr.**, glande frontale : le conduit excréteur médiosagittal n'est pas visible ici. **La.**, labre. **L.I.**, levre inférieure. **Md.**, mandibule, très réduite. **N.**, « nez » ou tube frontal. **N.C.**, nouvelle cuticule en formation. **Tent.**, Tentorium.

3. Stade soldat.

Le soldat-blanc mue en soldat. Au début de ce stade, les muscles adducteurs continuent leur évolution : les fibres musculaires insérées sur l'apodème dorsal cessent de se diviser mais grossissent légère-

ment; les muscles de l'apodème ventral régressent jusqu'à disparaître complètement.

4. Données quantitatives.

Le graphique de la figure 7 rend quantitatives et résume nos observations sur l'évolution des muscles mandibulaires. Chaque point du graphique représente le volume occupé par un groupe musculaire dans un stade donné. Les mesures de volume ont été faites sur la base de coupes sériées dont les dessins sur papier bristol ont été découpés puis pesés avec précision.

Chez les petits ouvriers, les muscles de l'apodème dorsal et de l'apodème ventral occupent des volumes presque identiques. Au cours du stade soldat-blanc puis soldat, le volume des muscles de l'apodème dorsal est multiplié par 5 environ. Les muscles de l'apodème ventral restent inchangés durant tout le stade ouvrier puis subissent une forte réduction chez le soldat-blanc; ils achèvent de disparaître chez le soldat. Dans le même temps, les muscles abducteurs se réduisent environ de moitié.

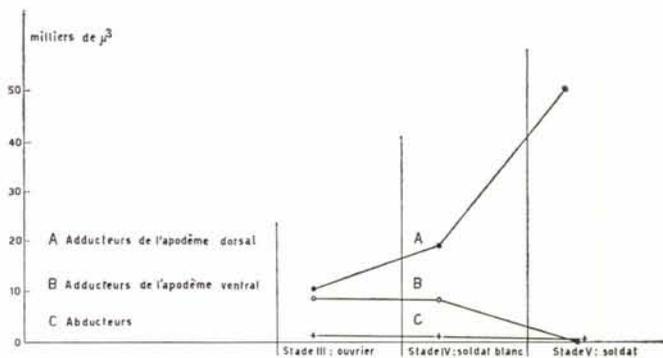


FIG. 7. — *Nasutitermes lujae* : évolution du volume des différents groupes de muscles mandibulaires au cours de la transformation du petit ouvrier en soldat.

5. Discussion et conclusions.

A la lumière de ces observations, les opinions contradictoires d'HOLMGREN et d'EMERSON rapportées plus haut apparaissent chacune partiellement justifiées. Les adducteurs mandibulaires ne deviennent cependant pas en entier les compresseurs de la glande frontale comme le dit HOLMGREN. Ils ne forment certainement pas un ensemble non fonctionnel comme le pense EMERSON. Les muscles mandibulaires de ces insectes paurométaboliques sont, en fait, le siège d'une véritable *métamorphose* en relation avec la régression des mandibules et le

développement de la glande frontale. Une moitié de cet appareil musculaire disparaît tandis que l'autre, plus proche de la glande frontale, se développe intensément et change en même temps de fonction, en assurant la compression de cette glande.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1950. AHMAD (M.): The phylogeny of Termite genera based on imago-worker mandibles (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 95, 37-86).
1965. DELIGNE (J.): Morphologie et fonctionnement des mandibules chez les soldats des Termites (*Biologia Gabonica*, 1, 179-186).
1926. EMERSON (A. E.): The development of a soldier of *Nasutitermes* (*Constrictotermes*) cavifrons (Holmgren) and its phylogenetic significance (*Zoologica*, N.Y., 7, 69-100).
1949. GRASSÉ (P.-P.): Ordre des Isoptères ou Termites (*Traité de Zoologie*, publié sous la direction de P.-P. Grassé, 9, 408-544).
1937. HARE (L.): Termite phylogeny as evidenced by soldier mandibles development (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, 37, 459-486).
1909. HOLMGREN (N.): Termitenstudien I. Anatomische Untersuchungen (*Kungl. Svenska Vetenskapsacad. Handlingar*, 44, 1-211).
1934. IMMS (A. D.): A general textbook of entomology (Methuen & Co. Ltd. London).
1954. KAISER (P.): Über die Funktion der Mandibeln bei den Soldaten von *Neocapritermes opacus* (Hagen) (*Zool. Anz.*, 152, 228-234).
1954. TRÄGHÅRD (I.): Termiten aus dem Sudan (*Results Swed. Zool. Exped. Egypt and White Nile*, 1901, 12, 1-47).

Intervention de M. CHRISTENSEN.

I have studied your beautiful pictures with great interest. I should like to ask you what staining methods have you used ?

Réponse de M. DELIGNE.

J'ai utilisé la coloration trichromique Azocarmin à 60° C - Bleu d'Aniline - Orangé.

Intervention de M. HOWSE.

Je voudrais demander s'il y a des modifications morphologiques de la tête chez les termites supérieurs, ou même des mandibules, pour frotter le plancher ou le plafond des galeries en donnant l'alarme.

Réponse de M. DELIGNE.

Chez certains genres de Termitidae, la gula présente, par dessous, une importante proéminence, mais, à ma connaissance, aucune observation n'a permis de lui attribuer un rôle de heurtoir.

Intervention de M. BOUILLON.

La détente des mandibules frappeuses est-elle bruyante ?

Réponse de M. DELIGNE.

Oui. Dans le cas de *Pericapritermes* en particulier, la détente produit un double bruit de déclic décrit depuis longtemps déjà. Le premier bruit correspond au violent croisement des mandibules. Le second, plus faible, au retour des mandibules en position d'alerte.

Intervention de M. MATHIS.

Ne pensez-vous pas qu'un Machiavelli vous aurait permis de mettre en évidence des « ricketsies » ?

Réponse de M. DELIGNE.

Je n'ai pas utilisé cette coloration.

Intervention de M. LINDAUER.

Es wäre vom Interesse, im Zuge der Umwandlung der morphologischen Umwandlung der Mandibel und ihrer Muskel, sowie des Funktionswandels die Innervierung zu untersuchen. Insbesondere im Hinblick auf die Asymmetrie der Mandibel wäre es wichtig zu erfahren, ob mit solchem asymmetrischen Bauplan, der die normal links-rechts Bilateralität durchbricht, einen symmetrischen Umbau im Z. N. S. (insbesondere hinsichtlich der Kommunikation) stattgefunden hat.

Réponse de M. DELIGNE.

Je n'ai pas encore étudié le système nerveux de ces soldats. Je vous remercie pour cette suggestion.

Intervention de M. LE MASNE.

Vous avez décrit pour les *Pericapritermes* un très intéressant comportement préparatoire, prise d'une position déterminée par rapport à l'adversaire. Existe-t-il un comportement analogue dans le cas n° 3 (mandibule grêle à détente élastique) ? Le soldat se place-t-il de façon déterminée par rapport à son « adversaire » ? Entre la perception de l'adversaire par le soldat et le « coup » de mandibules, y a-t-il déplacement du soldat ?

Réponse de M. DELIGNE.

Le comportement préparatoire de *Termes* est beaucoup plus discret, et par conséquent, plus difficile à discerner. Toutefois, attaqué au niveau de l'abdomen, il fait clairement volte-face vers l'adversaire. D'autre part, les coups sont rarement portés dans le vide. Enfin, il arrive qu'un soldat introduise ses mandibules jointes dans une plaie qu'elles ont ouverte et l'aggrandisse par un nouveau coup.

NEST BUILDING BEHAVIOUR OF THE TERMITE *ZOOTERMOPSIS NEVADENSIS* (HAGEN)

by P. E. HOWSE (*),
Abteilung für Zoophysiologie,
Zoologisches Institut der Universität, Bern (1).

Zootermopsis nevadensis is a relatively primitive termite from the American Pacific coast, and builds no highly organized nest in nature. The nest building behaviour of this insect was studied in the laboratory to find what sensory factors were involved, what was the nature of co-operation between individuals, and what was the nature of the sequence of reactions involved. In this way it was hoped to find some general principles that might help to explain the apparently complex building behaviour of the higher termites.

GENERAL FEATURES OF NEST BUILDING

Termite colonies were kept in 2 litre jars. They built crusts and ledges of wood and faecal particles over the wood in which they were living, which ultimately resulted in a complete roof being built across inside the jar. When termites were kept in 10×3 cm. specimen tubes each with a central cardboard partition they were found to build at the top of the partition, and in the course of time the tubes were each sealed by ledges built across to the glass walls of the tube. This building activity, however, took place only in conditions of high humidity.

In experiments with partitions of differing shapes in glass tubes it was found that building took place :

- a) on upwardly directed edges;
- b) where there were gaps in a partition;
- c) sometimes 1-2 cm. above the bottom of the partition;
- d) where particles were already present so that ledges were built out horizontally.

(*) The work described here will be published elsewhere in greater detail. It was carried out in the department of Prof. M. Lüscher, to whom I am indebted for his help and hospitality, during the tenure of a DSIR/NATO Research Fellowship.

(1) Present address : Dpt. of Zoology, University College, Cardiff, G.B.

In other experiments with controls it was shown that building took place more often :

- a) where there was most air movement ($P < .001$);
- b) where light entered ($P \ll .001$), and
- c) where particles had recently been deposited ($P < .001$).

There is good evidence that this tendency is correlated with the accumulation of odour trails.

THE ROLE OF AIR MOVEMENTS

EMERSON (1956) considering the building behaviour of *Z. angusticollis*, and in particular the tendency to seal off air spaces and plug up holes, suggests that the stimuli involved may be gradients of oxygen, carbon-dioxide, or humidity. But in conditions of low humidity (35 % and 56 % R.H.) the building behaviour of *Z. nevadensis* was found by the writer to be inhibited after about the first 24 hours, although above 90 % R.H. building continued at an undiminished rate*.

When termites were placed in an open glass tube with a long partition reaching right out of the tube, they immediately began to climb the partition but at some level showed an avoidance reaction and turned back. These avoidance reactions must be assumed to be responses to air movements, since in the few seconds taken to set up this experiment there was no possibility for gradients of humidity, CO_2 etc. to be set up. The avoidance reactions occur with increasing frequency towards the upper end of the tube (fig. 1). The termites soon began to build on the partition, and there is a highly significant degree of correlation between the distribution of building particles and the frequency with which avoidance reactions occur at different levels ($P < .001$).

Air movements inside the tube were measured by recording the movement of a very fine hair under a binocular microscope. They were found to increase in a logarithmic fashion from the bottom of the tube towards the open end. Up to the level of the top of the tube there was a very significant correlation between the amplitude of air movements and the number of avoidance reactions at different levels ($P < .001$ for *Z. nevadensis* and $P < .0001$ for *Z. angusticollis*). There is therefore very good evidence that air movements are very important stimuli in building behaviour. Responses to puffs of air directed on to the antennae have been detected in electrophysiological preparations.

(*) This is not necessarily in contradiction to the findings of GRASSÉ & NOÏROT (1958, pp. 9-10) on *Calotermes flavicollis*, since a drop in relative humidity may initially stimulate building activity, but a current of air would constitute a very strong disturbing stimulus and prevent it.

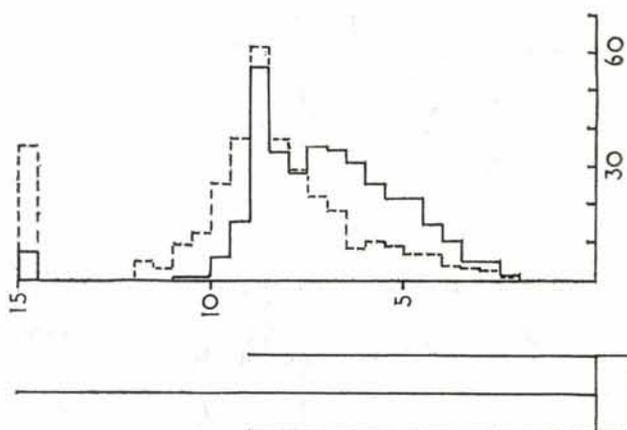


FIG. 1. — Avoidance reactions of termites climbing a partition 15 cm. high placed in a glass tube. Abscissa: number of avoidance reactions. Ordinate: height in cm. above the bottom of the tube. The continuous line refers to *Z. nevadensis*, the broken line to *Z. angusticollis*.

THE SEQUENCE OF REACTIONS

Nest building behaviour in *Z. nevadensis* involves a series of actions (*fig. 2 top*):

1. During a phase of exploratory behaviour a termite stops at some point and makes repeated probing movements with its antennae (a), and then turns and goes downwards (e). The termite grasps a particle between its mandibles and returns, in the vast majority of cases, to its point of departure following an odour trail (b). It now reverses through 180° bringing the tip of its abdomen into the place previously occupied by the head with an oscillatory movement of the abdomen in the long axis expels a droplet of 'cement' from the anus (c). The cement appears to be a liquid suspension of minute wood particles. The termite then turns again through 180° to its original position and makes palpating movements with its antennae which become quicker the nearer they become to the droplet of cement. When the antennae touch the cement the particle is pressed into it with a side to side rocking movement of the head (d). At intervals, the particle is released by the mandibles and held loosely between the palps. If it does not move, the termite releases it, turns, and goes downwards (e) guided by odour trail and gravitational stimuli.

This is not the only possible sequence of activities: there are 4 main sequences (*fig. 2*) and an analysis of the sensory stimuli involved at each stage in the behaviour has made it possible to recognize that the components (a-b-c-d & e) are unitary ones.

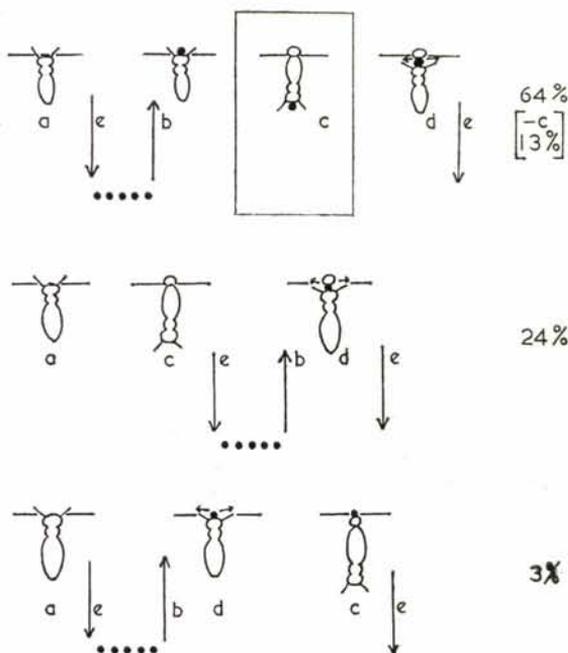


FIG. 2. — A diagram illustrating the sequences of actions observed in the building behaviour of *Z. nevadensis*. The percentage occurrence of the different patterns are given. Further explanation in the text.

If a particle is dropped during (b), (c) or (d) the behaviour will not continue until another particle has been fetched or one nearby has been grasped. If cement is not expelled from the anus during (c) the termite will continue turning back and turning again until this occurs. In (d), if the particle moves against the palps when released by the mandibles the rocking movements will be continued. This evidence suggests that each component of the behaviour has sensory feed-back mechanisms — the termite must receive specific sensory information indicating that one component is complete before another can continue. Once it has been completed, the same component never occurs again in the same sequence.

It can be seen from figure 2 that there is a basic common sequence pattern a-e-b-d-e, with (c), the component involving deposition of cement, linked in the series in differing positions. This suggests that two originally separate behaviour patterns have become joined during the course of evolution. Namely, (a) the removal of particles resulting from the excavation of galleries and (b) the tendency to defaecate at the ends of galleries and thereby plug up holes. *Z. angusticollis* larvae have been observed to expell semi-liquid faecal particles during building behaviour.

THE MECHANISM OF THE BEHAVIOUR

It appears, from the investigations briefly described here, that once the sequence of actions has started it will continue of its own accord even if the stimulus situation is suddenly changed. This suggests that there may be nervous centres for each component of the behaviour linked by what may be thought of as excitatory pathways. For instance, if an insect is knocked on to the floor while it is depositing cement the normal sequence of actions will continue. If the cement is removed with a brush from the tip of the abdomen the behaviour will also continue, although the rocking movements are unusually weak.

On the other hand, particles are sometimes fixed into droplets of moisture or the cement of another termite, and this may even occur during (c) when an insect is making a 180° turn. Evidence such as this suggests that specific sign stimuli may control the sequence of activities, to some extent at least.

It may be suggested that specific stimuli can set off each component in the sequence, but that the motor or premotor centres are linked by excitatory pathways so that the activation of one lowers the threshold for the activation of another. There would thus be a chain of activation a-e-b-d-e with (c), physiologically nearer to (b), included at some point. The *in vacuo* sequence would then be a-e-b-c-d-e, with the activity of each motor or premotor centre being partly controlled by feedback mechanisms.

REFERENCES

- EMERSON (A. E.), 1956 : Regenerative behaviour and social homeostasis of termites. *Ecology*, 37, 248-258.
- GRASSÉ (P. P.) and NOÏROT (Ch.), 1958 : Le comportement des termites à l'égard de l'air libre. L'atmosphère des termitières et son renouvellement. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 20, 1-27.
- HOWSE (P.E.), 1965 : Air movement and termite behaviour. *Nature, Lond.* (*In press.*).

Intervention de M. NOÏROT.

Au sujet du dépôt de « trail pheromone », avez-vous effectivement constaté le dépôt d'une telle trace au moment où le Termite se retourne?

En effet, *Cubitermes fungifaber* présente une séquence de comportement analogue (mais pas dans le même ordre), mais le retournement de 180° de l'ouvrier paraît indépendant de stimuli olfactifs. En effet, si un ouvrier est bousculé par un congénère, il s'en va sans achever la séquence : il faut que la rotation se fasse sur place.

Réponse de M. HOWSE.

Il est certain qu'au début du comportement de construction chez *Zootermopsis* il y a déposition d'une trace odorante. J'ai pu constater ceci dans deux expériences différentes. Mais il semble qu'après quelque temps, il y a beaucoup de traces odorantes sur toutes les surfaces. En ce cas, il est probable qu'il n'y a pas d'autres traces déposées. Il faut dire en tous cas, qu'au moment du retour, les traces odorantes ainsi que le geotropisme dirigent le termite.

Intervention de M. LINDAUER.

Liegt eine Analyse darüber vor, welche physiologischen Faktoren (qualitativer und quantitativer Art) die Reihenfolge der einzelnen Bauhandlungen bestimmen?

Réponse de M. HOWSE.

Ja, ich habe eine Analyse vorbereitet. Es gibt leider keine Zeit diese Frage ausführlich zu erklären. Ich darf sagen, dass die Reihenfolge durch ein Reizwechsel versuchsweise modifiziert werden kann.

STRUCTURES ET ULTRASTRUCTURES
DANS L'INTESTIN POSTÉRIEUR DES TERMITIDAE
RAPPORTS POSSIBLES AVEC LA SYMBIOSE BACTÉRIENNE

Ch. NOIROT et C. NOIROT-TIMOTHEE,
Faculté des Sciences, Laboratoire de Zoologie, Dijon.

Les Termitidae ont perdu les Flagellés symbiotiques caractéristiques des familles primitives, mais leur intestin postérieur renferme une riche flore bactérienne qui paraît jouer un rôle équivalent dans la digestion du bois. L'épithélium proctodéal présente des zones différenciées qui pourraient intervenir dans l'observation des produits des fermentations bactériennes : cellules hautes, montrant, sous l'intima, une triation qui prend souvent l'apparence d'une bordure en brosse. Cette disposition est particulièrement nette dans la panse de *Cephalotermes rectangularis* au niveau de trois bandes longitudinales. Le microscope électronique révèle une intima continue mais de structure particulière; il confirme l'existence d'une bordure en brosse très développée, formée de lamelles sinueuses, se résolvant souvent à leur extrémité en prolongements digitiformes. Les cellules, unies latéralement par des desmosomes cloisonnés, renferment un reticulum endoplasmique très développé; les mitochondries, très abondantes, sont localisées à la périphérie de la cellule, surtout dans la partie basale, où la membrane plasmique émet entre elles de nombreuses invaginations. L'irrigation trachéenne est très particulière : les cellules trachéolaires, en forme de coin, s'insinuent entre les bases des cellules épithéliales, alternant assez régulièrement avec elles.

Interventions de M. PASTEELS.

1° Quand apparaissent les bactéries symbiotiques chez les Termitidae?

2° Y a-t-il transmission de bactéries d'un individu à l'autre? Si oui, cette transmission pourrait-elle se faire à partir d'aliments régurgités?

Réponses de M. NOIROT.

1° Nous n'avons pas étudié systématiquement cette question, mais en gros, on peut dire que les bactéries de la panse, apparaissent quand

il y a une alimentation solide, et paraissent absents dans les stades nourris de salive.

2° On ne sait rien sur la contamination.

Interventions de M. BOUILLON.

1° Suite à l'intervention de M. PASTEELS, et la réponse de M. NOIROT, je signale que des nymphes 4 et 5 d'un nid de *Cubitermes sankurensis* maintenues environ 2 mois en laboratoire, avaient de la terre dans l'intestin.

2° Je demande sur quelles bases on distingue la flore bactérienne pariétale de la flore centrale.

Réponses de M. NOIROT.

1° Ces nymphes avaient-elles subi une mue?

2° Nous appelons « flore pariétale » (GRASSÉ et NOIROT, *Experientia* 1958), les bactéries fixées à l'intima intestinale; l'étude bactériologique reste entièrement à faire.

Intervention de M. DELIGNE.

La structure désorganisée de l'endocuticule dans les régions à hautes cellules de l'intestin postérieur correspond-elle, selon vous, à une plus grande perméabilité de la cuticule dans cette zone, et dans ce cas, savez-vous s'il existe des ressemblances entre cette cuticule et celle de la glande sternale, à travers laquelle des substances sont également exsudées?

Réponse de M. NOIROT.

Une modification de perméabilité est certes possible, mais il faudrait surtout examiner l'épicuticule; dans la glande sternale, bien que la cuticule ait une structure différente de celle du tégument banal, on retrouve l'organisation typique en lamelles.

Intervention de M. MATHIS.

A-t-on étudié les « antibiotiques » existants possibles?

Réponse de M. NOIROT.

A ma connaissance, on n'a pas étudié les antibiotiques pouvant exister dans le tube digestif.

Quelques tentatives ont été faites, pour éliminer les bactéries en faisant ingérer des antibiotiques par les Termites, mais la complexité extraordinaire de la flore permet de comprendre pourquoi on n'a pu obtenir une élimination complète.

Intervention de M. ZUBERI.

Quelle coloration avez-vous employée pour les préparations histologiques?

Réponse de M. NOIROT.

Les microphotographies projetées étaient simplement colorées par la méthode de Prenant.

**POLYÉTHISME CHEZ LES OUVRIERS DE *NASUTITERMES LUJAE*
LORS DE L'ÉTABLISSEMENT D'UNE PISTE DE RÉCOLTE
(ISOPTÈRES, TERMITIDAE)**

Jacques M. PASTEELS,

Mission biologique au Gabon et Laboratoire de Zoologie et de Biologie animale
Université libre de Bruxelles, 50, avenue F.-Roosevelt, Bruxelles, 5.

Cette communication a fait l'objet d'un article détaillé (PASTEELS 1965). Nous n'en donnerons ici qu'un résumé en y ajoutant quelques observations complémentaires.

Les ouvriers de *Nasutitermes* muent sans changer sensiblement de taille. Utilisant les critères définis par NOÏROT (1955), nous avons retrouvé chez *Nasutitermes lujae* les mêmes catégories d'ouvriers que celles décrites par cet auteur chez *Nasutitermes arborum*. Les petits ouvriers (♂) appartiennent à deux stades, les grands (♀) à trois. Les ouvriers des stades I, ♂ et ♀, sont sensiblement moins pigmentés que ceux des stades II et III.

Nasutitermes lujae est arboricole. Il construit à 2 ou 3 m du sol, autour de rameaux, des nids subsphériques en carton de bois, de la taille d'un ballon de football. Du nid par une galerie couverte se rendant aux lieux de récolte, constitués de morceaux de bois mort situés à proximité du nid.

En déplaçant le nid, on interrompt toute communication entre la termitière et les lieux de récolte. Dans cette circonstance, les Termites à la recherche de nourriture tracent une piste nouvelle à partir du nid. La structure de cette piste évolue. On ne la reconnaît d'abord que par la présence des Termites qui la parcourent à l'air libre dans les deux sens. Elle est ensuite balisée à l'aide d'excréments (GRASSÉ et NOÏROT 1951). Enfin elle est couverte d'un tunnel en carton de bois et prend sa forme définitive que l'on désigne tantôt par « galerie-tunnel », tantôt par « galerie couverte ». Précisons que chez ce Terme la piste existe avant la découverte de la nourriture, contrairement aux pistes de nombreuses Fourmis et de *Zootermopsis* (WILSON 1963, LÜSCHER 1960). Elle se prolonge jusqu'à ce que des morceaux de bois mort assimilables par les Termites soient atteints. Ceci n'est sans doute possible que grâce à l'abondance de nourriture présente dans les forêts tropicales. La piste de *Nasutitermes lujae* s'apparente par conséquent davantage aux pistes d'exploration des *Dorylinae*.

I. — DIFFÉRENCE DANS LE COMPORTEMENT DES OUVRIERS
DES STADES I, II ET III
LORS DU TRAÇAGE D'UNE PISTE DE RÉCOLTE

Dans le bois attaqué par les *Nasutitermes lujae*, ainsi que le long des galeries-tunnels, on rencontre à côté des soldats, des ouvriers ♂ et ♀ de tous les stades. Par contre le long d'une piste à l'air libre non balisée et n'atteignant pas encore le lieu de récolte, seuls des ouvriers fortement pigmentés sont présents outre les soldats. L'étude détaillée de la population d'un telle piste, comparée à celle du nid dont elle part, a montré :

1° que le pourcentage de petits ouvriers par rapport à l'ensemble de la population ouvrière est beaucoup plus faible le long de la piste (0,7 %) que dans le nid (27,3 %).

2° qu'aucun ouvrier du stade I ne parcourt la piste. On n'y rencontre que de grands ouvriers ♀ des stades II et III et des petits ouvriers ♂ du stade II. Ceci explique le faible pourcentage de petits ouvriers présents le long de la piste, d'autant plus que les petits ouvriers du stade II sont rares dans la termitière étudiée. Il n'y a par conséquent pas de différences entre le comportement des grands ouvriers (♀) et des petits (♂) lors de l'établissement d'une piste nouvelle, mais entre le comportement des ouvriers jeunes (stade I) et âgés (stade II et III).

3° que proportionnellement aux grands ouvriers du stade II, ceux du stade III sont plus abondants le long de la piste que dans le nid.

Il existe donc chez les Termites une modification du comportement en fonction de l'âge des ouvriers. Ce polyéthisme est assez comparable à celui observé chez les Abeilles et les Fourmis : les ouvriers les plus âgés s'aventurant davantage hors du nid dans des conditions de sécurité les moins bonnes.

Une seconde expérience a montré que les ouvriers du stade I peuvent parcourir une piste à l'air libre, lorsqu'elle aboutit au lieu de récolte et que par conséquent son tracé est terminé. Dans cette expérience, la piste de récolte n'a été balisée et recouverte par les Termites qu'après avoir atteint la nourriture.

D'autre part, si on éloigne le bois attaqué par les Termites sans détruire la galerie couverte qui part du nid, les ouvriers des stades II et III établissent une piste qui prolonge la galerie. Les ouvriers du stade I parcourent cette piste à l'air libre avant qu'un nouveau lieu de récolte ne soit atteint et finissent même par prendre part à l'établissement de la piste. Dans cette dernière expérience cependant les Termites étaient à jeun depuis 3 jours et 2 nuits. Il est actuellement impossible de dire si c'est la faim qui a modifié le comportement des ouvriers du stade I ou la présence d'une galerie couverte issue du nid.

De nouvelles expériences sont nécessaires pour préciser le comportement de chaque catégorie d'ouvriers au cours de l'évolution d'une piste de récolte et pour préciser la nature des stimulations nécessaires à chaque phase de sa construction.

II. — DIFFÉRENCES DANS L'ACTIVITÉ DES GLANDES STERNALES ET SALIVAIRES DES OUVRIERS DES STADES I, II, III

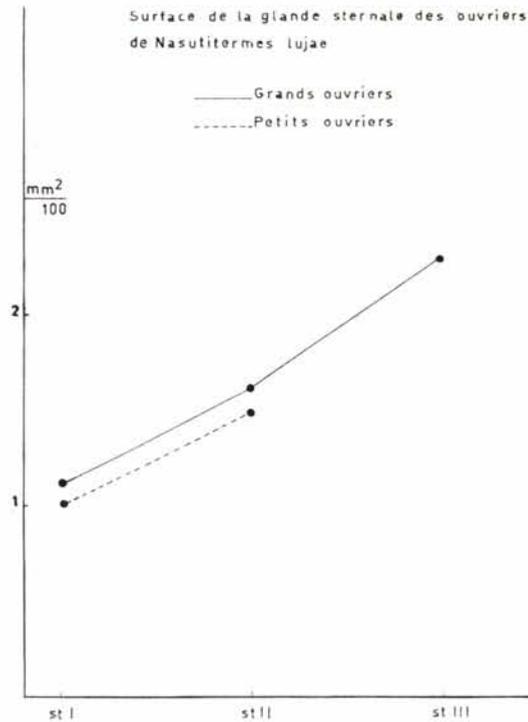
La glande sternale des Termites secrète une substance odorante servant à marquer les pistes (LÜSCHER et MÜLLER 1960, STUART 1961). Il était par conséquent important de savoir s'il existe des différences dans l'activité de ces glandes chez les ouvriers de *Nasutitermes lujae* des stades I, II et III, dont le comportement est variable au cours de l'établissement de la piste.

La surface de l'épithélium sécréteur de la glande sternale des petits ouvriers des stades I et II est légèrement plus petite que celle des grands ouvriers des stades correspondants, mais reste du même ordre de grandeur. Par contre la surface de ces glandes augmente régulièrement au cours des mues des ouvriers (tableau I, fig. 1). Les grands ouvriers du stade III possèdent une glande sternale dont la surface atteint le double de celle des grands ouvriers du stade I. L'examen histologique a montré que cette croissance importante est due plus à une augmentation du nombre de cellules glandulaires, qu'à une augmentation de la taille des cellules. Rappelons qu'au cours des mues, les dimensions du corps des ouvriers ne varient guère, il y a donc croissance élective de la glande sternale.

TABLEAU I
Surface de la glande sternale
des ouvriers de *Nasutitermes lujae*. (en $\frac{1}{100}$ mm²).

	Petits ouvriers	Grands ouvriers
Stade I	0,99	1,10
Stade II	1,48	1,60
Stade III		2,25

Il existe par conséquent une bonne corrélation entre le comportement des ouvriers et leur équipement glandulaire : les ouvriers les



plus âgés sont les mieux outillés pour marquer la piste dont ils assurent le tracé.

Ces résultats offrent une certaine analogie avec ceux obtenus par MOSER et BLUM (1963) chez la Fourmi *Atta texana* qui marque ses pistes de la sécrétion de sa glande à poison. D'après ces auteurs le réservoir de la glande à poison est plus grand et contient plus de sécrétion chez les ouvrières âgées que chez les jeunes. Les extraits obtenus à partir de glandes d'ouvrières âgées sont d'ailleurs plus efficaces que ceux obtenus à partir d'un nombre égal de glandes de jeunes ouvrières.

D'autre part nous avons observé une importante différence dans l'activité des cellules glandulaires spumeuses (PASTEELS 1965) des glandes salivaires des ouvriers du stade III, par rapport à celles des autres ouvriers. Chez la grande majorité des ouvriers du stade III, ces cellules apparaissent partiellement ou, le plus souvent, totalement inactives. Il y aurait au cours du stade III diminution, puis cessation de l'activité de ces cellules. Nous ne savons pas encore si les cellules spu-

meuses interviennent dans la nutrition des larves et de la reine, ni s'il existe une différence dans le comportement nourricier des ouvriers jeunes et âgés. Quoi qu'il en soit l'activité des glandes salivaires des ouvriers suggère que les fonctions remplies par les ouvriers jeunes et âgés dans la termitière pourraient être plus distincte encore.

RÉSUMÉ

Lorsqu'on supprime les galeries issues d'un nid de *Nasutitermes lujae*, les Termites préparent la construction d'une nouvelle galerie-tunnel en traçant une piste. Ce travail est accompli uniquement par les ouvriers âgés accompagnés de soldats, mais sans aucune participation des jeunes ouvriers. Ces ouvriers âgés paraissent les mieux équipés pour accomplir ce travail : leur glande sternale, sécrétant la substance odorante qui marque les pistes, est plus grande que celle des jeunes ouvriers.

D'autre part les cellules spumeuses des glandes salivaires des jeunes ouvriers sont beaucoup plus riches en sécrétion que celles des ouvriers les plus âgés.

SUMMARY

When a nest of *Nasutitermes lujae* is isolated from his galleries, the Termite prepare the establishment of a new tunnel by laying a trail. This task is performed by old workers with aid of soldiers but without any participation of younger workers. The sternal gland, source of odor trail substance, is larger in older workers than in younger ones.

Furthermore, the spumous cells of salivary glands are full of secretion products in the young workers whereas they are empty and seemingly inactive in the oldest ones.

BIBLIOGRAPHIE

- GRASSÉ (P.P.) et NOÏROT (Ch.), 1951 : Orientation et routes chez les Termites. Le « balisage des pistes ». *L'Année psychol.*, 50, pp. 273-280.
- LÜSCHER (M.), 1960 : Sozialwirkstoffe bei Termiten. *Verh. 11 Int. Kong. Entomol.*, Wien 1960 Sekt. V, pp. 579-582.
- LÜSCHER (M.) et MÜLLER (B.) : Ein Spurbildendes selmet bei Termiten. *Naturwiss.*, 47, p. 503.
- MOSEER (J. C.) et BLUM (M. S.), 1963 : Trail marking substance of the Texas leaf-cutting Ant : source and potency. *Science*, 140 (37572), p. 1228.
- NOÏROT (Ch.), 1955 : Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris, 11^e s., 17, pp. 399-595.
- PASTEELS (J. M.), 1965 : Polyéthisme chez les ouvriers de *Nasutitermes lujae* (Termitidae Isoptères). *Biologia Gabonica*, 1, pp. 191-205.

- STUART (A. M.), 1961 : Mechanism of trail laying in two species of Termites. *Nature*, 189, p. 419.
- STUART (A. M.), 1963 : Origin of the trail in the Termites *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) and *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) Isoptera. *Physiol Zoöl.*, 36, pp. 69-84.
- WILSON (E. O.), 1963 : Pheromones. *Scientific American*, 208 (5), pp. 100-114.

Intervention de M. STUART.

Have you tried noting the numbers of soldiers, large workers small workers drawn out by an artificial trail and comparing this with the numbers under natural conditions?

Réponse de M. PASTEELS.

Faute de matériel, nous n'avons pas encore pu faire cette expérience.

Intervention de M. ZUBERI.

Vous avez constaté sur des préparations histologiques, que la taille des glandes sternales d'ouvriers, augmente du stade I au stade III. Comment pouvez-vous dire que l'activité de cette glande augmente aussi. Quelle technique de coloration avez-vous employée pour votre préparation histologique.

Réponse de M. PASTEELS.

Pour une activité égale des cellules, la glande qui possède le plus de cellules nous paraît sécréter le plus de substance.

Nous avons utilisé l'hématoxyline ferrique, la phloxine et le vert lumière.

Intervention de M. BOUILLON.

Je voudrais m'assurer que les coupes dans les glandes salivaires ont été pratiquées au même niveau d'un stade à l'autre.

Réponse de M. PASTEELS.

La totalité de la glande a été examinée pour chaque stade et nous n'avons jamais observé de différences dans l'activité des glandes d'une zone à l'autre.

Intervention de M. LE MASNE.

Ma question vise à renseigner les Myrmécologues qui étudient des problèmes analogues, sur des *Messor* par exemple. Par quelle méthode de prélèvement éliminez-vous, dans le cas de vos *Nasutitermes* les difficultés d'« échantillonnage » et celles qui pourraient venir du fait même qu'un nombre important d'individus sont sortis du nid?

Chez des *Messor*, il y a des difficultés, du fait du nombre considérable d'individus sortis, et du fait de la complexité du nid qui empêche des prélèvements complets ou valables : lors du creusement (en sol toujours caillouteux) les animaux s'enfouissent d'une manière qui peut être différentielle.

Réponse de M. PASTEELS.

Le long d'une piste en formation, la quantité d'ouvriers est infime par rapport à ceux du nid. Toute la population de la piste a été prélevée. Le prélèvement de l'échantillon du nid fut rapide. Cependant, les individus à activité motrice importante ont pu être favorisés dans cet échantillon. C'est pour cette raison que nous n'avons pas comparé le nombre de soldats dans les 2 populations. Nous avons toujours observé que c'étaient les ouvriers les plus pigmentés qui étaient les plus actifs, mais s'ils ont été favorisés dans l'échantillon du nid, les différences observées entre les deux populations seraient d'autant plus grandes.

Intervention de M. HOWSE.

Croyez-vous qu'il y a une motivation du comportement, ou une modification du seuil pour certains stimuli entre les ouvriers des différents stades?

Réponse de M. PASTEELS.

Les deux hypothèses doivent être examinées. A l'heure actuelle rien ne permet de rejeter l'une ou l'autre.

Intervention de M. NOIROT.

Vous apportez, je crois, la première démonstration et la première analyse d'une division du travail chez les Termites, mais des observations éparses me font soupçonner que de tels phénomènes pourraient être très répandus chez les Termitidae.

Intervention de M. HOWSE.

En réponse à l'intervention de M. NOIROT, j'ai fait une petite étude sur *Zootermopsis nevadensis*. Ce sont les larves les plus âgées qui font la plupart du travail.

Intervention de M. DEMOLIN.

Existerait-il une variation de la sensibilité à la lumière (seuils différentiels) en fonction de l'âge ou la pigmentation des individus?

Réponse de M. PASTEELS.

C'est possible, le problème devrait être étudié.

**THE DISTRIBUTION OF *NASUTE TERMITES*
(ISOPTERA, TERMITIDAE, NASUTITERMITINAE)
IN THE ETHIOPIAN ZOOGEOGRAPHICAL REGION**

W. A. SANDS

Termite Research Unit, c/o British Museum (Natural History), London S.W.7

INTRODUCTION

The Ethiopian Zoogeographical Region consists of the African continent south of the Sahara Desert, and those adjacent parts of the Arabian peninsula where the climate permits the survival of African species. Extensive collections of termites are now available from Africa and a detailed revision of the subfamily Nasutitermitinae as it occurs in this region has recently been made. The subfamily Nasutitermitinae is characterized in the « Old World » by the adaptation of the head capsule of the soldier caste to a chemical mode of defence. The mandibles are reduced to vestiges, and the frons and vertex of the head capsule drawn out into a tubular nose terminating in the opening of the frontal gland from which a sticky fluid is ejected upon any attacker.

In the course of revision 120 previously described species were reduced by synonymy to 40, and 8 new species were described, bringing the total of valid species to 48, belonging to 14 genera. These conclusions were based on a study of 2410 nest series from all parts of Africa. As a result the distribution patterns of the genera and species have become clearer and it is now possible to relate them to the zonation of the vegetation types, which provide the best ecological basis for defining biotic subdivisions of the Ethiopian Zoogeographical Region (*Fig. 1*).

RELATIONSHIPS OF *NASUTE TERMITE* GENERA

The distribution of genera and species is most readily appreciated in the context of their probable relationships, and an outline of these is needed before proceeding with the discussion of distribution. AHMAD (1950) postulated the division of the subfamily into two branches at an early stage in its evolution. Subsequent studies (SANDS, 1957, 1965) have supported this fundamental division, which appears to have arisen because one branch became adapted to feeding on soil humus, whilst the other, and larger section of the subfamily was originally less

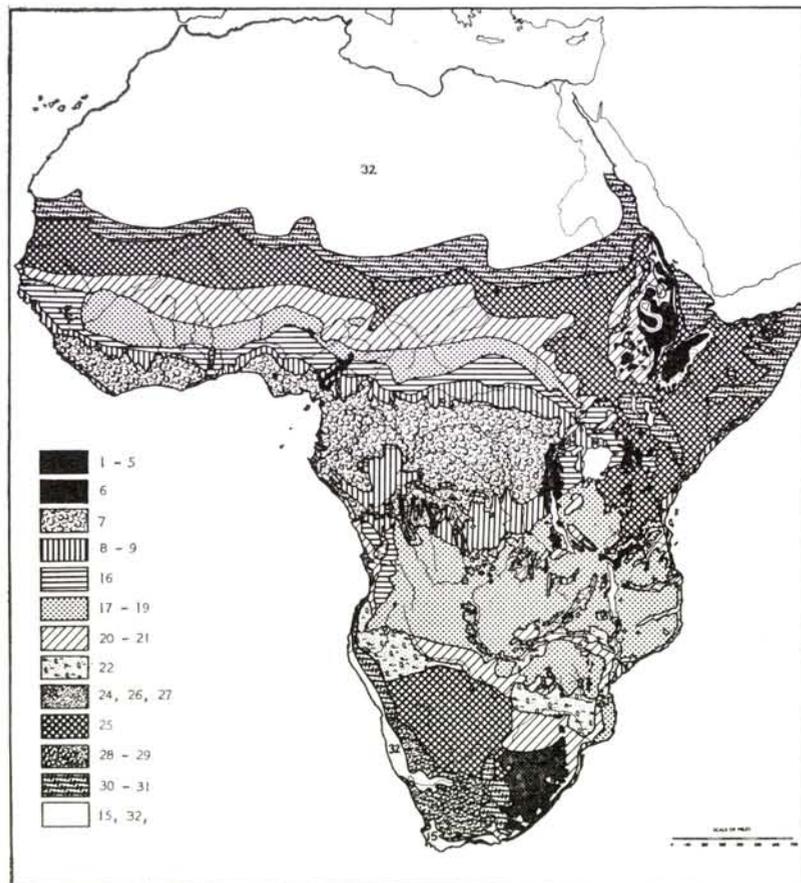


FIGURE 1.

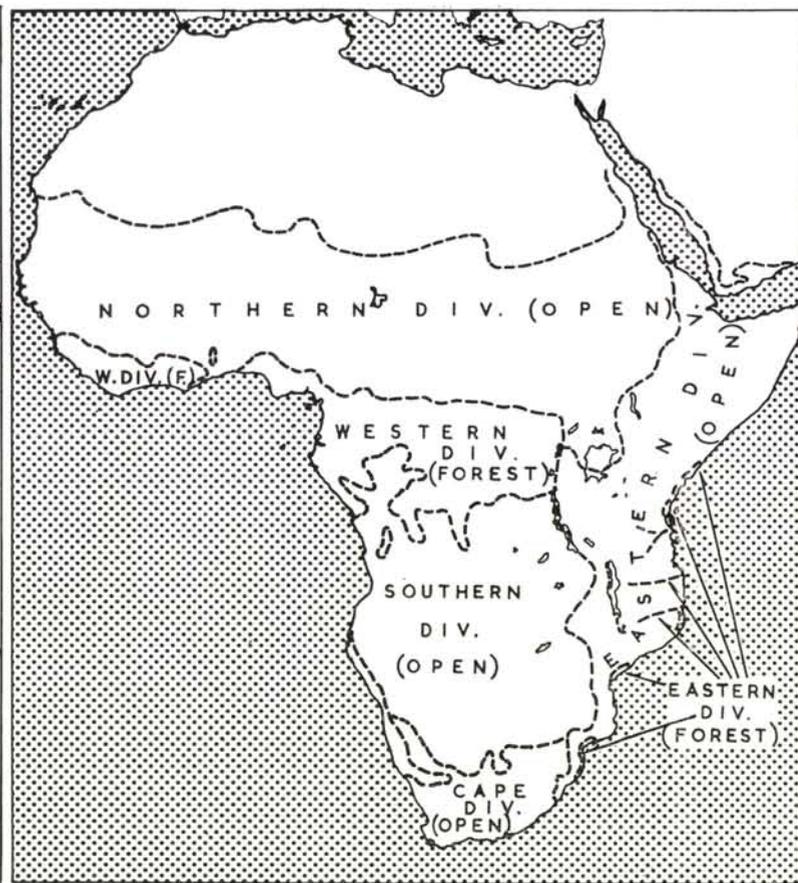


FIGURE 2.

specialised, and its members diverged to fit many ecological niches. Early division is indicated because all the stages in the development of the nasus and the reduction of the mandibles of the soldier caste are represented by extant species in both branches. It is customary to refer to each branch by the name of its most « primitive » genus : these are the Neotropical *Procornitermes* and *Paracornitermes*, the latter being the humus-feeding branch. The probable relationships of the Ethiopian species are shown as a dendrogram in figure 3. This is based on morphological, biological, and ecological similarities and differences, but it is qualitative in nature and does not attempt to quantify degrees of relatedness beyond the level of « more » or « less ». Genera from other regions are omitted for simplicity, so that some relationships appear more direct than they are in reality. The possible polyphyletic origin of *Nasutitermes* is suggested because the genus includes markedly different species resembling several subsidiary divisions of the « *Procornitermes* » branch. Some of them show traces of polymorphism in the derivation of the soldier caste from different instars. In a recent paper, SEN-SARMA (1966) has rearranged the genus *Grallatitermes* into what he terms the « *Grallatitermes*-complex », consisting of three monotypic genera and one with two species. Only *G. admirabilis* Light (« *Philippinitermes* ») is left in the « *Procornitermes* » branch, the other four species being assigned to the « *Paracornitermes* » branch. This was done because in these four the left mandible of the imago and worker castes bears an indentation in the cutting edge between first and third marginal teeth, just distal to the latter. This character has been shown (SANDS, 1965) to be invalid in this context, and the two phylogenetic branches were re-defined as indicated above, on the basis of feeding habits and molar structure. The theoretical diphyletic descent of the subfamily is an interesting and useful speculation. However, it can only lead to confusion if such arbitrary changes are made without reference to current opinion or understanding of the wider phylogenetic background of the subfamily as a whole. The subdivision of the genus *Grallatitermes* is moreover scarcely justified on taxonomic grounds. All the species previously included are clearly closely related, although exhibiting different specialisations such as might be expected in a widely disper-

FIG. 1. — Vegetation of Africa south of the Sahara Desert (slightly modified from Keay et al., 1959). Vegetation types 1-5, Montane; 6, subtropical grassland; 7, tropical lowland forest; 8, 9, savanna-forest mosaic; 16, moist savanna; 17-19, moist savanna-woodland (*Isoberlinia* in N., *Brachystegia-Julbernardia* in S.); 20, 21, dry savanna-woodland; 22, dry savanna-woodland with *Colophospermum mopane*; 24, 26, 27, dry grass steppe; 25, dry wooded steppe with *Acacia* and *Commiphora*; 28, 29, Karroo steppe; 30, 31, subdesert steppe; 32, desert.

FIG. 2. — Biotic subdivisions of the Ethiopian Zoogeographical Region, based on distribution of termites.

sed and somewhat primitive genus. The generic name *Grallatotermes* is therefore retained here for the single african species, and there is no doubt of its correct assignment to the "*Procornitermes*" branch of the subfamily along with the remaining four species of the genus.

DISTRIBUTION OF NASUTITERMITINAE IN THE BIOTIC SUBDIVISIONS OF THE ETHIOPIAN ZOOGEOGRAPHICAL REGION

The biotic zones based by CHAPIN (1923, 1932) on the distribution of birds and some mammals have been found to be applicable to a number of other animal groups. Minor changes in this system were made by MOREAU (1952, 1963) in his studies of the birds. The outlines used by MOREAU were modified by DAVIS (1962) for conformity with a recently published vegetation map (KEAY et al. 1959) but he retained Moreau's names for the sub-regions, and was able to relate the distribution of certain rodents (Muridae) to these boundaries. CARCASSON (1964) in surveying the zoogeography of African butterflies subdivided some of these biotic zones and classified the major divisions somewhat differently from Moreau and Davis. His classification agrees in some respects with the distribution patterns that have been found to occur in certain groups of termites (SANDS, 1957 a, 1959) but, as might be expected, the distribution of the Nasutitermitinae does not conform exactly to any of these systems. For present purposes the main boundaries are taken to be those at which genera are separated, and subsidiary divisions those between recognisable groups of species. The resulting biotic zones have features in common with those of both MOREAU and CARCASSON. The upper altitude limit of the subfamily appears to be at about 5000 feet above sea level in tropical Africa, and it is not represented in the montane evergreen forests or the tropical montane grasslands. These are therefore omitted from further consideration. The biotic subdivisions of the Ethiopian region used here (Fig. 2) are as follows : —

Forest subregion

- (1) Western division
 - (a) Upper Guinean forests
 - (b) Congo and lower Guinean forests.
- (2) Eastern division-East African coastal forests.

Open subregion

- (1) Northern division-Moist Guinean savanna-woodlands to Sahel steppe ("Sudan arid" of Moreau).

(2) Eastern division-Moist "Miombo" savanna-woodland to arid steppe ("Somali arid" of Moreau).

(3) Southern division-Moist savanna and savanna-woodland including "Miombo", to arid steppe. ("Zambezi" and "Kalahari" of Carcasson).

(4) Cape division-Temperate and sub-tropical grassland "High Veldt", Karroo steppe, and Cape Macchia.

Forest subregion.

The common feature of all systems is the fundamental division of the fauna between forests and more open vegetation types, which also holds good in the Nasutitermitinae. In the "*Procornitermes*-branch" this division is complete at generic level, whereas in the "*Paracornitermes*-branch" of humus-feeders it is less so, several genera including both savanna and forest species. This is probably because in the latter branch, species are entirely subterranean and less exposed to microclimatic differences.

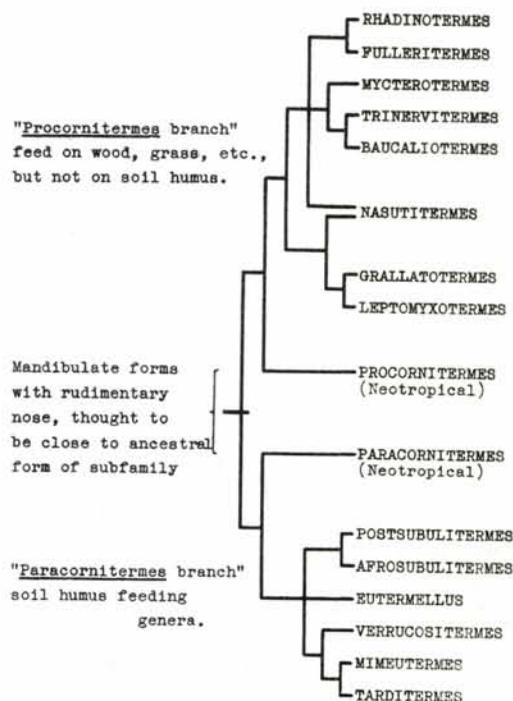
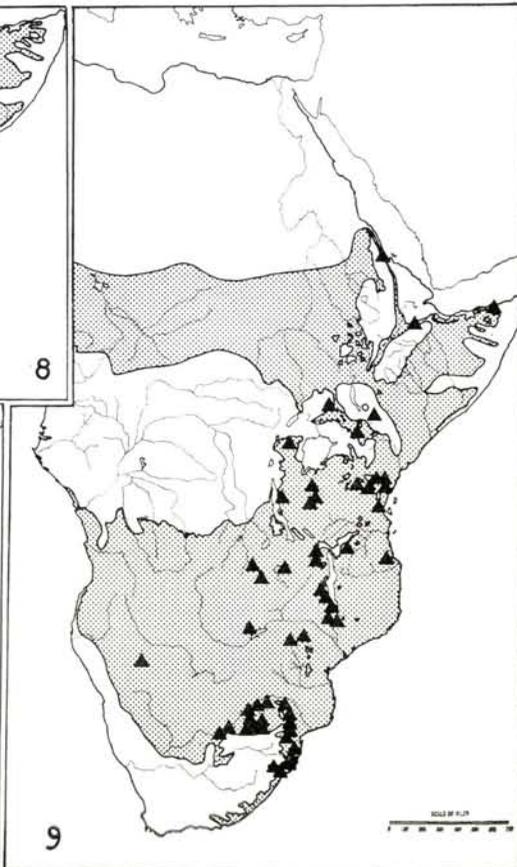
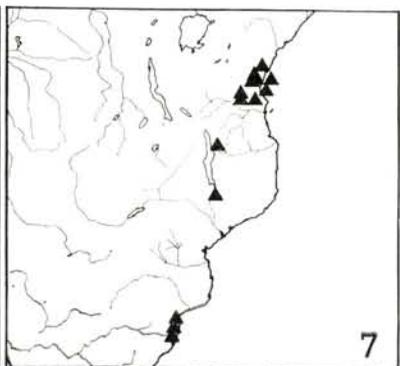
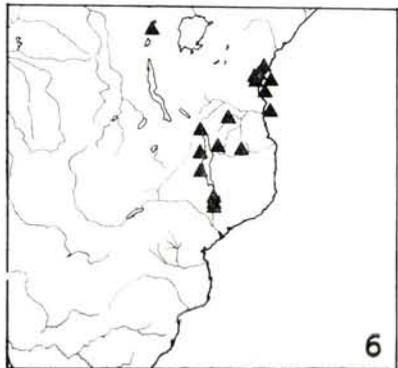
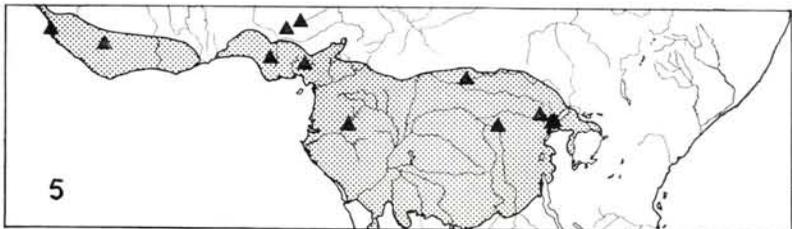
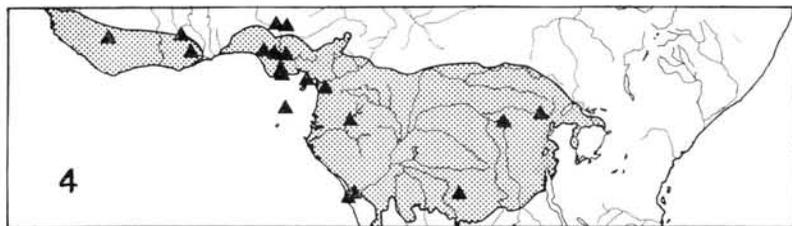


FIG. 3. — Dendrogram of probable relationships among the genera of Nasutitermitinae of the Ethiopian Zoogeographical Region. (Genera from other regions omitted for simplicity).

The forest subregion comprises all the lowland evergreen forests of the continent. The greater part of these is represented by the Western division which included the Guinean and Congo forests. These have varied considerably in extent even in recent geological time, during the several pluvial periods of the Pleistocene. The present phase is one of regression, and human agencies have also contributed largely to the destruction of forest areas in recent memory. Relic patches of forest once part of the main Congo block remain in Uganda and as far east as the Imatong mountains in the southern Sudan. The Eastern division of evergreen forests consists of small remnants scattered along the east coast of Africa from Kenya to Natal, with inland extensions along the major rivers such as the Ruvuma in Tanzania, and around the shores of Lake Nyassa. According to Moreau, the biological evidence suggests that the East African forests have remained separated from the Western division, at least since early in the Pleistocene.

The forest-limited genera of the "*Procornitermes*" branch are three in number: *Nasutitermes*, *Leptomyxotermes*, and *Grallatotermes*. *Nasutitermes* has twelve African species, of which ten are entirely confined to the Western division and two to the Eastern division. The paucity of the Eastern fauna is a reflection of the small size of the forest patches that form its environment. CARCASSON (*loc. cit.*) observed a similar reduction in the butterfly fauna and suggested that it was due to extinction of species during extreme interpluvial contractions of the forests. However, to apply this explanation to the termites of the Eastern division raises certain difficulties. Two species of *Nasutitermes* in the Western division, *N. elegantulus* (Sjöst.) (*fig. 4*) and *N. fulleri* Em. (*fig. 5*), closely resemble the Eastern pair, *N. kempae* HARRIS (*fig. 7*) and *N. infuscatus* (Sjöst.) (*fig. 6*) in their morphology and habits except that they are much smaller and comparatively rare. They appear to be restricted to minor ecological niches in the inner rain forest by more abundant competitors. Some of these are "marginal species" in the sense of WILSON (1965), also being found in habitats only capable of supporting one or two species in the few suitable ecological niches. These marginal habitats consist of small relic forest patches and even moist woodland well beyond the present limits of the Western division of rain forest. Such conditions are similar to those prevailing in the Eastern division, and had any related species existed there in times past, they might be expected to have survived the interpluvial contractions in preference to the two now found there.

FIGS. 4-10. — Distribution of representative species of Nasutitermitinae. (Shade areas show the extent of the vegetation types from which each species has been recorded). 4, *Nasutitermes elegantulus*; 5, *N. fulleri*; 6, *N. infuscatus*; 7, *N. kempae*; 8, *Trinervitermes bettonianus*; 9, *T. dispar*; 10, *T. rapulum*.



A more acceptable interpretation of the present distribution would seem to be that the four species mentioned are derivatives of the original colonisers belonging to this genus, already adaptively "committed" to woodfeeding. *N. elegantulus* and *N. kempae* both have features resembling the *Diversitermes-Trinervitermes* group of genera and so may be morphologically more primitive than their congeners. DARLINGTON (1959) argued that if large area and favourable climate increase population size, and with it, the availability of mutations for selection, then adaptation and the evolution of dominant animals should be accelerated. However, he also pointed out that the availability of variation due to gene-recombination should be greatest if a population is divided into sub-populations which are partially isolated from each other but interbreed occasionally. This should result in more efficient adaptation than can occur in single populations.

Each of these sets of conditions seems to have occurred in Western and Eastern divisions respectively. In the Western, speciation and possibly later invasion have produced competitors, constricting the little changed derivatives of the older species to minor niches. In the Eastern, adaptation to drier conditions appears to have been more efficient, but speciation restricted by the limitations of the marginal habitats. The presence of extant species in East African Pleistocene gum copal perhaps provides further evidence of restricted speciation in that area. *N. kempae* and *N. infuscatus* are found in moist *Bra-chystegia* woodland around Lake Nyassa. *N. infuscatus* extends to Rwindi on the borders of the Congo, following the track of the probable most recent connection between Eastern and Western divisions along the shores of the Rift Valley lakes.

In the Western division, *N. diabolus* (Sjöst.) and *N. ferranti* (Wasm.) have not been collected from the Upper Guinean Forest, and so may have more recent origins than the remaining species for which the distributions are known, namely *N. arborum* (Smeath.), *N. latifrons* (Sjöst.), *N. lujae* (Wasm.), and *N. schoutedeni* (Sjöst.). These are common to both the Upper and Lower Guinean and the Congo forests.

The other two genera already mentioned have one species each. The monotypic *Leptomyxotermes doriae* (Silv.) is found in the Western and *Grallatotermes africanus* HARRIS in the Eastern division. They appear to be most closely related to a group of constricted-headed genera found mainly in the Indo-Malayan Region, and their separate existence in the two divisions of the forest subregion in Africa must be of ancient origin. According to MOREAU (*loc. cit.*) an evergreen forest connection between Africa and Asia is unlikely to have occurred later than the early Pliocene. EMERSON (1955) has suggested that *Grallatotermes* arose in Indo-Malaya in the Cretaceous and reached Africa in the Cretaceous or early Tertiary. *Leptomyxotermes* appears morphologically and biologically somewhat more primitive, and so may have become separated from its Indo-Malayan relations even earlier.

The "Paracornitermes-branch" is represented in the Western division by the monotypic genera *Verrucositermes*, *Tarditermes*, *Afrosubulitermes* and *Postsubulitermes*, and by species of *Eutermellus* and *Mimeutermes*. *M. giffardii* Silv. is one of the few species that appears to be confined to the Upper Guinean forest, west of the Dahomey gap. No member of this branch has been found in the Eastern division of the Forest subregion.

Open subregion.

This comprises all the remaining vegetation types of the continent. They range from subdesert steppe on the fringes of the true deserts, to the moist derived savannas and savanna-woodlands adjacent to the rain forest. In all of these open types, grasses form an important part of the vegetation, and the grass-feeding genus *Trinervitermes* is the dominant member of the "Procornitermes-branch". *Fulleritermes* is found in a subsidiary wood-feeding ecological niche, and the similar genus *Rhadinotermes* occurs in parts of the subregion. Humus-feeding members of the "Paracornitermes-branch" are confined to the moister savannas and are restricted to a few species of *Eutermellus* and *Mimeutermes*. As conditions become drier, both northwards and southwards towards the deserts, the faunae become more restricted. Fewer species of *Trinervitermes* are found, and *Fulleritermes* persists, but the humus-feeding genera are not found beyond the limits of the *Isoberlinia* and *Brachystegia-Julbernardia* savanna-woodlands, vegetation types 17 to 19. On the fringes of the deserts there are very few species; one or two *Trinervitermes* still occur, and the small related genera *Mycterotermes* and *Baucaliotermes* are found in these types in Arabia and South-West Africa respectively.

The Open subregion is clearly separable into four faunistic divisions. These are similar to those suggested in connection with a revision of the genus *Amitermes* (SANDS, 1959), but there appears to be less overlapping at the limits of these divisions in the Nasutitermitinac.

1) NORTHERN DIVISION.

This division includes all the savanna and steppe vegetation from the Atlantic coast of West Africa, north of the Guinean forests, to Uganda north of the Equator and the foothills of the Ethiopian Massif. The south-western part of Arabia should probably be included in this division, but it is at the meeting point with the Eastern division and the Palaearctic Region, and has also a few endemic species. Leaving aside South-West Arabia, the Northern division has more species of *Trinervitermes* than any other, five in all, namely *T. geminatus* (Wasm.), *T. occidentalis* (Sjöst.), *T. oeconomus* (Träg.), *T. togolensis* (Sjöst.), and *T. trinervius* (Ramb.). MOREAU (*loc. cit.*) stated that

the savanna vegetation belts stretching across the entire continent were probably broken up several times by the expanding forests and lakes of the Pleistocene pluvials, and this would have provided ideal conditions of frequent geographical isolation for rapid speciation of savanna forms. These five species (SANDS, 1961, 1961 a) show all stages from a primitive shade dwelling species, *T. occidentalis* feeding on dead leaves and wood as well as grass, and lacking any foodstorage habit, to a savanna species feeding almost entirely on grass, with the storage habit well developed, namely *T. geminatus*. *T. oeconomus* and *T. trinervius* are intermediates, and *T. togoensis* is an offshoot with a harvesting habit similarly developed to *T. geminatus* but nesting almost entirely in the mounds of other species. The storage habit probably originated at the western end of their range, with *T. trinervius* itself or a similar ancestral form, after the more primitive species had spread throughout the division. *T. trinervius* reaches its greatest abundance in the moist savannas of that area, and its life history is adapted to the climatic conditions (SANDS, 1965). It is limited in northward spread by the boundary of the *Isoberlinia* savanna-woodland. *T. geminatus* is more abundant and widely distributed, reaching the drier areas of the Sudan. The *Fulleritermes* species of this division is *F. tenebricus* (Silv.) which is tolerant of the full range of climatic conditions. In the "Paracornitermes-branch", two species of *Eutermellus* and two of *Mimeutermes* have been recorded from the western part of this division, but not from further east than Northern Nigeria.

2) EASTERN DIVISION.

The Eastern division is less well defined than the Northern, partly because its boundaries often do not coincide exactly with the limits of particular vegetation types, and partly because it is delimited by the distribution of fewer species. Its north-eastern boundary appears to approximate to the Great Rift Valley from Asmara in Eritrea southwards through Ethiopia to the Kenya highlands and Lake Victoria. In western Uganda, the northern limit of the division approximates to the Equator, where the recent degradation of a forest barrier to savanna has not yet led to the mingling of species of the Northern and Eastern divisions on each side of it. From the Equator southwards, the boundary is the Albertine Rift Valley, as far as the southern tip of Lake Tanganyika. The Luangwa Rift Valley in Zambia appears of greater significance than the Nyassa Rift to the east, and from here southwards to Natal there is considerable mingling of the faunae, so that the limits of the divisions become indistinct.

The "*Procornitermes*-branch" is represented by four species of *Trinervitermes* and *Rhadinotermes coarctatus* (Sjöst.), which closely resembles *Fulleritermes* in general appearance but to judge from the imago and worker mandibles has probably different feeding habits,

showing similarity in this respect to the grass feeding *Trinervitermes*. *R. coarctatus* has been recorded from the drier savannas and the coastal savanna-forest mosaic which has similar rainfall (vegetation types 20 and 9 respectively). Of the *Trinervitermes* species, *T. dispar* (Sjöst.) (fig. 9) has the widest geographical range, from Mount Kullo in Eritrea to Pietermaritzburg in Natal and Grootfontein in South-West Africa. It is found in vegetation ranging from savanna-woodland to steppe (types 9, 18, 19, 20, 25, and 26), and has thus spread into the Southern division on a broad front, though not recorded from the extreme western part. It has also been found a short distance into the Northern division in Uganda, but it appears to occupy an ecological niche very closely similar to *T. togoensis* as a predominantly mound-sharing species. It has probably therefore been restricted by biotic as well as geographical barriers in that area. *T. rapulum* (Sjöst.) (fig. 10) has a more restricted range, being mainly confined to the drier savannas (types 9, 20, and 22), from north-eastern Tanzania to South-West Africa, but it is unknown from western Tanzania.

The other two species are even more restricted. *T. bettonianus* (Sjöst.) (fig. 8) is commonest in the *Acacia-Commiphora* steppe (type 25) and has been recorded from northern Uganda to the Zambezi valley. *T. graciosus* (Sjöst.) is confined to types 20, 25 and 26 in Kenya and Tanzania, and has been found in small patches of types 20, 24 (grass steppe on Kalahari sand) and 27 (grass steppe, Luanda type) scattered across the southern Congo and Angola to the Atlantic coast. The broken distribution of both this and *T. bettonianus* suggest that they are relict species that perhaps had wider ranges in past interpluvial periods. None of these Eastern division species has been recorded as having as well developed habit of food storage.

A new species of *Mimeuterme*s (SANDS, 1965 a) is the sole representative of the "Paracornitermes-branch", and this is probably an overlap from the Southern division where Coaton (1957) has recorded the occurrence of undescribed species of both *Eutermellus* and *Mimeuterme*s.

3) SOUTHERN DIVISION.

This division includes all the open vegetation south of the Congo forest, west of the Great Rift Valley and Luangwa Rift, to the edges of the subtropical "High Veldt" grassland and Karroo steppe of the Cape division. It has only one endemic *Trinerviterme*s species, *T. rhodesiensis* (Sjöst.), which tolerates all vegetation and climatic conditions from the derived forest-savanna mosaic to subdesert steppe, apart from the *Colophospermum mopane* savanna-woodland (type 22). It overlaps in Southern Rhodesia and Transvaal with *T. rapulum* and *T. dispar* from the Eastern division, and with *T. trinervoides* (Sjöst.) from the Cape. *Fulleriterme*s has two species in this division. *F. con-*

tractus (Sjöst.) is found in the derived and moist savannas (types 8, 16, 18 and 19). *F. coatoni* Sands is only found in the drier type 20 in Transvaal and Southern Rhodesia, and it does not overlap at all with its congener. On the basis of these two species, the separation by CARCASSON (1964) of the Southern division into two zones, the "Zambesian" for moister and "Kalahari" for drier savannas, seems to have some relevance to termite distribution also.

4) CAPE DIVISION.

Although the Cape division is small in area, comprising only the Macchia, Karroo, and subtropical « High Veldt » grassland vegetation types, it has three endemic species, one belonging to a genus unknown elsewhere, namely *Baucaliotermes hainesi* (FULLEER). This is clearly allied to *Trinervitermes*, and is confined to the arid areas of subdesert steppe of South and South-West Africa. The single *Trinervitermes* species, *T. trinervoides* (Sjöst.) has a wide range of climatic tolerance, occurring throughout the division and extending to near Windhoek in South-West Africa and Salisbury in Southern Rhodesia. It is the most morphologically variable of all the species, perhaps owing to its adaptation to a wide variety of habitats, and is successful and abundant, reaching pest density at times. It has a well developed food-storage habit.

The other Cape species is *Fulleritermes mallyi* (FULLER), which is confined to the various modifications of Karroo steppe (types 28, 29 and 30), in the extreme south-west corner of Cape province. It differs considerably from its congeners, which closely resemble one another, and it has clearly been separated from them for a considerable period of time.

General discussion.

The present distribution of the nasute genera in the Ethiopian Zoogeographical Region appears to have arisen from several waves of immigration. The most ancient of these was probably that represented by the related relict constricted-headed forest genera *Leptomyxotermes* and *Grallatotermes*. EMERSON (1955) pointed out the lack of any related genera or species in the Malagasy region. If they were present in Africa in the Cretaceous of early Tertiary, when a connection with Madagascar still existed, their present absence can probably only be explained by subsequent extinction owing to competition from genera such as *Nasutitermes*. This may also account for their comparative rarity and paucity of species in Africa. The tropicopolitan genus *Nasutitermes* also requires a forest connection with other regions to explain its existence in Africa, as also do the ancestral forms of the « *Paracornitermes*-branch ».

The savanna-dwelling genera are probably more recent arrivals. *Fulleritermes* and *Rhadinotermes* are closely related to the Malagasy

genus *Coarctotermes*, and their constricted-headed polymorphic ancestors must have reached Africa before the separation of Madagascar, which according to EMERSON (*loc. cit.*) took place in the late Eocene. *Coarctotermes* occupies a similar ecological niche to *Trinervitermes*, which is absent from Madagascar, and so probably of more recent origin. The existence in South-West Arabia of *Mycterotermes*, a monotypic relict genus closely related and perhaps ancestral to *Trinervitermes*, suggests that the latter genus probably first arose in the north-eastern part of the Ethiopian Region. In the Eastern division, *Trinervitermes* is a relatively inconspicuous genus, never reaching high levels of population density. The reason for this may be that the species in that area have not developed the food-storage habit sufficiently to exploit fully the seasonal grasses of the savanna and steppe habitats. In the Southern division, *T. rhodesiensis* has been recorded as storing grasses to some extent, but it is only at the extremes of dispersion of the genus in the Northern and Cape divisions, that species have arisen with the habit fully developed, so enabling them to attain high levels of population density. It therefore appears that the food-storage habit may have arisen independently twice within the genus. This would not be surprising since related genera of Nasutitermitinae in other zoogeographical regions have convergently evolved this adaptation to life in savanna vegetation zones.

SUMMARY

The total number of species of Nasutitermitinae recorded from the Ethiopian Zoogeographical Region has been reduced by revision from 120 to 48, belonging to 14 genera. The distribution of the genera is related to the vegetation zones in two subregions. These are the Forest subregion, which is divided into Western and Eastern divisions, and the Open subregion, with four divisions, namely the Northern, Eastern, Southern, and Cape. The forest-limited faunae are probably of more ancient origin than those of the savannas. The divisions are based upon the separation of recognisable faunistic groups of species. The Western division of the Forest subregion contains the greater number of species of the forest-limited genus *Nasutitermes*. In the Open subregion, the greatest number of species of the savanna genus *Trinervitermes* is found in the Northern division, where the continent-wide vegetation belts of the savanna zones are thought to have been broken up during Pleistocene pluvial periods, resulting in recent speciation. In *Trinervitermes* the habit of food-storage in the mounds probably developed independently in the Northern and Cape divisions.

REFERENCES

- AHMAD (M.), 1950: The phylogeny of termite genera based on imago-worker mandibles. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 95, 2, 37-86.
- CARCASSON (R. H.), 1964: A preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. *E. Afr. Wildl. J.*, 2, 122-157.
- CHAPIN (J. P.), 1923: Ecological aspects of bird distribution in tropical Africa. *Am. Nat.*, 57, 106-125. — 1932: Birds of the Belgian Congo. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 65, 1-756.
- COATON (W. G. H.), 1957: *Report on investigations of the termite problem in the potential plantation areas of Northern Rhodesia*, unpublished.
- DARLINGTON (P. J.), 1959: Area, climate, and evolution. *Evolution*, 13, 488-510.
- DAVIS (D. H. S.), 1962: Distribution patterns of South African Muridae, with notes on some of their fossil antecedents. *Ann. Cape Prov. Mus.*, 2, 56-76.
- EMERSON (A. E.), 1955: Geographical origins and dispersions of termite genera. *Fieldiana, Zool.*, 37, 465-521.
- KEAY (R. W. J.) et al., 1959: *Vegetation map of Africa south of the Tropic of Cancer*. 24 p., 1 map. Oxford.
- MOREAU (R. E.), 1952: Africa since the Mesozoic: with particular reference to certain biological problems. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 121, 4, 869-913. — 1963: Vicissitudes of the African biomes in the late Pleistocene. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 141, 2, 395-421.
- SANDS (W. A.), 1957: The soldier mandibles of Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). *Insectes Soc., Paris*, 4, 1, 13-24. — 1957 a: Revision of the East African Nasutitermitinae (Isoptera). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.*, 5, 1, 1-28. — 1959: A revision of the termites of the genus *Amitermes* from the Ethiopian Region (Isoptera, Termitidae, Amitermitinae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent.*, 8, 4, 127-156. — 1961: Nest structure and size distribution in the genus *Trinervitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in West Africa. *Insectes Soc., Paris*, 8, 2, 177-188. — 1961 a: Foraging behaviour and feeding habits in five species of *Trinervitermes* in West Africa. *Ent. Exp. et Appl.*, 4, 277-288. — 1965: Alate development and colony foundation in five species of *Trinervitermes* (Isoptera, Nasutitermitinae) in Nigeria, West Africa. *Insectes Soc., Paris*, 12, 2, 117-130. — 1965 a: A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian Region. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Ent. Suppl.*, 4, 1-172. — 1965 b: A new species of *Mimeuterms* *Silvestri* and the imago of *Nasutitermes diabolus* (Sjöstedt) from Africa (Isoptera, Nasutitermitinae). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (B.)*, 34, 9-10, 132-136.
- SEN-SARMA (P. K.), 1966: Three new genera of *Grallatotermes* complex (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, 63, 1, 167-184.
- WILSON (E. O.), 1965: The Challenge from Related Species. In: *The Genetics of Colonising Species*, pp. 7-24, 5 fig. Academic Press Inc., New York.

**THE STRUCTURE AND FUNCTION OF THE STERNAL GLAND
IN *ZOOTERMOPSIS NEVADENSIS* (HAGEN)
AND ITS ROLE IN BEHAVIOUR**

by ALASTAIR M. STUART,
Department of Zoology,
North Carolina State University, Raleigh, North Carolina, U.S.A.

There are two components in the transmission of non-catastrophic alarm and food finding in the termites *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) and *Nasutitermes corniger* Motschulsky. The first is the side to side « yawing » movements and bumping into other termites. The intensity of this movement is monitored by the intensity of the primary stimulation (cause of alarm or food). This movement alerts other termites to a greater or less extent depending again on the intensity of the primary stimulation. The second component is a directional one and is a trail laid down by the alarmed termites. Alerted animals are recruited by this trail to the site of initial alarm or finding of food. Trail laying is thus an important part of the behaviour of these termites and it has been found previously that the trail is a chemical one consisting of a pheromone produced in the sternal gland of the termites.

It is considered that alarm and food finding are merely the same phenomenon in different intensities as GRABENSBERGER (1933) claimed. It is postulated here that elaborate foraging in the higher termites e. g. *Nasutitermes* has evolved from the more primitive alarm behaviour such as is shown today in *Z. nevadensis* which does not construct long foraging trails outside its very primitive nest.

To shed light on the functioning of the sternal gland a detailed study of it using classical histology and electron microscopy has been carried out.

The sternal gland of the termite *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) is a swelling of the epidermis in the region of the fifth abdominal sternite that secretes a trail-laying pheromone. The gland is three layered. The cells immediately abutting the cuticle are columnar with microvillous borders at their apical ends. Their cytoplasm contains numerous smooth membrane-bound cisternae and bundles of microtubules. The microtubules insert on a pouchlike invagination of the cell membrane and the junction is considered to represent a new organelle. At the lateral borders of the columnar cells, septate desmosomes are present. The basal surfaces contain osmiophilic deposits probably

representing glycogen and they interdigitate with the second layer whose cells characteristically show large electron-transparent granules that may contain secretion. The third layer is composed of pyramidal cells that lie against the basement membrane. The cuticle above the gland is a fibrous meshwork whose interstices are packed with what may be lipid micelles. At intervals the meshwork is pierced by campaniform sensilla. The central element of the sensillum has a typical $9 + 0$ organization at its proximal end and balloons distally. The element is surrounded by a scolopale and by microvilli. The campaniform sensilla are considered to be proprioceptors responding to pressure when the insect lays a tract by pressing its abdomen to the ground. A degree of control over the amount of pheromone deposited is thus possible.

The electron microscopy described in this communication was carried out in full collaboration with Dr. Peter SATIR of the University of Chicago. Supported by National Science Foundation Grants G 19845 and GB 2557 (to A.M.S.) and United State Public Health Service Grant No. GM 9732 (to Dr. SATIR).

REFERENCE

- GRABENBERGER (W.), 1933 : Untersuchungen über das zeitgedächtnis der ameisen und termiten. *Z. vergl. physiol.* 20, 1-54.

Intervention de M^{me} NOIROT.

- 1° Quel fixateur a été utilisé?
- 2° Quelle est le diamètre des microtubules des cellules columnaires? Ces microtubules sont-ils analogues à ceux décrits récemment par PORTER...?

Réponses de M. STUART.

- 1° 1% osmium in veronal acetate.
- 2° Le diamètre des microtubules est 22 m μ .
They seem to be.

Intervention de M. HOWSE.

I would like to ask a question concerning the nature of the rounder campaniform sensilla. I have found such sensilla on the leg of *Zootermopsis* and there is a clear discontinuity in the rim of these organs in the same axis of the leg and the same axis as the bow in the normal oral type of sensillum. I have suggested that these organs will also respond stern forces, but those at right angles to the main axis. Such

sensilla would be well suited to registering bending movements of the sternum around the sternal gland. I wonder if, in fact, you have the same type of sensillum that I have found?

Réponse de M. STUART.

The sensilla on the fifth abdominal sternite are quite round and show no asymmetry.

Intervention de M. PASTEELS.

Je suis surpris de voir combien la glande sternale de *Zootermopsis* est différente et plus complexe que celle de *Nasutitermes lujae*? Chez *Nasutitermes*, la glande est parfaitement délimitée, sans transition à l'arrière avec l'hypoderme. On n'y trouve que deux types de cellules glandulaires. Les sensilles campaniformes sont situées uniquement à l'arrière de la glande, le long d'une ligne qui se prolonge dans l'hypoderme voisin, bordant l'avant du sternite.

M. NOÏROT, qui a examiné de nombreuses espèces pourra peut-être nous dire si chez d'autres Termites primitifs, on rencontre une structure semblable à celle de *Zootermopsis*.

Intervention de M. NOÏROT.

(après intervention de M. PASTEELS).

D'après nos recherches histologiques portant sur de nombreuses espèces, la glande sternale paraît avoir une constitution assez variable dans le détail. Chez les Termitidae, on a en général une glande très bien individualisée, avec deux catégories de cellules; chez *Anacantho-termes*, la structure est particulièrement complexe, avec une glande en deux parties; chez *Mastotermes* (où il y a 3 glande, sur les 3^e, 4^e et 5^e sternites), il semble n'y avoir qu'une seule catégorie, etc...

(après réponse de M. STUART qui cite le travail de Bernardini Mosconi).

Chez certains Termitidae, il paraît exister un espace entre la cuticule et l'épithélium (mais s'agit-il d'un artefact de fixation?); parfois même (*Termes*) on voit dans cet espace des granulations fortement sidérophiles qui représentent peut-être une sécrétion.

LA RÉPARTITION DES TERMITES FRANÇAIS DANS LE DÉPARTEMENT DES PYRÉNÉES-ORIENTALES

A. VERRON (*).

Laboratoire d'Évolution des Êtres Organisés,
105, boulevard Raspail, Paris (VI^e).

Il n'existe en France que deux espèces de Termites : *Calotermes flavicollis* Fabr. ou Termite à cou jaune, qu'on trouve sur tout le pourtour de la Méditerranée, et *Reticulitermes*, très largement répandu dans l'hémisphère nord. Cette dernière espèce revêt, en France, deux formes difficiles à identifier : le Termite lucifuge, principalement localisé dans la région atlantique sud, le Roussillon, et la Côte d'Azur; et le Termite de Saintonge, surtout présent dans le département de la Charente-Maritime.



FIG. 1 a. — *Trichomonas trypanoïdes*.

Ces deux formes diffèrent par la composition de leur faune intestinale. Le Termite de Saintonge possède une *Spirotrichonympha* (*S. kofoidi*), et un *Trichomonas* (*T. trypanoïdes*) (fig. 1 a et b), qui manquent chez le Termite du Roussillon (DUBOSCQ et GRASSÉ, 1923; GRASSÉ, 1954). Par contre, ce dernier possède l'*Hexamastix termitis* (fig. 1 c) qu'on trouve rarement dans le premier (GRASSÉ, 1954).

La répartition géographique des Termites français a été étudiée par FEYTAUD (1951), et par GRASSÉ (1954). Selon GRASSÉ, les deux espèces doivent être en place, pour le moins, depuis le début des temps ter-

(*) Adresse actuelle : Faculté des Sciences, 45 - Orléans.

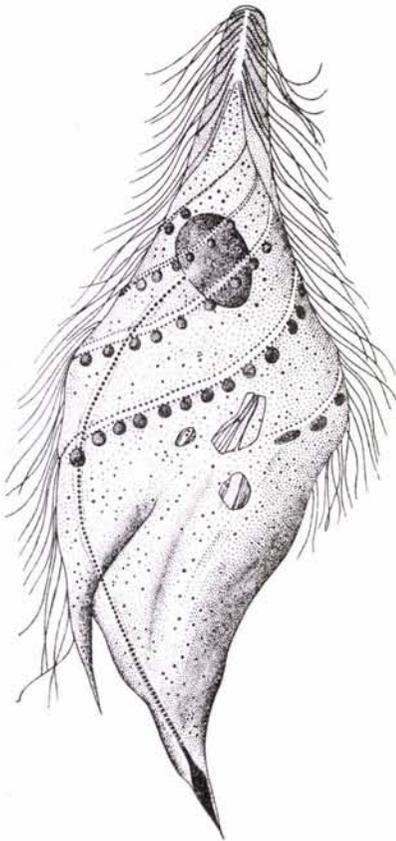


FIG. 1 b. — *Spirotrichonympha kofoidi* du *Reticuliterme* de Saintonge, adulte montrant la double rangée de blépharoplastes, les parabasaux se fixant à de gros grains; axostyle avec granules internes, mitochondries granuleuses dispersées dans l'endoplasme. $\times 1700$ (d'après O. DUBOSCO et P.-P. GRASSÉ).

tières. L'objet du présent travail est de dresser une carte de la répartition des Termites des deux types dans le département des Pyrénées-Orientales, dans le but :

— d'une part, de voir quels sont les facteurs qui prédominent dans la répartition.

— d'autre part, de connaître l'importance et les différentes formes de l'infestation, afin de suivre son évolution ultérieure.

Le département des Pyrénées-Orientales est envahi par *Calotermes flavicollis* (Fabr.), et par la forme lucifuge de *Reticulitermes* : *Reticulitermes lucifugus* (Rossi.).

Les dégâts causés par ces insectes xylophages passent pour être importants notamment dans le vignoble du cru Banyuls. On comprend donc l'intérêt d'une étude qui peut apporter quelques éléments pour la lutte contre ce parasite.

MÉTHODE

L'enquête, menée durant quatre mois, a touché les 236 communes du département. Elle a été faite par lettres circulaires adressées directement aux mairies. Ces circulaires comportaient un tube de matière

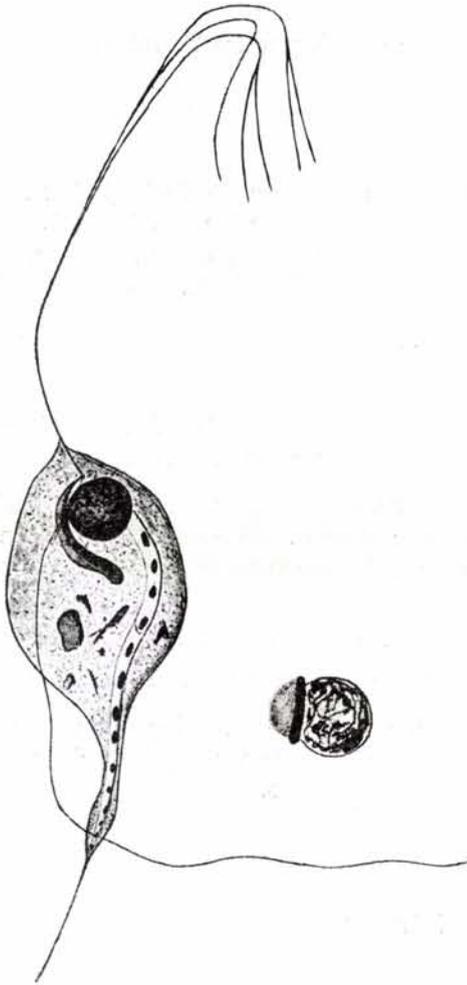


FIG. 1 c. — *Hexamastix termitis* de *Reticulitermes lucifugus*. $\times 1800$; à droite, le noyau flanqué de son parabasal (d'après O. DUBOSCQ et P.-P. GRASSÉ).

plastique contenant quelques Termites, pour faciliter le repérage des animaux et éviter les confusions. Au bulletin-réponse, joint à l'envoi, était fixé un tube vide destiné à recevoir le prélèvement afin de permettre l'identification.

Ce travail a été entrepris après les vendanges, c'est-à-dire dès le mois de novembre, période où l'on débarrasse les vignes des souches stériles, et où l'on abat les arbres en mauvais état. C'est dans ces souches arrachées qu'on trouve fréquemment des Termites.

Ce sondage a été complété par des communications personnelles de nos correspondants qui nous ont permis de collecter des renseignements souvent intéressants.

Enquête sur les ravages causés par les Termites

Monsieur le Maire,

Les laboratoires de la Faculté des Sciences de Paris (Laboratoire d'Évolution de Paris et Laboratoire Arago de Banyuls) procèdent à une enquête afin d'apprécier les ravages causés par les Termites.

Nous vous prions de bien vouloir nous dire si vous avez constaté la présence de ces Insectes dans le bois et *en particulier dans les souches de vigne* de votre commune. Pour nous renseigner de manière précise, veuillez opérer comme suit :

- 1° Prenez les insectes que vous soupçonnez être des Termites et comparez-les à l'échantillon fixé sur cette circulaire.
- 2° Si vos insectes ressemblent à l'échantillon, introduisez une dizaine d'entre eux dans le tube vide ci-joint. Refermez le tube avec le bouchon que vous aurez au préalable trempé dans l'eau, et renvoyez-le nous.
- 3° Si vous n'avez pas de Termites dans votre commune, soyez assez aimable pour nous donner une réponse négative.

Nous vous remercions à l'avance de la collaboration que vous voudrez bien apporter à notre enquête et nous vous prions de croire, Monsieur le Maire, à nos sentiments dévoués.

RÉPONSE

Commune de :

Expéditeur (nom et adresse) :

Observations :

Nous avons pris les Termites dans (1) — une souche de vigne
 — un arbre (lequel)
 — la boiserie d'un bâtiment

(1) Rayer les mentions inutiles.

RÉSULTATS

1^o Répartition des Termites dans le département des Pyrénées-Orientales.

Notre enquête auprès des 236 communes du département a suscité 90 réponses.

— 26 communes ont donné une réponse négative :

Ayguatébia	La Cabanasse	Saint-Laurent-de-Cerdans
Bolquère	La Tour-de-Carol	Saint Pierre del Forcats
Corneilla-de-Conflent	Les Angles	Sainte-Léocadie
Corsavy	Llo	Serralongue
Coustouges	Montferrer	Soua nyas
Escaro	Mont-Louis	Targassonne
Eyne	Prats-de-Sournia	Velmanya
Fontpédrouse	Porté-Puymorens	Villeneuve-les-Escaldes
Fosse	Rabouillet	

— 12 communes ont donné une réponse douteuse :

Amélie-les-Bains	Le Boulou	Mosset
Casefabre	L'Ecluse	Néfiach
Céret	Marquixanes	Saint-Jean-Pla-de-Corts
Finestret	Montbolo	Tresserre

— 52 communes ont répondu positivement et nous ont envoyé un échantillon qui nous a permis d'identifier l'espèce.

— 25 communes ont trouvé des *Calotermes* :

Alénya	Corbère-les-Cabannes	Montalba-le-Château	Planèzes
Baixas	Corneilla del Vercol	Opoul	Rivesaltes
Brouilla	Espira-de-l'Agly	Périllos	Saleilles
Cabestany	Feilluns	Peyrestortes	Salses
Calce	La Tour-de-France	Pézilla-de-Conflent	

— 18 communes ont trouvé des *Reticulitermes* :

— 10 mairies les signalent dans la vigne :

Baho	Case-de-Pène	Ponteilla
Canet	Caudiès-de-Fenouillèdes	Saint-Arnac
Caramany	Maury	Vingrau
Canohès		

— 5 correspondants en ont trouvé dans les boiseries d'immeubles :

Ansignan	Prades	Villeneuve-de-la-Raho
Palau del Vidre	Tarérach	

— 3 réponses les mentionnent à la fois dans les vignes et les habitations : Cassagnes, Montner, Taurinya.

— Enfin, 8 communes ont constaté la présence des deux espèces dans la vigne et dans diverses essences, en particulier dans le micocoulier :

Banyuls-sur-Mer	Claira	Perpignan
Argelès	Collioures	Port-Vendres
Cerbère	Elne	

2° Interprétation des résultats.

Les résultats obtenus permettent de répartir les 236 communes des Pyrénées-Orientales en 3 zones (Fig. 2), délimitées par deux lignes à peu près parallèles et de direction nord-ouest, sud-est. L'une de ces lignes passe un peu au sud de Perpignan, l'autre joint les villes de Prades et de Céret.

— 1° Une première zone, fortement infestée, est située dans la moitié nord-est du département. Elle est représentée sur la carte par des triangles : les triangles clairs désignent les points où les prélèvements ont révélés la présence de *Calotermes*; les triangles foncés indiquent les points où *Reticulitermes lucifugus* a été identifié.

— 2° une région de faible infestation, au centre, est représentée par des carrés.

— 3° Une zone, au sud, qui paraît totalement dépourvue de Termites, est signalée par la présence de cercles.

En ce qui concerne la première zone, l'examen de la carte montre que l'infestation s'étend sur une vaste région située en grande partie au voisinage de la Mer et principalement couverte de Vigne. *Reticulitermes* y est réparti assez uniformément, avec une densité plutôt moyenne qui semble cependant s'élever légèrement dans le nord du département. On le trouve dans les souches mortes, ou en partie desséchées, des essences les plus variées, et un peu dans la Vigne. *Calotermes* domine dans une bande large de 20 km s'étalant le long de la côte, entre Banyuls et Salse, où il colonise la majorité des souches de Vigne et le Micocoulier. Mais, à l'inverse de *Reticulitermes*, il paraît beaucoup moins abondant dans le nord-ouest du département.

La répartition est donc assez inégale dans cette région. L'inversion du rapport des densités entre les deux espèces, quand on s'éloigne de la Mer, est difficile à expliquer. Elle est probablement due aux conditions écologiques, sans qu'on puisse invoquer, avec certitude, un facteur particulier.

La zone faiblement infestée comprend 12 communes situées au centre du département, dans une région dont l'altitude est inférieure à 300 m. On y trouve des arpents de Vigne peu attaqués, et dont les ceps parasités abritent le Terme lucifuge qui infeste aussi le Micocoulier et quelques arbres fruitiers. Comme dans la zone précédente, la densité de *R. lucifugus* est très moyenne (dans une Vigne abandon-

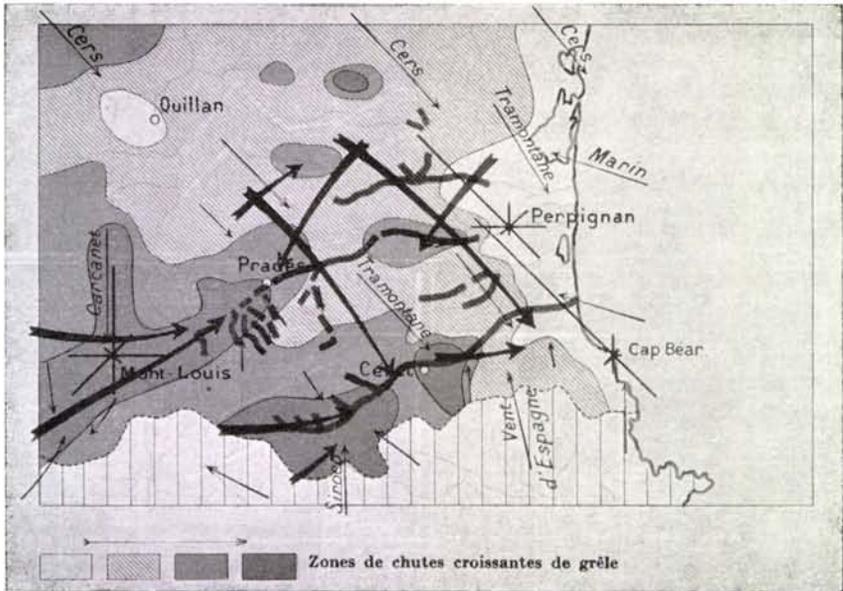


FIG. 3.

née, on a dénombré environ 1/3 de souches infestées). *Calotermes*, au contraire, se rencontre plus rarement.

Si l'on consulte la carte météorologique du département (fig. 3), on constate que cette zone est balayée par les vents et les orages. Ces perturbations se produisent principalement au moment des équinoxes; or, l'équinoxe d'automne, correspond à l'époque du vol nuptial de *Calotermes*. On peut donc penser qu'au moment de l'essaimage, les aîlés de *Calotermes* sont probablement emportés par les bourrasques et parviennent rarement à fonder sur place de nouvelles colonies. Quant à la présence de *Reticulitermes* dans cette zone, elle s'explique par le fait que cette espèce peut se reproduire sans accomplir de vol.

Ce rôle des agents atmosphériques, dans la répartition de *Calotermes flavicollis*, pourrait expliquer la très forte infestation de la région de Banyuls-sur-Mer qui se trouve au point de convergence de différents vents : vent d'Espagne, Tramontane, Marin, et de trajectoires d'orages venant du nord-ouest et de l'ouest.

La zone qui semble non infestée englobe 26 communes dont l'altitude est comprise entre 600 et 1 600 m, 13 d'entre elles étant situées au-dessus de 1 200 m. On peut donc penser, en première approximation, que l'altitude constitue, dans cette région, un facteur défavorable au développement des Termites. Elle interviendrait soit directement par

les conditions climatiques, soit indirectement par la couverture végétale. Toutefois, il est difficile d'affirmer que l'altitude de 600 m constitue véritablement une barrière écologique à l'extension des Isoptères. On peut néanmoins estimer qu'au-delà de cette limite, *Calotermes* se rencontre plus rarement car les conditions écologiques sont moins favorables à son développement. En ce qui concerne *Reticulitermes*, qui s'adapte plus facilement, il doit se tenir surtout dans le sol où il est plus difficile de le déceler. Quoi qu'il en soit, il semble peu probable qu'on trouve l'une ou l'autre espèce au-delà de 1 000 mètres sous nos latitudes.

Les résultats de cette enquête montrent aussi une inégalité dans les différentes formes de l'infestation.

Les deux espèces ne semblent inféodées à aucune plante particulière. On les trouve le plus souvent dans la Vigne et le Micocoulier, mais on les rencontre aussi dans des essences variées telles que : Ormes, Frênes, Platanes, Chataigniers, et divers types de Chênes et d'arbres fruitiers.

Il faut cependant remarquer que les deux espèces sont inégalement réparties entre ces différents hôtes. *Calotermes*, plus abondant, colonise le Micocoulier et plus particulièrement la Vigne (où on le rencontre dans 90 % des souches infestées). *Reticulitermes* connaît, au contraire, une répartition beaucoup plus générale et s'installe plus volontiers dans les arbres morts. Cela tient peut-être au mode particulier d'infestation de chaque type de Terme. *Calotermes* essaime au cours d'un vol et peut pénétrer dans les parties sèches des bras de Vigne dont les ceps, pour la plupart, sont vivants et portent des fruits. *Reticulitermes*, qui peut accomplir aussi un vol nuptial, se reproduit encore par migration dans le sol. Ce dernier mode de reproduction, le seul qui semble possible en Italie (GRASSI et SANDIAS, 1813), est probablement, en France, le plus fréquent (BUCHLI, 1954). Mais il limite peut-être l'infestation aux souches dont la partie enterrée est, au moins partiellement, morte, les Termites s'attaquant plus rarement à un bois vivant. Ceci pourrait peut-être expliquer pourquoi *Reticulitermes* se rencontre moins souvent dans la Vigne. Toutefois, ce facteur n'est sans doute pas le seul à intervenir dans l'inégale répartition des deux espèces entre les plantes-hôtes.

RÉSUMÉ

Les Termites français : *Calotermes flavicollis* (Fabr.) et *Reticulitermes*, se rencontrent dans les essences les plus variées. Les deux espèces sont inégalement réparties dans l'ensemble du département des Pyrénées Orientales. *Calotermes*, plus abondant, colonise plus particulièrement la vigne (où on le trouve dans 90 % des souches infestées) et le Micocoulier. *Reticulitermes* connaît, au contraire, une répartition beaucoup plus générale et s'installe plus volontiers dans les arbres

morts: il s'attaque aux charpentes des constructions alors que *Calotermes* ne s'y rencontre jamais.

L'altitude paraît limiter l'infestation sans qu'on puisse, cependant, établir de limite précise. Il semble douteux, toutefois, qu'on rencontre des *Termites* au-delà de 1 000 mètres sous nos latitudes.

Les agents atmosphériques interviennent probablement en limitant la dispersion des ailés au moment du vol nuptial. C'est ce qui pourrait expliquer l'existence d'une zone faiblement infestée au centre du département et la présence d'une forte concentration de *Termites* dans la région de Banyuls - Port-Vendres.

Le rapport numérique entre les deux espèces paraît s'inverser quand on s'éloigne de la côte. Alors que *Calotermes* domine dans une bande de 20 km le long du littoral, entre Banyuls et Salse, *Reticulitermes* semble plus abondant dans le nord-ouest du département.

BIBLIOGRAPHIE

- BUCHLI (H. R.) : L'origine des castes et les potentialités ontogéniques des Termites européens du genre *Reticulitermes* Holmgren (*Ann. Sc. Nat.*, II^e série, 1958).
 DUBOSCOQ (O.) et GRASSÉ (P. P.) : *Les Spirotrichonympha* et leur évolution. (*Arch. Zool. exp. et génér.*, vol. 67, N. et R. 1928, pp. 159-178.)
 FEYTAUD (J.) : *Le Terme de Saintonge*. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, vol. 178, 1924, pp. 241-244). — A propos des *Reticulitermes* de France. (*C. R. 8^e congrès inter. d'Entomol.*, Amsterdam, 1951, pp. 380-381.)
 GRASSÉ (P. P.) : Origine et répartition géographique des Termites français. (*Ann. Ecole nat. d'agric. de Montpellier*, t. XXIX, fasc. III, 1954, pp. 1-5.)
 GRASSI (B.) et SANDIAS (A.) : Costituzione et sviluppo della societa dei Termitidi. (*Att. Acad. Giovenia Catania*, 6-7, 1813.)

Intervention de M. BOUILLON.

L'influence du vent sur la dispersion et la distribution correspond-elle à des essaimges par temps de vent?

Réponse de M. VERRON.

J'ai eu l'occasion de voir des essaimges par temps de vent. On m'a d'autre part rapporté des cas d'essaimges emportés vers la mer par la tramontane.

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 « phase » 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 solliciteuse 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 solliciteuse 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 solliciteuse 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 solliciteuse 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.

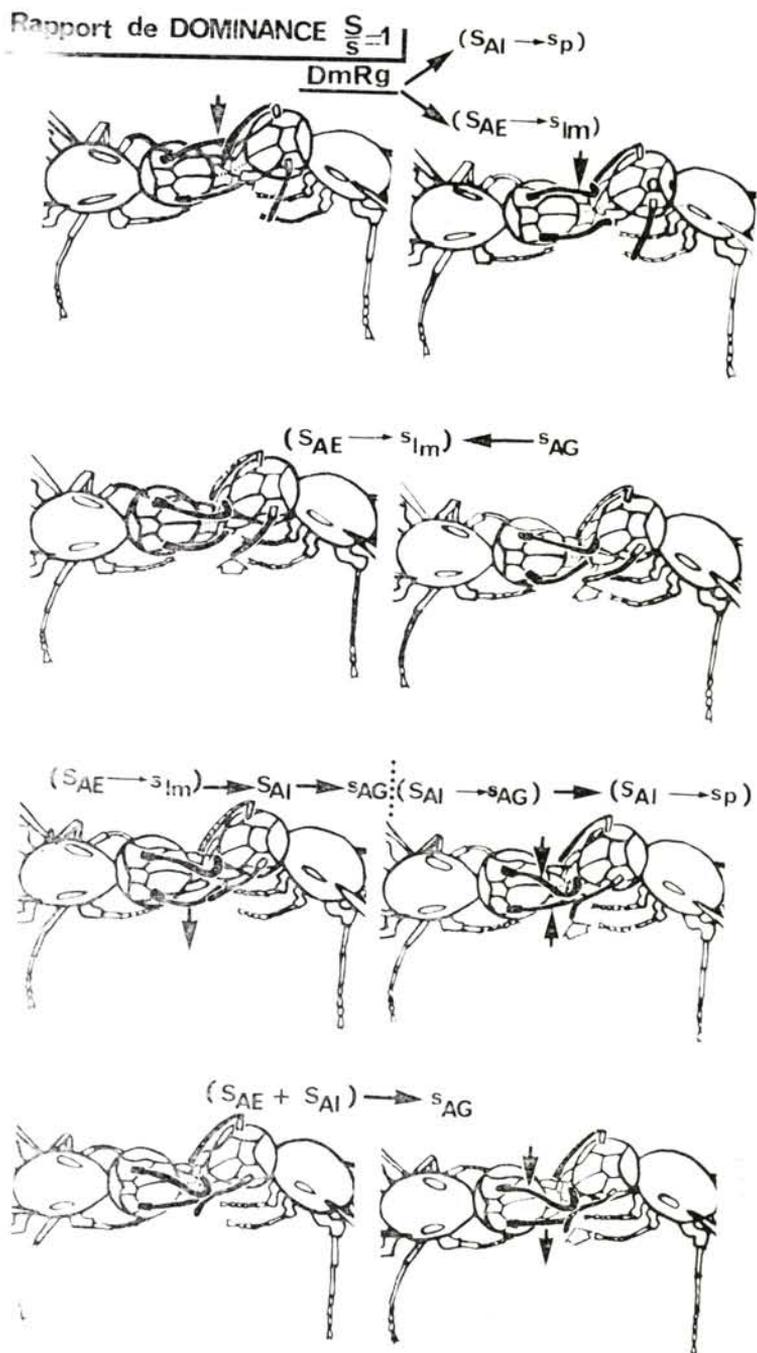
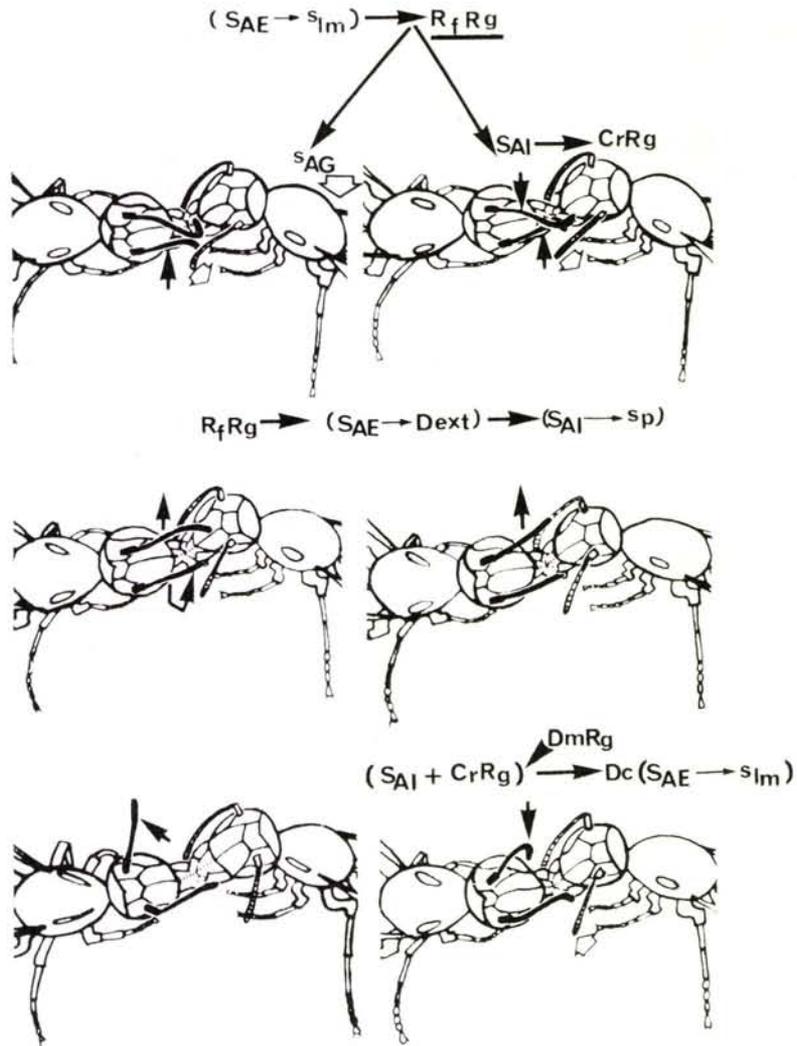


FIG. 1. — Formalisation de la succession des stimulations (de la solliciteuse) et des réponses (de la sollicitée, puis de la solliciteuse) qui permettent la continuité d'un contact trophallactique entre deux ouvrières d'égale dominance. La trophallaxie vient de commencer.



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.

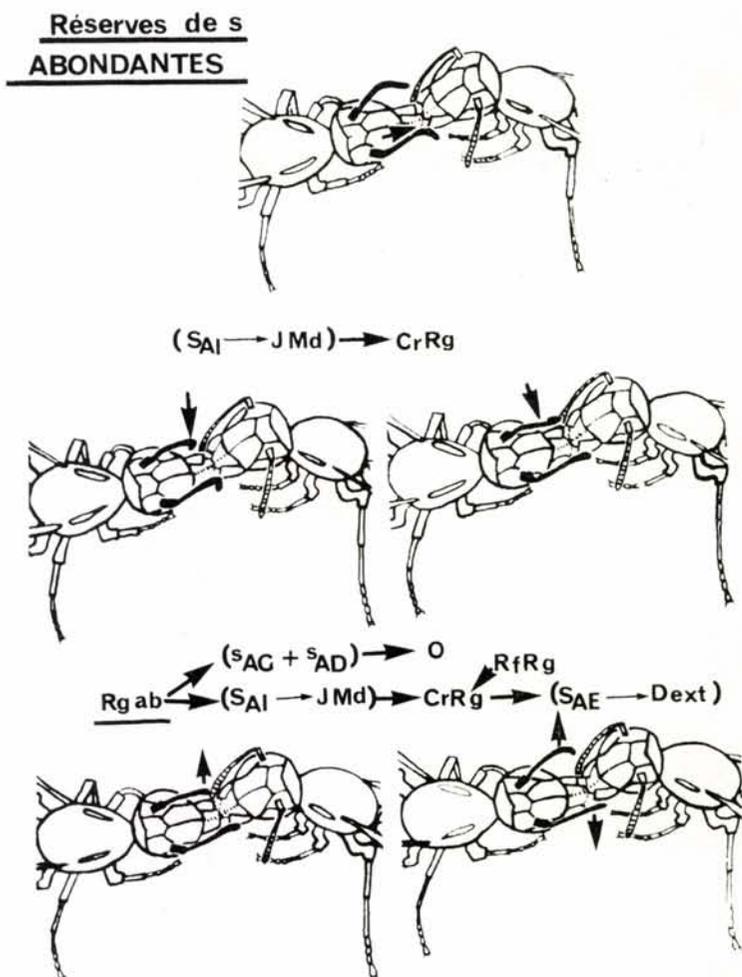


FIG. 2. — Succession des phrases antennaires entre deux ouvrières, lorsque les réserves de la sollicitée sont abondantes. Dans ce cas, la sollicitée régurgite de façon continue à la suite des premières stimulations portées par la solliciteuse dans son espace intermandibulaire. Celle-ci ne développe donc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

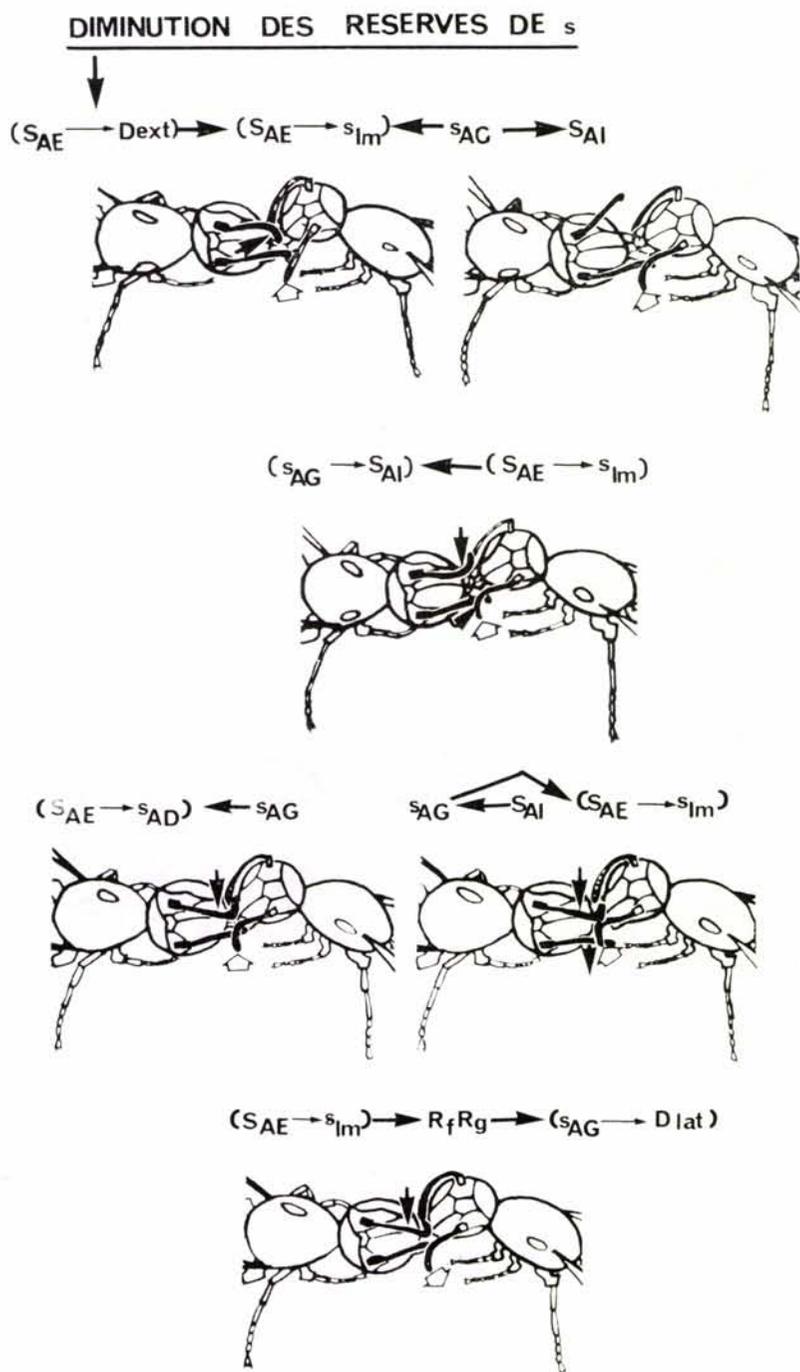


FIG. 3. — Succession des stimulations et des réponses qui se produisent entre deux ouvrières lorsque les réserves de la sollicitée commencent à s'épuiser. Dans ce cas, la sollicitée rabat souvent une antenne qui, après avoir rencontré les antennes de la sollicituse, cherche à s'insinuer entre les deux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

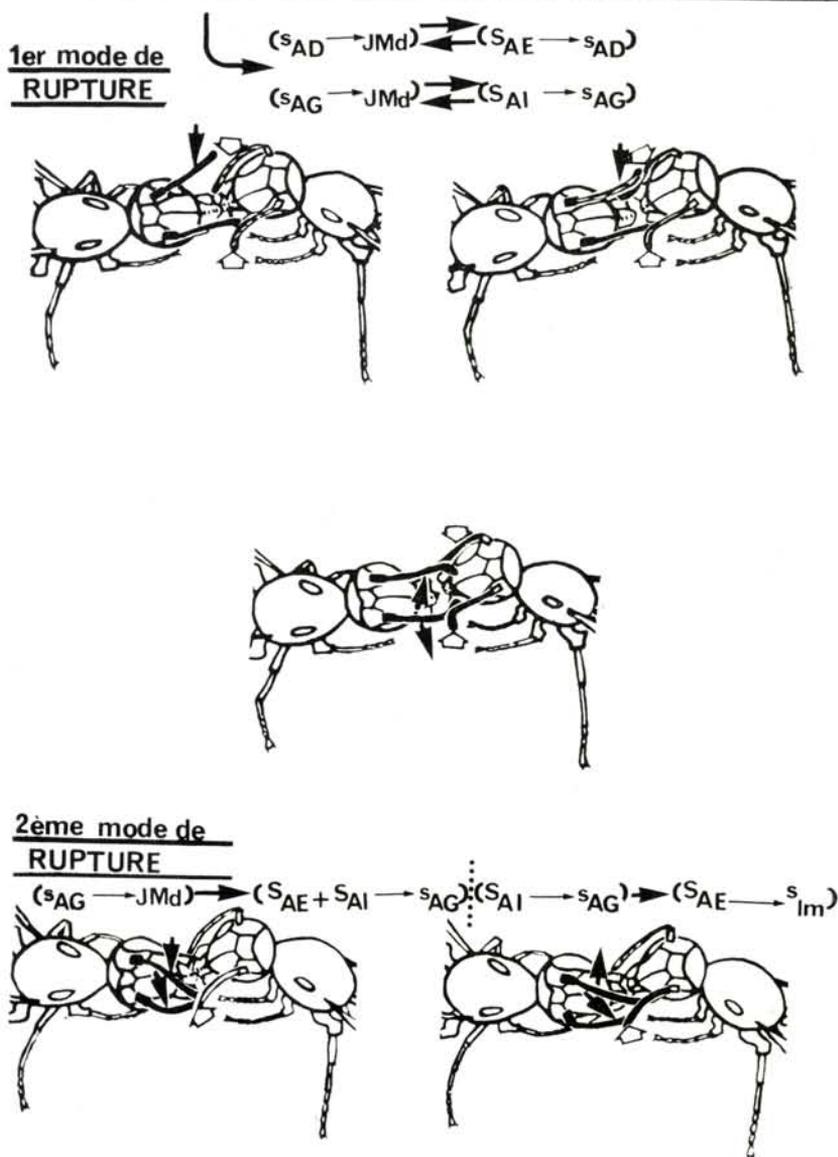


FIG. 4. — Succession des stimulations et des réponses qui se produisent entre deux ouvrières, au moment de la rupture du contact trophallactique par la sollicitée. La sollicitée cherche sans arrêt à insinuer une ou deux antennes entre les deux paires de mandibules. La sollicitée essaye de les repousser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

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

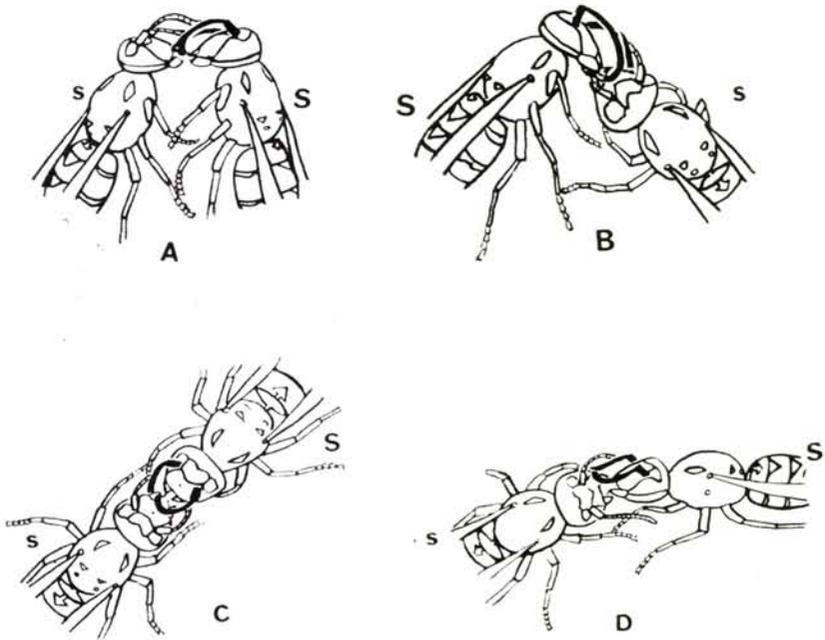


FIG. 5. — Les différentes postures adoptées d'emblée par les deux partenaires d'un contact trophallactique.

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.

**INFLUENCE DU PARASITE *XENOS VESPARUM* ROSSI
(STREPSIPTÈRES, STYLOPIDES)
SUR LES CELLULES NEUROSECRETRICES
DE LA PARS-INTERCEREBRALIS DE LEUR HOTE
POLISTES GALLICUS L. (HYMÉNOPTÈRES, VESPIDES)**

par Alain STRAMBI.

Laboratoire de Psychophysiologie,
C.N.R.S. - I.N.P., 21 chemin Y.-Aiguier, 13 - Marseille (9^e).

Les Insectes Strepsiptères sont endoparasites pendant une partie de leur existence. Leur hôte est un autre insecte. *Xenos* est inféodé au genre *Polistes*.

La larve triongulin du parasite s'introduit dans une larve de poliste. Quelques jours après la naissance imaginale de l'hôte, le *xenos* perce une membrane intersegmentaire abdominale et fait saillir à l'extérieur une partie chitinisée correspondant au céphalothorax de la prépupe. Le mâle du parasite subit une métamorphose complète, l'imago découpe une calotte dans la paroi de ses enveloppes et s'échappe au dehors. Le tégument imaginal de la femelle ne se détache de l'exuvie nymphale que sur sa face sternale. La femelle ne quitte pas son hôte. Les larves endoparasites et l'imago femelle baignent dans l'hémolymphe de l'hôte sans y provoquer de lésion.

L'action sur l'hôte prend deux aspects :

a) Modifications de caractères morphologiques externes.

Les femelles parasitées (= « stylopisées »), de certains Insectes, montrent des modifications de forme et de coloration qui les rapprochent des mâles.

SAUNDERS, dès 1850, signale ce phénomène chez *Prosopis rubicola* parasité par *Hylechthrus rubi*. Divers auteurs ont ensuite montré des actions comparables chez des Andrénes, des Odyneres, des *Sphex*, mais jamais on n'a vu de modifications de la morphologie externe chez les *Polistes* « stylopisés ».

b) Modifications des organes internes.

Dès 1828, KIRBY et SPENCE pensent que la « styloposition » empêche la reproduction des Andrénes. En 1836, WESTWOOD note que les ovaires des Andrénes stylopisées sont très réduits. De nombreux auteurs décrivent ensuite toutes les modifications des organes internes visibles dans divers hyménoptères et qui ne sont souvent que des déplacements ou des compressions d'organes dus au volume important

du parasite. En 1929, RABAUD et MILLOT étudient systématiquement des *Polistes* « stylopisés ». Ils constatent que les ovaires des animaux touchés sont très petits et que les corps gras sont généralement peu abondants. En 1956, BRANDENBURG, étudiant des *Andrènes* (*Andrena vaga* Pz) parasitées par *Stylops* sp., note que les corpora allata de l'hôte ne se développent pas. Cependant, il ne constate aucune différence dans les cellules neurosécrétrices de la pars-intercerebralis du cerveau.

Notre étude porte sur quatorze *Polistes gallicus* L. du sexe femelle dont six parasités par plusieurs individus de *Xenos* généralement des deux sexes. Il s'agit d'animaux, âgés de 25 à 30 jours, obtenus en élevage. Aucune différence morphologique ne permet de distinguer les ouvrières des fondatrices-filles.

Les ovaires sont encore, dans tous les cas, très peu développés et non fonctionnels.

Cependant, l'action des *xenos* est très nette dès ce moment, les ovocytes terminaux des guêpes « stylopisées » n'ont pas grandi depuis la mue imaginale.

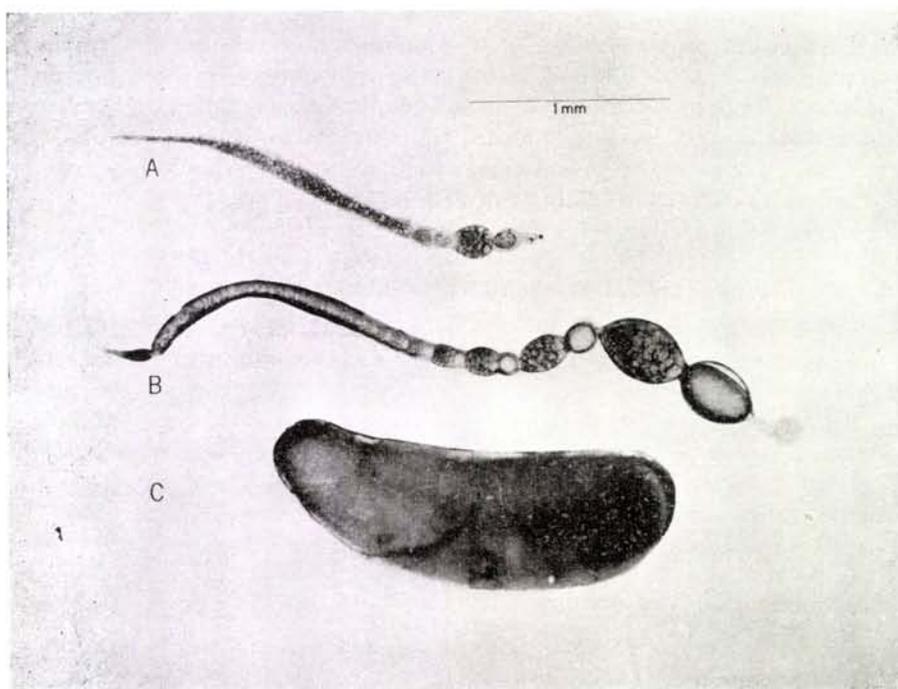


FIG. 1.

A : ovariole dépouillé de sa tunique provenant d'une guêpe parasitée par *Xenos*.

B : ovariole provenant d'une guêpe normale de même âge.

C : ovocyte mûr provenant d'une reine pondreuse.



FIG. 2. — Aspect d'une coupe histologique dans la pars intercerebralis d'une guêpe saine (A) et d'une guêpe « stylopedée » (B). On notera la faible quantité de neurosécrétion dans les cellules du sujet parasité.

La *fig. 1* permet de comparer les ovarioles d'une guêpe « styloposée » et d'un témoin, ainsi qu'un ovocyte mûr, prêt à être pondu, provenant d'une reproductrice âgée.

Les animaux ont été fixés par le liquide de BOUIN et le matériel neurosécrétoire du cerveau a été mis en évidence par la fuchsine paral-déhyde après oxydation permanganique (GABE 1953).

Les cellules neurosécrétrices de la pars-intercerebralis montrent des différences notables quant à la quantité de neurosécrétion qu'elles contiennent (*fig. 2*). Leur nombre ne diffère apparemment pas suivant que le sujet est parasité ou non.

Nous avons arbitrairement distingué quatre types de cellules neurosécrétrices selon leur richesse croissante en matériel neurosécrétoire. On a ensuite calculé les rapports (en %) du nombre de cellules de chaque type au nombre total de cellules contenant de la neurosécrétion. Le tableau montre nettement les différences entre les deux groupes pour chacune des catégories.

	Cellules neurosécrétrices (%)			
	Type 1	Type 2	Type 3	Type 4
Sujets normaux. . . .	28	46	19,5	6,5
Sujets parasités. . . .	69	27	4	0

On ne peut pas encore connaître la signification de cette vacuité relative des cellules neurosécrétrices en produits de sécrétion. Le parasite inhibe-t-il la formation du matériel neurosécrétoire ou provoque-t-il la décharge de ce matériel à partir des cellules de la pars-intercerebralis?

Le fait que, dans les deux cas, on voit des gouttelettes de neurosécrétion le long des axones des cellules neurosécrétrices est plutôt en faveur de cette seconde hypothèse. L'étude de fondatrices âgées parasitées est en cours; elle permettra peut-être de résoudre ce problème.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- BRANDENBURG (J.), 1956 : Das endokrine System des Kopfes von *Andrena vaga* Pz. (Ins. Hyménopt.) und Wirkung der Styloposisation (*Stylops*, Ins. Strepsipt.). *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, 45, 4, 343-364.
- GABE (M.), 1953 : Quelques applications de la coloration par la fuchsine paral-déhyde. *Bull. Micro. appl.*, 3, 153-162.
- KIRBY (W. M.), SPENCE (W. M.), 1828 : An introduction to entomology. Vol. 4.
- RABAUD (E.), MILLOT (J.), 1929 : Etude sur *Polistes gallicus* infesté par *Xenos vesparum* Rossi. *Arch. Anat. micr.*, 25, 280-292.
- SALT (G.), 1927 : The effect of styloposisation on aculeate Hymenoptera. *J. exper. Zool.*, 48, 223-231.
- SAUNDERS (S. S.), 1850 : Description of two new strepsipterous Insects from Albania, parasitical on bees of the genus *Hylaeus*; with some account of their habits and metamorphosis. *Trans. Ent. Soc. London*, 1, 43-59.
- WESTWOOD (J. O.), 1836 : Observations upon the Strepsiptera. *Trans. Ent. Soc. London*, 1, 169-172.

Intervention de M. CASSIER.

Pensez-vous que la taille réduite des corpora allata soit liée à un effet primaire ou au contraire soit une réaction à la castration parasitaire? Vous savez en effet, que chez les Blattes (SCHARRER) après ovariectomie, il y a dans un premier temps, hypertrophie des corpora allata et que ce n'est que secondairement que les corpora allata involuent.

Réponse de M. STRAMBI.

Je ne puis émettre d'hypothèse personnelle pour le moment. Je me contenterai de citer BRANDENBURG (1956), qui estime que chez *Andrena vaga* parasitée par *Stylops* sp. il y a une *absence d'accroissement* des corpora allata.

Interventions de M. ZUBERI.

1° Est-ce que vous avez vu des cellules neuro-sécrétrices ailleurs que dans la pars-intercerebralis, dans le cerveau et le ganglion sous-œsophagien.

2° Quelle fixation aviez-vous employée?

Réponses de M. STRAMBI.

1° Non.

2° Le liquide de BOUIN.

CELLULES RONDES ET CELLULES HEXAGONALES CHEZ LES APIDES ET LES VESPIDES

par M. VUILLAUME,

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

Tous ceux qui se sont occupés d'Abeilles, chercheurs aussi bien qu'apiculteurs, n'ont pu échapper à une admiration, fort justifiée d'ailleurs, de cette société d'insectes.

Ainsi, VON FRISCH, parlant des cellules d'Abeilles, dans son livre « *Vie et Mœurs des Abeilles* » (Edition de 1958), écrit : « Ce qu'il y a de plus remarquable, c'est que les parois latérales des cellules forment des hexagones. De prime abord, les abeilles pourraient tout aussi bien bâtir des logettes à parois incurvées, comme le font effectivement les Bourdons, ou bien faire s'appuyer les unes sur les autres un certain nombre de faces latérales. Mais des cellules rondes, octogonales ou pentagonales laisseraient entre elles des interstices inutilisés, ce qui serait un gaspillage d'espace; en outre, chaque cellule devrait avoir, dans ces cas, des parois qui ne lui serviraient qu'à elle seule, en partie sinon complètement, et il y aurait donc gaspillage de matériaux... »

VON FRISCH est plein d'admiration pour le génie des Abeilles : économie de matériaux, capacité maximum des rayons, forme beaucoup mieux adaptée à celle des larves que le seraient des cellules à section triangulaires par exemple. « Avec leurs cellules hexagonales, les Abeilles ont vraiment trouvé la forme la meilleure et la plus économique qui se puisse concevoir. Quant à savoir comment elles y sont arrivées, c'est ce qui a déjà fait l'objet de beaucoup de discussions et d'articles, sans qu'aucun des savants qui ont étudié le problème ne soit parvenu à le résoudre. »

Dans sa thèse (1957), DARCHEN (2), étudiant les techniques de construction chez « *Apis mellifica* » fait un historique sommaire des recherches concernant la forme des cellules : perfections, imperfections, loi de l'économie. Il émet une théorie nouvelle, semble-t-il, s'ajoutant aux 3 théories existant déjà à l'époque.

De 1620 à nos jours 4 théories semblent donc s'affronter :

La 1^{re}, la plus souvent admise, attribue sans réserve aux Abeilles une intelligence réelle et une précision dans l'édification d'emblée de cellules régulières, parfaitement hexagonales, aux fonds tétraédriques;

la 2^e, émise par HUBER en 1814, admet que les Abeilles commettent certains écarts dans l'évaluation des angles et des dimensions des cel-

lules, ces écarts sont tels que l'ensemble garde une forme générale parfaite (HUBER 1814); l'erreur est humaine, à plus forte raison animale. Ces cellules hexagonales seraient construites, d'après ces 2 théories, d'emblée, sans retouches, avec ou sans écarts (REAUMUR 1740);

la 3^e théorie adoptée par DARCHEN postule que les Abeilles creusent de leurs mandibules des amas irréguliers de cire, la disposition des mandibules imposant à la construction cet angle constant que font deux faces voisines des cellules. Pourquoi alors les Abeilles, construisent des cellules royales, n'utilisent-elles plus ce moyen de mesure, et cette technique?;

la 4^e théorie est résumée dans cette citation de Buffon : « ...Ces cellules des Abeilles, ces hexagones tant vantés, tant admirés me fournissent une preuve de plus contre l'enthousiasme et l'admiration : cette figure, toute géométrique et toute régulière qu'elle nous paraît, et qu'elle est en effet dans la spéculation, n'est ici qu'un résultat mécanique et assez imparfait qui se trouve dans la nature, et que l'on remarque même dans ses productions les plus brutes; les cristaux et plusieurs autres pierres, quelques sels... prennent constamment cette figure dans leur formation ». Des gouttelettes de résine, des bulles de savon restent sphériques si elles n'ont pas de contact avec des voisines. Elles deviennent prismatiques lorsqu'elles sont enrobées dans une masse de gouttelettes ou de bulles semblables (*fig. n° 1 et 2*).

Cette théorie mécanique fort ancienne trouve un adepte en 1942, en la personne de Marcellin REY (3) qui publie une note ignorée depuis par tous les biologistes travaillant sur l'Abeille. Son travail n'est, en

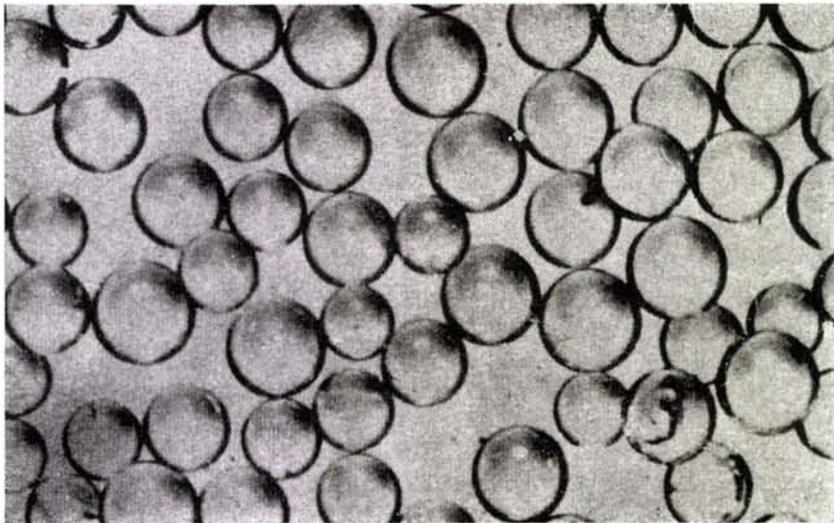


FIG. 1. — Perles de résine (x 10).

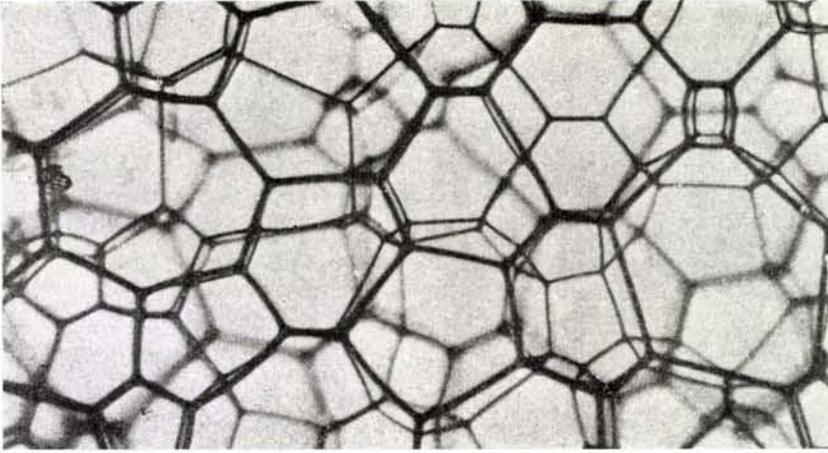


Fig. 2. — Mousse de savon composée de cellules polyédriques à parois lamellaires très minces.

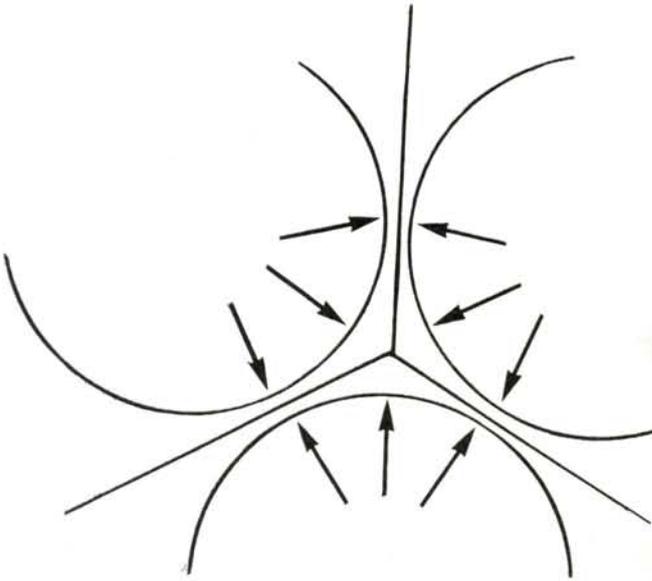


Fig. 3. — Passage du cylindre au prisme par compression (d'après REY).

effet, mentionné par aucun d'eux. Il donne pour preuve de cette théorie les résultats de l'expérience suivante : il place dans une presse, des cylindres malléables, en l'occurrence des cigarettes parallèles et contiguës. La pression déforme les cigarettes et les transforme en prismes hexagonaux parfaits. Le même phénomène s'observe avec des

petits pois mis à ramollir dans l'eau. Les petits pois sphériques se transforment en prismes réguliers.

C'est une expérience intéressante qui montre le rôle de pressions homogènes sur des cylindres déformables, tangents les uns aux autres. Cette expérience, réalisée dans le but d'expliquer la forme des cellules d'Abeilles, est toutefois critiquable. Les cigarettes constituent des cylindres pleins alors que les alvéoles d'Abeilles sont des prismes creux. Les pressions sont extérieures dans le cas des cigarettes, elles sont intérieures dans celui des cellules. C'est la raison pour laquelle nous avons imaginé et réalisé un appareil permettant de reproduire aussi parfaitement que possible des pressions intérieures dans des cylindres creux, pressions égales sur toute la surface interne des cylindres (*fig. n° 3*).

DESCRIPTION DE L'APPAREIL (*fig. 4*)

Un réservoir d'air comprimé communique avec les ouvertures de « préservatifs », réalisant des cylindres à paroi souple et déformable. Les manchons sont placés à intervalles réguliers, ces intervalles sont tels qu'une légère pression dans l'appareil amène les parois de cylindres voisins en contact. On matérialise par de la colle sur les tangentes les lignes de soudure des cellules entre elles, comme on peut le voir nettement sur des rayons de Vespides. En effet les Guêpes ou Frelons n'ajoutent pas des prismes ou des cylindres aux cellules pré-existantes, mais des demi-cylindres, chaque bord étant soudé à la ligne de relief maximum de la cellule existante en bordure du rayon.

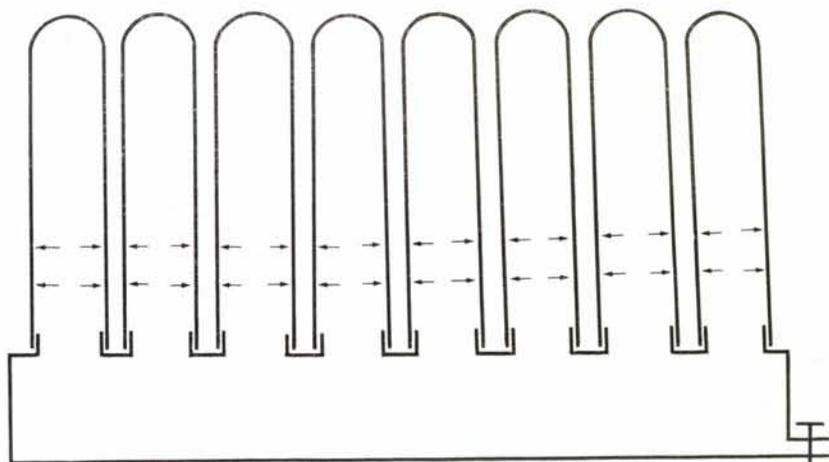


FIG. 4. — Dispositif expérimental montrant la position des cylindres creux.

RÉSULTATS OBTENUS

Pour une pression suffisante, les cylindres se transforment en hexagones à peu près parfaits. Le manque de perfection réside dans la difficulté de déposer la colle sur des lignes parfaitement rectilignes et exactement suivant les tangentes.

Les cylindres centraux se transforment en prismes hexagonaux.

Les cylindres périphériques présentent deux régions : d'une part les demi-cylindres en contact avec les cylindres centraux (*fig. 5*) qui se transforment en 1/2 prismes hexagonaux; d'autre part les 1/2 cylindres externes, sans contact avec d'autres cylindres, qui conservent leur forme primitive.



FIG. 5. — Un cylindre marginal. La moitié interne est prismatique, la moitié externe est restée cylindrique.

Ces résultats expérimentaux sont exactement comparables à ce que l'on observe sur des rayons d'Abeilles ou mieux encore de Vespides; Guêpes, Frelons ou Polistes (*fig. 6 et 7*). Chaque fois qu'une cellule n'a pas de contact avec d'autres cellules, elle est parfaitement cylindrique (cellules initiales de rayons chez les Vespides ou cellules émergeant partiellement des rayons, la partie émergente est cylindrique) — (*fig. 8*). Nous avons réalisé, avec la technique décrite ci-dessus, des images semblables à celles obtenues par les Guêpes ou Frelons, quand la construction du nid, à peine ébauchée, atteint le stade de 2 et 3 cel-

lules. Les parois communes internes deviennent vite planes, alors que les bords externes libres restent parfaitement demi-cylindriques. Sur les cellules de la rangée du bord des rayons, il est frappant de voir la forme demi-cylindrique pour les faces extérieures du rayon et demi-hexagonale à l'intérieur.

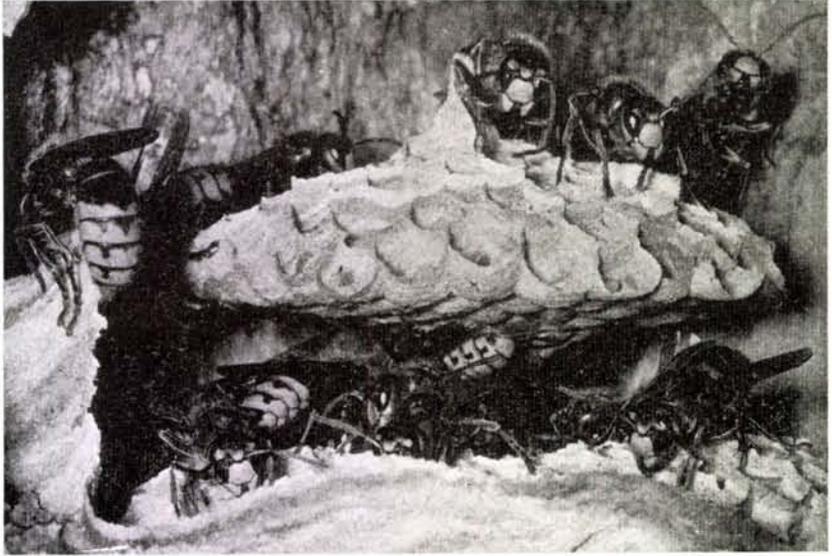


FIG. 6. — Nid de Frelons, notez les bords externes arrondis de cellules périphériques.

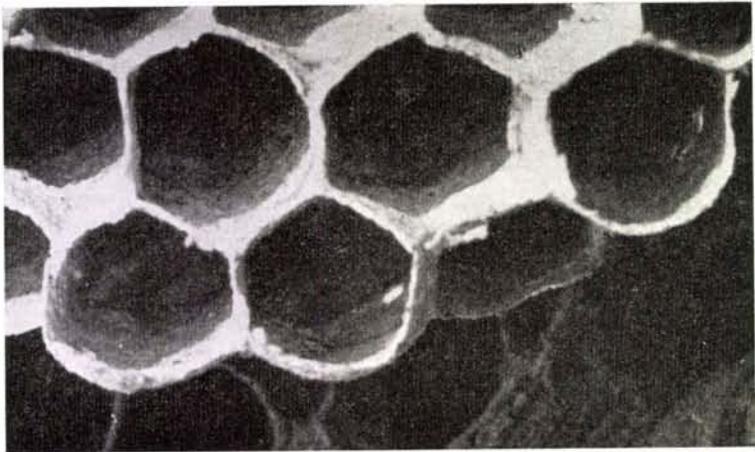


FIG. 7. — Périphérie d'un rayon de nid de Frelons. Les cellules marginales ont leur bord externe parfaitement arrondi. Dans les cellules de la deuxième rangée les parois externes sont encore arrondies, les parois internes sont planes.

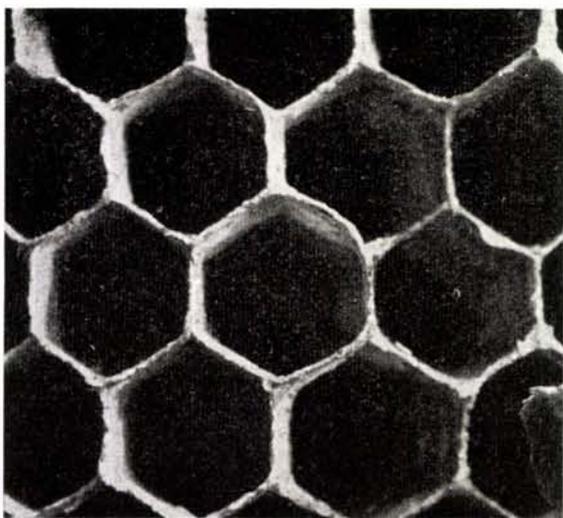


FIG. 8. — Cellules d'un rayon de nid de Frelons. La cellule centrale, arrondie, déborde du rayon.

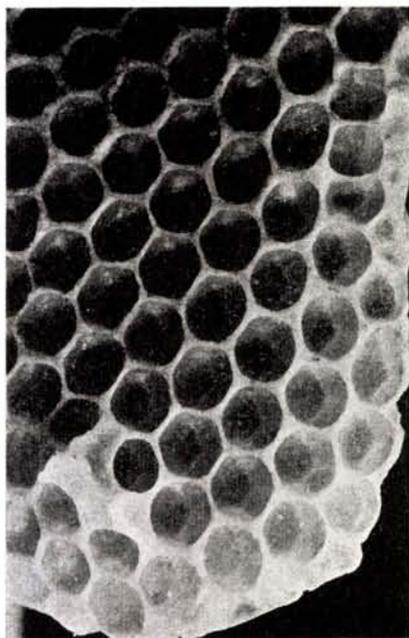


FIG. 9. — Ebauche d'un rayon de cire d'Abeilles, en construction. Notez les bords arrondis des cellules.

Pour les rayons d'Abeilles la partie des cellules où travaillent les ouvrières a toujours une section ronde (*fig. 9 et 10*), qu'il s'agisse de construction faite sur de la « cire gaufrée », c'est-à-dire, sur laquelle

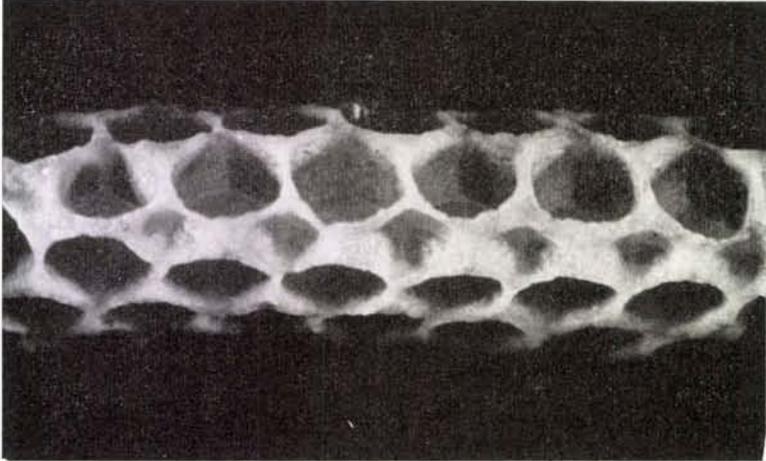


FIG. 10. — Bord de l'ébauche vu par la tranche.

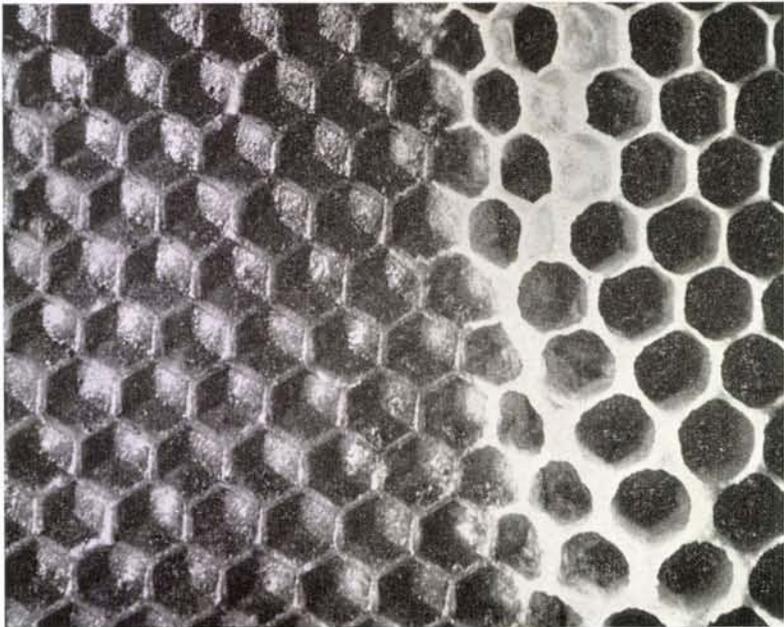


FIG. 11. — Construction sur « cire gaufrée ». Dès la construction ébauchée (à droite), les cellules s'arrondissent.

l'homme a imprimé mécaniquement cette forme tétraédrique typique de la base des cellules naturelles, ou qu'il s'agisse de construction réalisée en totalité par les Abeilles (*fig. 11*).

Dès que les Abeilles apportent la moindre quantité de cire sur les bords de ces tétraèdres parfaits, artificiels, elles la déposent en construisant des cylindres réguliers.

Il est curieux de voir également la forme des cellules royales qui, pendant au dehors des rayons, isolées les unes des autres, sont toujours cylindriques.

Les Abeilles font, en outre, de très nombreuses constructions de cellules aberrantes, la plupart sont alors rondes, comme nous l'avons montré dans une note commune (VUILLAUME M. et NAULLEAU G., 1960). A partir d'ébauches artificielles de cire, de forme et de taille variées (« barquettes », cupules), les Abeilles réalisent des séries de cellules rondes d'abord irrégulières, devenant régulière après de nombreux remaniement, mais possédant toujours des cloisons communes planes, des cloisons libres arrondies.

Si l'on observe un rayon de cire d'Abeilles en construction, on est frappé de voir le changement de forme des cellules. Elles sont parfaitement rondes à la surface du rayon, les mêmes cellules devenant hexagonales en profondeur.

Ces faits nous laissent croire que les Abeilles et les Guêpes construisent des cylindres ou des 1/2 cylindres, que des pressions égales, internes, modifient et transforment en prismes hexagonaux plus ou moins réguliers. Des mesures précises montrent en effet que la perfection de ces cellules est loin d'être atteinte, elles varient quant à leur taille et leur forme, même pour des cellules de catégorie identique (cellules d'ouvrières par exemple).

D'où viennent ces pressions égales exercées à l'intérieur des cellules? Elles résulteraient des efforts que font les Guêpes et Abeilles pour sortir des cellules dans lesquelles elles ont pénétrées la tête la première. Toute personne, ayant observé de près une Abeille ou une Guêpe dans cette position apparemment inconfortable, a été frappée de voir l'énergie que doit dépenser cet animal pour sortir de cette position. De ses pattes il appuie sur les côtés de la cellule et laisse une marque de cette pression sur les cloisons qui sont très souvent incurvées, et non planes comme on les a toujours décrites jusqu'à présent (*fig. 7, 8, 9*). On peut déduire de l'examen de ces cellules, celles qui ont été habitées en dernier par des ouvrières. Si les pressions sont égales, c'est qu'elles résultent d'une moyenne de pressions exercées par de nombreuses abeilles ou guêpes, qui, pour différentes raisons (nettoyage, approvisionnement de larves, « flaneuses »), ont pénétré dans la même cellule.

Si les ouvrières exercent des pressions, les larves, lorsqu'elles ont atteint un certain développement, remplissent les cellules et leurs mouvements nombreux, lors d'échanges de nourriture, ainsi que leur

mouvement tournant quand elles tissent leur cocon, contribuent en grande partie à écarter les parois des cellules et à les aplanir. Pour s'en convaincre il suffit de voir la forme des cellules dans un nid en construction. Ces cellules sont rapidement occupées, du centre vers la périphérie, par des larves de plus en plus petites. Elles se répartissent en zones concentriques régulières.

Les cellules du bord, occupées par des œufs, gardent la forme que leur a donnée la Guêpe ou le Frelon lors de son édification.

Dans la 2^e rangée à partir du bord, des larves de grosses tailles modifient cette forme. Les faces de cellules en contact avec des cellules occupées par d'autres grosses larves deviennent planes, alors que les faces dirigées vers la rangée de cellules extérieures, occupées par des petites larves, restent arrondies (*fig. 7*).

Un autre fait montre le rôle de ces pressions exercées par les nymphes. Quand, dans un rayon de couvain operculé, éclot une Guêpe, les Guêpes logées dans les cellules voisines dépriment les cloisons de la cellule qui vient d'être vidée.

CONCLUSION

En conclusion, les faits, que nous rapportons dans cette communication, tendraient à montrer que les Guêpes et les Abeilles ne construisent pas de cellules hexagonales, mais des cellules rondes, que des pressions internes exercées par les larves et les ouvrières aplanissent rapidement, pour aboutir aux cellules prismatiques, plus ou moins parfaites, que tout le monde connaît.

Les Abeilles, comme certains auteurs l'on dit auparavant, n'auraient aucun appareil de mesure leur permettant de construire des cellules dont les faces font entre elles un angle constant. Un simple processus physique, mécanique serait à l'origine de cette structure particulière.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- K. FRISCH (Von), 1958 : Vie et mœurs des Abeilles (Albin Michel).
 R. DARCHEN, 1957 : Les techniques de construction chez *Apis mellifica*. *Thèse*, Paris.
 M. REY, 1942 : Sur les raisons de la forme et de la disposition des alvéoles dans les rayons d'Abeilles. *Bull. Soc. Linn. de Lyon*, 11^e année, n° 4, avril 1942.
 M. VUILLAUME et G. NAULLEAU, 1960 : Construction de cellules aberrantes rondes et cellules irrégulières chez *Apis mellifica*, *Annales de l'Abeille*, n° 1, p. 45-63.

Intervention de M. GERVET.

Je n'ai pas encore pu étudier de façon approfondie l'exposé de M. VUILLAUME, mais je tiens à lui signaler quelques remarques, faites chez les Polistes, qui me semblent difficilement explicables par sa théorie.

1^o Tout d'abord certaines guêpes, sans doute pour des raisons innées, construisent fréquemment des cellules de forme anormale (pentagonales ou irrégulières...). Il s'ensuit des irrégularités dans les formes des cellules voisines, sans que l'apparition des larves, ou les « plongeons » successifs des imagos dans la cellule amènent une tendance à la régularisation en cellules hexagonales. Il semble donc s'agir d'un comportement lié à l'individu, sans doute à base innée, plus que d'une influence mécanique du type que vous évoquez qui devrait s'exercer de la même façon dans tous les nids.

2^o Le deuxième point concerne la plasticité du matériau de construction. Vous dites que le carton est un matériau plastique quand il est imbibé d'humidité, mais le malheur est que justement, il n'est pas imbibé d'humidité dans le nid. La seule région de la paroi cellulaire qui soit plastique est le rebord de l'alvéole que la guêpe est en train de travailler. Or, à ce niveau, ne s'exerce aucune pression. Il apparaîtrait donc logique que la forme soit liée au comportement de l'animal en train de construire et non à un événement survenu ultérieurement. De plus, certaines constructions, de type inhabituel, ne semblent guère confirmer votre théorie. Ainsi, les cellules anormales, seront construites au dos du gâteau cellulaire, ne sont jamais fonctionnelles et restent d'ailleurs fort peu profondes (quelques millimètres seulement). Il ne saurait donc s'y exercer de pression car il n'y a ni larve, ni enfoncement des ouvrières qui ne s'y intéressent pratiquement pas. Néanmoins, dès que plusieurs de ces cellules sont accolées, la forme hexagonale apparaît. Il en va d'ailleurs de même, quand des ébauches cellulaires sont accolées sur le substrat. Les constructions parfois édifiées sur les aperçus conduisent à la même remarque.

Enfin, l'examen de l'animal en train de construire sur une cellule centrale ne plaide pas non plus pour votre théorie. La guêpe dépose son carton sur une paroi cellulaire puis, brusquement, accuse les angles en effectuant une rotation de 60°. Ne s'agirait-il pas plutôt d'un réflexe d'ordre postural, la stimulation de la cellule voisine provoquant cette rotation? Ceci expliquerait également que les cellules qui dépassent, ou celles qui sont au bord du nid aient un rebord circulaire; l'absence de cellule voisine ne peut pas provoquer la rotation de 60°. La situation stimulante est elle-même différente au centre et à la périphérie du nid, sur une cellule qui dépasse ou sur une autre qui est au niveau de ses voisines. Il est clair que la réaction de l'animal en train de construire, et dont le comportement s'ajuste étroitement à cette situation, doit également différer dans le détail de l'ajustement spatial.

Réponses de M. VUILLAUME.

1^o Voir réponse faite à M. STRAMBI.

2^o En ce qui concerne la malléabilité d'un matériau que vous dites sec, dans le nid, matériau particulièrement friable, on peut remarquer (je n'ai aucune mesure d'humidification de ce « carton ») que les larves respirent par deux rangées de stigmates respiratoires, situées le long de la larve. L'air expiré est très riche en eau. Peut-être que cette humidification suffit-elle?

La guêpe construisant sur une cellule effectue peut-être une rotation de 60° . Je n'ai jamais vu de guêpes effectuant ce travail dans ce cas particulier. Il n'en demeure pas moins vrai que chez les guêpes, frelons (je ne sais pas chez les Polistes), lorsqu'une cellule déborde même de quelques $1/10^\circ$ de mm, elle est arrondie.

Interventions de M. STRAMBI.

1° Vous avez interprété la construction d'un nid de guêpe comme étant *radiaire*. Or, au moins chez le Poliste, si la forme du nid est globalement ronde, les cellules sont alignées en quinconce. Si une guêpe a construit une cellule, anormale, pentagonale par exemple, (cf. intervention GERVET) l'alignement peut être brisé à cet endroit, mais c'est l'exception.

2° Je voudrais signaler une différence fondamentale entre la construction chez l'Abeille et chez la Guêpe.

Chez la première, la cire est normalement retravaillée. C'est ainsi que vous signalez que les cellules se terminent à leur partie apicale par un bourrelet qui donne une forme circulaire à l'orifice supérieur. Lorsque ces cellules sont rehaussées, ce bourrelet est détruit et les abeilles posent à la place une paroi mince, hexagonale, un nouveau bourrelet sera construit plus haut.

Chez les Polistes au contraire, la pose d'une paroi cellulaire est définitive. Lorsqu'une ébauche de cellule ronde a été posée, elle le reste, et n'est pratiquement pas retravaillée, ce n'est qu'au cours du rehaussement de la cellule que celle-ci pourra devenir hexagonale. Mais, à ce moment, la Guêpe rencontre des cellules voisines. La perception de celles-ci par la Guêpe pourrait provoquer un réflexe postural aboutissant à la pose d'une paroi anguleuse. Des cellules peuvent être abaissées, mais dans ce cas, la matière est perdue, elle tombe au pied du nid et n'est pas réemployée.

3° On peut remarquer sur un gâteau de cire d'Abeille portant des cellules royales, une zone intermédiaire avec des cellules normales, qui passent à des cellules de moins en moins profondes, qui sont construites jusque sur la cellule de Reine. Ces cellules très basses ne contiennent pas de couvain, elles sont hexagonales.

Votre hypothèse permet-elle d'expliquer ce fait?

Réponses de M. VUILLAUME.

Chez les Polistes, Guêpes, Frelons, les rayons sont ronds mais construits à partir d'un centre. Les cellules ajoutées en cercles concentriques ne peuvent être toutes parfaitement hexagonales, il faut des cellules qui permettent de garder une direction radiaire des cellules.

Pour les cellules royales, elles sont effectivement décorées de figures creuses, mais elle ne sont pas parfaitement prismatiques, voyez de près.

Quand les abeilles modifient la forme et la taille d'une cellule, elles détruisent effectivement, reconstruisent ensuite, mais nous trouvons toujours au bord de la cellule un bourrelet arrondi.

Interventions de M. MONTAGNER.

1° (Réponse à M. STRAMBI).

Les Guêpes peuvent parfaitement rogner des cellules et utiliser les matériaux ainsi récoltés à construire d'autres cellules ou à les réparer.

2° L'espace intermandibulaire guide-t-il les abeilles dans l'élaboration de parois régulièrement épaisses.

Réponse de M. VUILLAUME.

L'espace intermandibulaire est variable. Il y a peut-être un processus régulateur d'un écartement constant qui ne l'est d'ailleurs qu'approximativement.

Interventions de M. DARCHEN.

1° Comment expliquez-vous la transformation d'une cellule arrondie d'un bord de rayon? Par pressions, cette paroi, à mon avis, doit faire des plis.

2° Vous dites également que les Guêpes ou les Abeilles modifient la forme des cloisons.

Réponses de M. VUILLAUME.

1° Pas obligatoirement. Vous avez un matériau malléable qui peut s'adapter.

2° Comment voulez-vous qu'une Guêpe sorte une grosse larve d'une cellule pour modifier la forme des parois. Il lui faudra ensuite la réintroduire dans sa cellule. Elle ne peut en effet modifier une cloison d'un cellule habitée (voir remarque faite à Grassé) avec cellules des deuxièmes rangées des rayons de nids de Frelons.

Intervention de M. le Professeur GRASSÉ.

Rappel des travaux d'Etienne RABAUD sur la structure hexagonale des alvéoles prismatiques qui, d'accord avec M. VUILLAUME, attribuent la forme à des pressions réciproques.

Les pressions venant de l'intérieur dans le cas des larves de Cétoïnes construisant leur cocon de métamorphose donnent un volume sphérique ou un ellipsoïde.

Il faut aussi expliquer la forme particulière des fonds de cellules.

Quoiqu'il en soit, la construction des assises de cellules superposées, en alternance est le fait de la conduite même de l'insecte mais non le résultat de pressions.

Réponse de M. VUILLAUME.

La larve de Cétoïne est seule, dans un cocon tandis que dans un rayon de guêpes ou de frelons, vous avez des larves dans toutes les cellules voisines en contact les unes avec les autres. C'est l'existence de ces larves voisines qui empêchent les cloisons de s'incurver. Cela est net sur la deuxième rangée de cellules à partir du bord. Les cellules périphériques étant occupées par des œufs ou des petites larves gardent leur forme arrondie initiale. Dans la deuxième rangée les cellules vers l'extérieur n'ont aucune contre pression. Les cloisons gardent leur forme arrondie. Vers le centre et latéralement les cloisons en contact avec des cellules occupées par des larves de grosse taille s'aplatissent. Quand d'un rayon de couvain operculé sort une abeille ou une guêpe, elle libère sa cellule des pressions internes qu'elle y exerçait. Aussitôt les cellules périphériques voient leur cloison dirigée vers le « vide » s'incurver.

Pour les fonds des cellules, leur forme définitive dépend du même processus. Les abeilles ne déposent pas leur cire n'importe où, mais sur un relief. Le fond d'une cellule arrondie déborde de l'autre côté.

C'est sur ce relief que sera déposée la cire destinée à l'édification d'une cloison. C'est le même stimulus (relief) qui guide la guêpe dans le dépôt de leur boulette destinée à ébaucher une nouvelle cellule.

Quand DARCHEN étudie la construction des rayons, lors de cette construction sur support nu, les ouvrières commencent à déposer n'importe où leurs écailles de cire. Rien ne les stimule pour qu'elles déposent en un point plutôt qu'en un autre. Quand les suivantes arrivent, elles vont être stimulées par les différents reliefs faits par les premières écailles. Certaines vont devenir plus importantes que d'autres et serviront de pôle d'attraction au détriment des plus petites qui ne tardent pas à être abandonnées. Quelques ébauches (2 à 3) vont subsister.

GRASSE : c'est de la Stigmergie.

VUILLAUME : très certainement.

Intervention de M. LE MASNE.

Une observation qui serait une expérience naturelle, me semble capable de décider de la solidité de la nouvelle théorie proposée par VUILLAUME. Si, au moment où des Guêpes édifient une surélévation de cellule, on les fait construire avec du papier de couleurs différentes, disons jaune alors que les parties déjà construites seraient grises, il serait possible de voir si la bandelette jaune *cylindrique* devient ensuite *prismatique*.

L'argument, l'observation, des parties cylindriques du haut des cellules me semble un des plus intéressants. Il faudrait *voir* si ce cylindre devient prismatique.

D'autre part, il serait utile de posséder des détails plus nombreux sur les gestes, les positions du corps, qui assurent ces pressions internes.

Réponse de M. VUILLAUME.

Cela est compris dans notre conclusion où je dis qu'il nous faut observer non pas un rayon, une cellule construite, mais l'animal au moment où il construit et la manière de construire.

Intervention de M. LEDOUX.

Si cette théorie est exacte, ne devrait-on pas observer l'apparition d'alvéoles hexagonaux chez les Fourmis cartonnières par exemple? Il ne semble pas que cela soit le cas.

Réponse de M. VUILLAUME.

C'est possible. Nous n'avons aucune donnée sur ce problème, et pour nos besoins ultérieurs, pour étudier la forme des cellules chez les Hyménoptères sociaux, je fais appel à toutes les personnes qui peuvent nous envoyer des nids de toute origine, d'espèces différentes pour pouvoir faire une étude comparative.

Intervention de M. CHAUVIN.

A propos de la forme du fond : lorsque les abeilles divisent par une deuxième fond, une cellule anormalement profonde, les pressions éventuelles sur le fond ne s'exercent que dans une direction. Le fond est alors arrondi et non pas triédrique.

Réponse de M. VUILLAUME.

Je n'ai pas de telles cellules sous les yeux mais j'en ai vues et il me semble qu'il en soit ainsi. A vérifier ultérieurement.

GLANDE TARSALE DES ABEILLES SANS AIGUILLON¹

Carminda da CRUZ LANDIM et Marina Aparecida STAURENGO
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Rio Claro.

INTRODUCTION

En 1962 CHAUVIN a publié un travail sur les glandes tarsales d'*Apis* ou glandes d'ARNHART (1923). Ce chercheur a montré la sécrétion par ces glandes d'un produit cerifère qui contient des éléments volatils appartenant au type de l'epagine E. La glande tarsale d'Arnhart se localise dans le barsitarse et, selon le chercheur qui lui a donné son nom, sa sécrétion est évacuée par diffusion au travers de l'arolium et rend facile l'adhésion au substrat. Il est vrai, que, selon l'observation de LECONTE (1961), pendant la visite des abeilles au nourrisseur placé sur une plaque de verre, elles y laissent une substance grise, le produit des glandes citées qui possède l'odeur spécifique de leur ruche (RENNER, 1955 et LECONTE, 1961).

Dans notre laboratoire, les chercheurs orientés par M. le Dr W. E. KERR ont fait plusieurs recherches sur la communication des abeilles (LINDAUER et KERR, 1958; KERR, 1960; KERR et CRUZ, 1961; et KERR, FERREIRA et MATTOS, 1962). Ils ont constaté l'usage de l'odeur avec plus ou moins d'intensité, dans la communication des abeilles sans aiguillon. Par contre, PESSOTI (1963) a réalisé des recherches sur la capacité d'apprentissage dans *A. m. ligustica*, *A. m. adansonii*, *Trigona (S) postica* et *Melipona seminigra merrillae*. Il a eu l'idée de faire un nourrisseur continué composé par deux soucoupes colorées, une en bleu et l'autre en jaune, perforées dans la partie centrale. Les soucoupes ont été placées sur un vaisseau plat rectangulaire, en aluminium, qui portait des petits cubes contenant du sirop, avec un mouvement de telle façon que l'élévation de l'un provoquait l'abaissement de l'autre. Si les petits cubes étaient élevés, ils coïncidaient tout juste avec les trous des soucoupes. Le système a fonctionné de telle façon que la couleur des soucoupes contenant l'aliment a pu être changée aussi bien que leur position (gauche-droite). Les abeilles ont été instruites à obtenir la nourriture : les temps dépensés à discerner la soucoupe où l'aliment pouvait être obtenu, et celui dépensé à l'extinction du comportement d'après l'absence de l'aliment ont été mesurés. Sur

1. Recherche réalisée sous l'aide de la « Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo », « U.S.D.A. par la P.L. 448 », « Conselho Nacional de Pesquisa » et avec l'équipage optique donné par la « Rockefeller Foundation ».

les recherches de communication et sur celles de l'apprentissage, il est très important de savoir que les abeilles qui visitent le nourrisseur y laissent une substance qui donne aux prochaines visiteuses la localisation du nourrisseur par l'odeur. Nous avons, alors, la résolution de recherches la présence et le degré de développement de la glande d'ARNHART dans les abeilles sans aiguillon.

LE MATÉRIEL ET LES MÉTHODES

Des études comparatives ont été effectuées dans les espèces d'abeilles suivantes :

Espèces	Origine
<i>Bombus attratus</i> Franklin	Rio Claro - S. Paulo
<i>Trigona (Friseomelitta) flavicornis</i> (Fabricius)	Manaus - Amazonas (x)
<i>Trigona (Tetragona) clavipes</i> Fabricius	Cosmópolis - S. Paulo (*)
<i>Trigona (Dukeola) ghilianii</i> (Spinola)	Manaus - Amazonas (x)
<i>Trigona (Scaptotrigona) postica</i> Latreille	Rio Claro - S. Paulo
<i>Meliponula bocandei</i> (Spinola)	Luanda - Angola
<i>Melipona marginata marginata</i> Lepeletier	Pirapora do Bom Jesus - S. P.
<i>Melipona quadrifasciata anthidioides</i> Lepeletier	Pocinhos do Rio Verde - Minas Gerais (x)
<i>Melipona seminigra merrillae</i> Cockerell	Manaus - Amazonas (x)
<i>Melipona pseudocentris pseudocentris</i> Cockerell	Manaus - Amazonas (x)
<i>Apis mellifera ligustica</i> Spinola	Glenn - California (U.S.A.)

Malgré le grand intérêt accordé aux abeilles butineuses, nous avons aussi étudié les abeilles couveuses.

Dans l'*Apis*, *T. postica* et *M. quadrifasciata*, nous avons étudié les trois castes (les bourdons, les ouvrières et la reine). Nous avons essayé de travailler avec les abeilles dès les sociétés les plus primitives, par exemple, *Bombus*, qui n'ont pas de la communication, jusqu'aux structures sociales les plus développées. Nous avons aussi étudié les *T. postica*, *M. seminigra merrillae* et *Apis*, pour faire la vérification d'une corrélation entre le degré de développement des glandes et le développement de la communication. Malgré la présence d'aiguillon dans les *Bombus* et les *Apis*, ces abeilles ont été incluses comme matériel de comparaison.

Pour nos études, les basitarses ont fixés dans le mélange du Boiun, inclusés dans la paraffine et coupés avec 10 μ d'épaisseur. Les coupes ont été colorés avec hématoxyline et éosine. Quelques basitarses ont été imprégnés par l'acide osmique. Nous avons, aussi, essayé la coloration avec le Soudan noir.

(x) Les abeilles en provenance de l'Amazonas et Minas Gerais ont été obtenues par des expéditions scientifiques financées par les associations mentionnées en I.

(*) Nous remercions vivement M. le Docteur Paulo NOGUEIRA NETO pour la colonie de *T. clavipes*.

LES RÉSULTATS

La glande d'Arnhart a été observée dans le segment terminal du tarse (*fig. 1*) de toutes les pattes des abeilles examinées, sans aucune variation de la caste, de l'âge ou l'espèce, pour la localisation.

Toutes les abeilles ont montré des glandes pareilles, sous le point de vue histologique. La glande est formée d'un pli de l'hypoderme que revêt l'intérieur du basitarse (*fig. 1*). A l'extrémité distale de ce segment l'hypoderme présente une invagination et une sorte de sac, dont les parois sont très rugueuses. A cause de ces rugosités et de la hauteur des cellules qui ont formé cette invagination, les parois du sac se touchent à peu près, et dans la plupart des cas, il y a une réduction de la lumière de la glande.

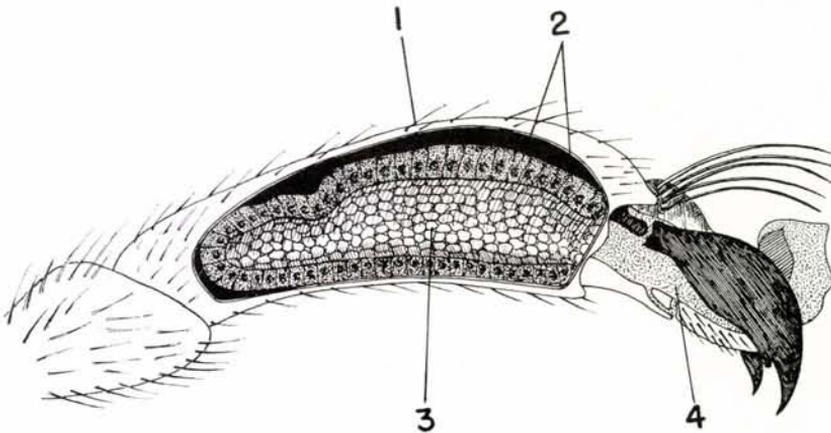


FIG. 1. — Schéma de la glande tarsale. — 1. basitarse; 2. épithélium glandulaire; 3. lumière de la glande; 4. arolie.

Les cellules glandulaires forment un épithélium cylindrique (*fig. 2*) de hauteur variable. Leur limite en général n'est pas très visible, mais, quelquefois, nous pouvons observer des espaces entre une cellule et l'autre.

Leur cytoplasme est très basophile et généralement montre des canellures longitudinaux. Leur bord apical et par conséquent, la lumière de la glande, est limité par une ligne de coloration plus vive (*fig. 2*). Les noyaux sont sphériques et sont localisés sur le pôle basal de la cellule, c'est-à-dire, ils sont opposés à la lumière de la glande. Nous n'avons pas vérifié des granules ou de vacuoles qui dénotent de l'emmagasinement de la sécrétion. D'une façon générale nous pouvons dire que cet épithélium possède quelques ressemblances avec l'épithélium sécréteur de la cire (CRUZ-LANDIM, 1962). Les cellules

hypodermiques, c'est-à-dire, les cellules de revêtement interne du basitarse, sont complètement différentes des cellules sécréteuses, malgré leur liaison. Elles forment un véritable syncytium dont les limites cellulaires ne sont jamais visibles (fig. 2).

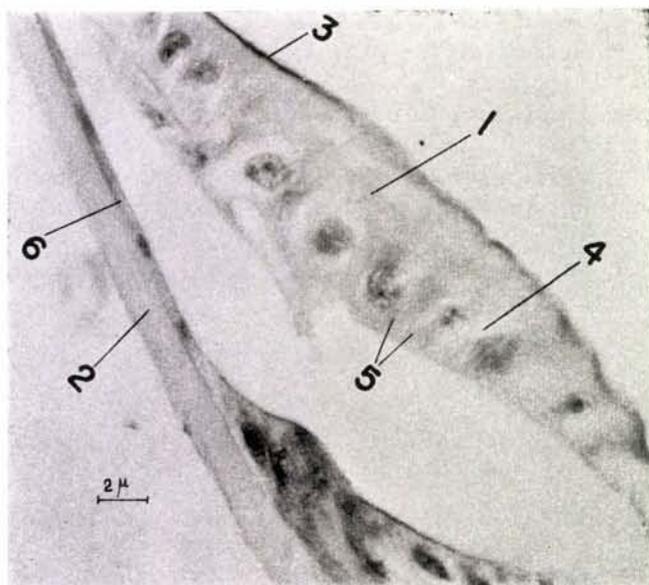


FIG. 2. — Glande tarsale. — 1. épithélium glandulaire; 2. chitine; 3. cuticule; 4. canellures longitudinales; 5. noyaux; 6. hypoderme.

Le point de départ de la sécrétion est la région antérieure du basitarse, selon même sa constitution. Nous n'avons, cependant, détecté aucun canal excréteur, et probablement la sécrétion est alors éliminée à travers l'arolie. Les probabilités de rencontrer de la sécrétion dans l'intérieur de la glande, ont été minimales, mais dans la *M. marginata*, *T. flavicornis* et *M. quadrifasciata*, une petite quantité de matériel basophile a été présent.

Malgré l'absence de la sécrétion dans la lumière de la glande, fréquemment l'arolie a été observé dans les coupes pleines de matériel basophile.

Les préparations imprégnées de tétroxyde d'osmium ne nous ont pas donné les résultats souhaités, c'est-à-dire les cellules se sont montrées peu osmiofiles. Les colorations avec Soudan noir nous ont donné aussi des résultats faiblement positifs. Nous ne voulons par arriver à des conclusions pressées, et pourtant nous attendions déjà ces résultats, car ni les cellules, ni la sécrétion, quand elles étaient présentes, ont

donné l'aspect d'avoir des substances lipidiques. L'aspect histologique qui a été décrit ci-dessus, a été constaté dans toutes les abeilles étudiées, mais nous avons remarqué quelques différences du degré de développement. Par exemple, dans *Meliponula bocandei* et *Melipona marginata*, la glande se présente plus petite et leurs cellules sont plus basses que dans les autres abeilles. En *Bombus* la glande est aussi plus petite et occupe la partie centrale de l'intérieur du basitarse, tandis que l'espace entre l'épithélium glandulaire et l'hypoderme se trouve rempli par une substance amorphe basophile, dont nous ne sommes pas arrivés à comprendre son origine et son explication.

Cependant, nous croyons n'avoir pas de défaut de préparation, parce que le phénomène se répète dans toutes les paires de pattes et aussi dans plusieurs coupes qui appartiennent à des individus différents.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La glande tarsale d'Arnhart a été trouvée dans toutes les espèces d'abeille étudiées, avec de petites différences. L'abeille *Apis mellifera ligustica* a été employée dans nos études, à peu près pour contrôler les autres espèces. Comme nous l'avons déjà dit, CHAUVIN (1962) avait inféré que la glande tarsale de l'*Apis* sécrète un produit cérifère. Toutes les abeilles étudiées ont montré la même localisation et l'aspect histologique de la glande trouvée en *Apis*, et, quoique nous n'avions pas fait de tests histochimiques valides, nous sommes convaincus de pouvoir accepter la même fonction pour la glande d'Arnhart des abeilles sans aiguillon. D'ailleurs, nos observations ont montré que ces abeilles laissent aussi dans un plat de verre, des traces liposolubles. Par contre, LAAB (1939), cité par WIGGLESWORTH (1950), a décrit pour l'Embioptera la présence d'une glande productrice de soie dans le basitarse, ce qui suggère la présence d'une glande semblable dans des autres insectes, où elle aurait des fonctions différentes. Le fait que la glande tarsale soit moins développée en *Bombus*, *Meliponula bocandei* et *Melipona marginata* (ce sont des abeilles considérées primitives parmi les abeilles sociales), paraît montrer le vestige d'une différenciation de cette glande dans les abeilles. Par contre, le fait que les bourdons et les reines présentent une glande tarsale identique aux glandes des ouvrières, corrobore la différenciation vérifiée pratiquement négligée. Récemment, STORT et CRUZ-LANDIM (n. p.) ont découvert dans des mâles d'abeilles appartenant au genre *Centris*, une glande histologiquement pareille à la glande tarsale d'Arnhart et pourtant plus développée, avec un lobe localisé dans le fémur, un autre dans le tibia et un dernier dans le basitarse. Les lobes sont attachés par un canal qui fait le parcours par les segments de la patte. La sécrétion de cette glande se répand aussi à

travers l'arolie. Même si l'on n'a pas l'idée de sa fonction, le fait qu'elle se présente seulement dans les mâles paraît indiquer une liaison avec le sexe. Seulement, l'étude de quelques espèces proches de *Centris* pourrait indiquer si sa glande, plus développée, est la même que celle de l'Arnhart. Nous croyons pouvoir conclure, alors, la possibilité d'une évolution des glandes tarsales des abeilles dans le sens d'acquérir d'autres fonctions que celle initiale, quoique parmi les abeilles sociales les différences sont tellement insignifiantes qu'on ne peut pas établir une relation à l'habitude ou au comportement caractéristique de l'espèce.

RÉSUMÉ

L'histologie de la glande tarsale a été étudiée dans plusieurs espèces d'abeilles sociales. Les trois castes de quelques-unes de ces espèces ont été examinées. Les ouvrières ont été étudiées après leur éclosion et dans l'âge de butineuses. La glande tarsale a été vérifiée par le segment terminal du tarse de toutes les abeilles étudiées dans les trois paires de pattes et sans aucune variation pour la caste ou pour l'âge. Leurs espèces sont peu différentes.

RESUMO

A histologia da glândula tarsal foi estudada em várias espécies de abelhas sociais. De algumas dessas espécies foram examinadas as três castas.

As operárias foram estudadas logo depois de emergidas e quando campeiras. A glândula tarsal foi encontrada no articulo terminal do tarso de todas as abelhas estudadas, nos três pares de patas e sem qualquer variação referente a casta ou idade e com poucas diferenças à espécie.

REMERCIEMENTS

Nous sommes très obligés à M. le docteur W. E. KERR pour ses conseils et ses suggestions; nous remercions l'aide aimable de M. Virgilio PORTUGAL DE ARAÚJO et M^{lle} Olga CRUZ, dans l'élaboration du texte en français.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNHART (L.), 1923 : Das Krallenglied der Honigbiene. *Arch. Benenk.*, 5:37-86.
- CHAUVIN (A.), 1962 : Sur l'Épagine E et sur les glandes tarsales d'Arnhart. *Insectes Sociaux*, IX (1) : 1-5.
- CRUZ-LANDIM (C. da), 1962 : Evolution of the wax and scent glands in the Apinae (Hymenoptera : Apoidea). *J. New York. Ent. Soc.*, LXXI : 2-13.
- KERR (W. E.), 1960 : Evolution of communication in bees and its role in speciation. *Evolution*, XIV (3) : 386-387.
- KERR (W. E.) et CARMINDA DA CRUZ, 1961 : Funções diferentes tomadas pela glândula mandibular na evolução das abelhas em geral e de *T. (O) tatairea* em especial. *Rev. Brasil. Biol.*, 21 (1) : 1-16.
- KERR (W. E.), FERREIRA (A.) et MATTOS (N. S.), 1962 : Communication among stingless bees. Additional data (Hymenoptera : Apidae). *J. N. Y. Ent. Soc.*, LXXI : 80-90.
- LECOMTE (J.), 1961 : Le comportement agressif des ouvrières d'abeilles, 116 p.
- LINDAUER (M.) et KERR (W. E.), 1958 : Die Gegenseitige Verständigung bei den stachellosen Bienen. *Zeits. f. vergl. Physiol.*, 41 : 405-434.
- PESSOTTI (I.), 1963 : Aquisição e extinção de uma discriminação simples em duas espécies de abelhas sociais. *Ciências e Cultura*, 15 (3) : 208.
- RENNER (M.), 1955 : Neue Untersuchungen über die physiologische Wirkung der Duftorgane des Honigbiene. *Naturwiss.*, 42 : 589.
- WIGGLESWORTH (V. B.), 1950 : The principles of the insect Physiology. VIII, 546. *Methuen e Co Ltd.* London.
-

LES PROBLÈMES D'ACCLIMATATION CHEZ L'ABEILLE

(*APIS MELLIFICA* L.)

par J. LOUVEAUX

Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux
Bures-sur-Yvette (S.-et-O.)

Dans les pays de climat tempéré, le cycle biologique normal de la colonie d'abeilles comporte un certain nombre de phases que l'on retrouve chaque année avec une assez grande régularité. Une première phase correspond à la fin de l'hiver et au début du printemps; la reine reprend sa ponte interrompue pendant l'hivernage et les ouvrières mettent à profit les quelques journées où la température dépasse 12 à 14° pour faire leurs premières récoltes de pollen et de nectar; la colonie vit surtout sur ses réserves qui, d'ailleurs, tendent vers leur épuisement; le poids global de la ruche diminue tandis que les surfaces de couvain augmentent. Avec les premières floraisons importantes, la situation se redresse; l'élevage du couvain continue à augmenter; les variations de poids deviennent positives; vers le milieu du printemps la population est maximum et l'essaimage se produit tandis que le poids des réserves continue à croître. Le début de l'été est marqué par l'apogée du poids et la régression des surfaces de couvain. La fin de l'été voit généralement une légère reprise de l'élevage et une lente diminution du poids. L'entrée en hivernage, avec cessation de l'élevage et des sorties de butineuses se produit en octobre.

Ce schéma de cycle biologique suppose, à la base, un milieu végétal équilibré et varié apportant pendant toute la belle saison des floraisons très diverses provenant aussi bien des bois que des prairies ou des cultures. Or, rencontre localement, même au sein d'un pays tempéré et à végétation variée tel que le nôtre, des îlots écologiques de plus ou moins grande importance qui offrent à l'abeille des conditions de vie s'écartant notablement de la moyenne, du fait, par exemple, d'une couverture végétale très particulière. C'est le cas des Landes de Gascogne que nous étudions depuis plusieurs années et qui constituent pour les abeilles un milieu vraiment spécial.

Pour l'étude des conditions de butinage dans les Landes de Gascogne, nous utilisons depuis 1962 la technique classique de la trappe à pollen. L'analyse des récoltes nous montre chaque année la grande pauvreté de la flore, surtout à partir de juillet lorsque finit la floraison du châtaignier. A part quelques Composées, l'Asperge et la Jasione,

les seules ressources importantes du pollen, sont constituées par le Maïs et la Callune. Du début de juillet jusqu'au 15 août, les abeilles ne trouvent plus que des ressources mellifères très réduites; puis à partir de ce moment et jusqu'à la fin d'octobre, la Callune apporte brutalement du pollen et du nectar à profusion si bien que le cycle normal se trouve déformé de deux façons : il y a une grande pénurie estivale de plus de six semaines et une miellée, parfois étonnante, pendant plus de deux mois, à une époque où dans les régions à végétation normale l'abeille ne trouve plus que des sources de nourriture d'une grande médiocrité.

Ce décalage du cycle biologique, associé à la pauvreté de la flore, nécessite de la part des abeilles une adaptation particulière sans laquelle la survie des colonies serait délicate. L'utilisation dans de bonnes conditions de la miellée de Callune exige un grand nombre de butineuses qui ne peuvent être obtenues que par un développement de l'élevage du couvain à un moment où les ressources mellifères sont cependant assez faibles. Par ailleurs, l'absence de miellées de printemps vraiment importantes implique que la ponte de la reine reste raisonnable à une époque où, en région à flore normale, elle est maximum.

La constatation de ces conditions très particulières et l'observation du comportement adaptatif des abeilles landaises, nous a amenés à rechercher si cette adaptation était automatique et conditionnée directement par les conditions écologiques du lieu, ou bien s'il s'agissait d'un phénomène plus complexe comportant une fixation dans le patrimoine héréditaire des abeilles. On pouvait, a priori, opter pour cette hypothèse puisque le comportement des ouvrières semble bien fonction de phénomènes à venir et non présents ou passés.

Nous avons donc organisé en 1964 une expérience susceptible d'apporter quelques lumières sur la question. Cinq ruches de vieille souche landaise furent expédiées à Bures-sur-Yvette pendant l'hiver 1963-64 tandis que cinq ruches originaires de Bures étaient envoyées à leur place dans les Landes. Autant de ruches témoins furent réservées de telle sorte que 20 colonies, 10 à Bures et 10 dans les Landes, servirent aux essais. Ceux-ci consistèrent à peser les récoltes de pollen obtenues à la trappe, à peser régulièrement chaque ruche et à mesurer à plusieurs reprises au cours de la saison la surface du couvain. Nous ne pouvons entrer ici dans le détail des techniques utilisées, lesquelles sont d'ailleurs classiques et ont été décrites à plusieurs reprises, notamment dans les Annales de l'Abeille. Les résultats obtenus méritent d'être examinés de plus près.

I. — LES RÉCOLTES DE POLLEN

Jusque vers le 15 mai, les courbes cumulatives du poids de pollen récolté se recouvrent de façon à peu près parfaite aussi bien dans les Landes qu'à Bures. A partir du 15 mai, des différences se manifestent nettement. A Bures, les ruches indigènes montrent une intense activité jusqu'à la fin de juillet, récoltant près de 24 kg de pollen¹ contre 18 kg pour les ruches landaises. A partir de la fin de juillet, les courbes sont parallèles avec une légère tendance pour les ruches landaises à récolter plus. Qualitativement, une différence considérable apparaît : toutes les ruches landaises récoltent en masse un pollen de Composées alors que les ruches indigènes travaillent presque exclusivement sur des Crucifères.

A Sabres, c'est-à-dire dans les Landes, ce sont les ruches landaises qui prennent la tête à partir du 15 mai mais les différences restent faibles jusqu'au début de la floraison des Bruyères. A ce moment, les récoltes de pollen des ruches landaises croissent très rapidement alors que celles des ruches importées restent stationnaires. Ce n'est qu'à la fin d'août que les ruches importées commencent à récolter le pollen de Callune en quantités notables. En fin de saison, l'écart est considérable : 33 kg pour les ruches landaises contre 20 kg pour les ruches de l'Ile-de-France, l'essentiel de la différence étant d'ailleurs représenté par du pollen de Callune.

On peut interpréter les faits comme suit : jusqu'au 15 mai, les différentes colonies se trouvent dans un milieu végétal qui ne présente que peu de différences par rapport au milieu ancien; le rythme des récoltes est le même. A Bures, à partir du 15 mai, commence la période des grandes récoltes de pollen et de nectar; les ruches indigènes exploitent au maximum les ressources disponibles, ce que ne font pas les abeilles landaises importées. A partir du 15 août, les récoltes sont faibles dans toutes les ruches, ce qui s'explique par l'absence de floraisons importantes; il semble que les ruches landaises soient à ce moment à la recherche d'une floraison et au lieu d'accroître leur retard sur les ruches indigènes, elles tentent de le combler mais ne peuvent y parvenir faute de fleurs. Dans les Landes, à partir du 15 mai, les ruches indigènes prennent un léger avantage sur les ruches importées; il semble qu'elles soient mieux adaptées à tirer profit d'une flore médiocre à base de Maïs et d'où les Rosacées et les Papilionacées sont pratiquement exclues. Vers le 15 août, alors que les ruches importées marquent un pallier, les ruches indigènes récoltent de grosses quantités de pollen de Callune et ceci jusqu'en octobre; les ruches importées découvrent la Callune avec un important retard et ne l'exploitent qu'avec une certaine répugnance.

1. Il s'agit du total du pollen récolté dans les trappes des cinq colonies considérées ensemble.

II. — POIDS DES RUCHES

La variation du poids des ruches se fait selon un processus très comparable à la variation du poids des récoltes de pollen. Les courbes de poids sont parallèles à Bures et à Sabres pendant tout le printemps. A Bures, ce sont les ruches indigènes qui prennent le plus de poids au début de l'été, la différence atteignant en moyenne 6 kg par colonie au 15 juillet (50 kg contre 56). Les courbes sont ensuite parallèles jusqu'en octobre. A Sabres, le parallélisme des courbes est rigoureux jusqu'à la mi-juillet; à partir de ce moment, les ruches indigènes perdent plus de poids que les ruches importées, ce qui est dû à un élevage plus intense mais dès les premiers jours de la floraison de la *Callune* les ruches indigènes présentent des gains de poids beaucoup plus importants et finissent la saison avec un excédent de 14 kg par colonie, en moyenne (54 kg contre 40).

III. — SURFACES DE COUVAIN

Nous retrouvons avec les surfaces de couvain un phénomène parallèle aux deux premiers. Les courbes obtenues sont très comparables jusqu'en mai et divergent ensuite plus ou moins. A Bures, on note une tendance des ruches landaises à poursuivre plus longtemps l'élevage que les ruches indigènes. A la fin du mois d'août, les colonies importées ont 42 points de couvain contre 25 pour les colonies indigènes, en moyenne. A Sabres, les différences sont beaucoup plus importantes; à la même époque, les colonies importées n'ont que 28 points de couvain contre 100 pour les ruches indigènes, ce qui montre bien que l'élevage qui se trouve réduit très fortement dans les ruches importées présente le même niveau qu'en mai dans les ruches indigènes.

CONCLUSIONS

Il ressort de l'expérience qui vient d'être décrite qu'il semble bien exister une adaptation des abeilles originaires d'une région d'année à la flore de cette région, ou plus exactement au rythme saisonnier des floraisons. L'abeille landaise est économe de ses efforts au printemps, période qui, dans son biotope, est rarement d'une importance capitale; dès le mois de juillet, elle se prépare à la grande miellée de *Callune*; elle conserve un élevage de couvain relativement important, même en l'absence de floraisons abondantes et, au moment où la *Callune* commence à fleurir, elle l'exploite immédiatement dans les meilleures conditions. Transportée dans le biotope de la région parisienne, elle conserve ce rythme, c'est-à-dire qu'elle néglige les floraisons printanières, ou du moins ne les utilise pas au mieux; puis, au mois d'août, elle semble attendre une floraison qui, bien entendu,

ne se produit pas. Il en résulte l'exploitation insolite d'une flore de compensation constituée par des Composées, flore négligée par les ruches indigènes.

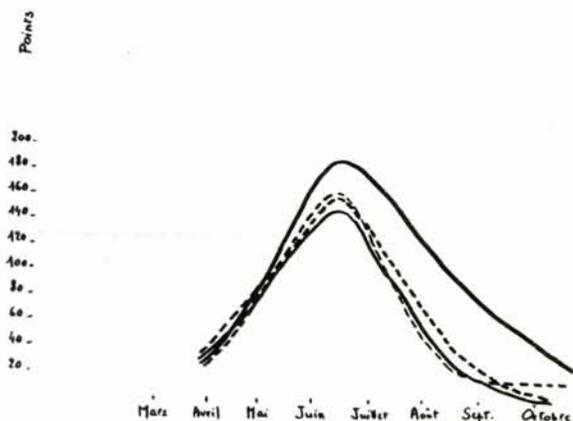
De son côté, l'abeille de la région parisienne transportée dans les Landes présente le même comportement inadapté; elle se met en hivernage dès le mois d'août et néglige l'abondante miellée de Callune qui s'offre à elle.

Si l'on réfléchit sur le mécanisme possible des différences de comportement que l'on peut mettre en évidence, on ne peut manquer d'être troublé. Les ouvrières ont une vie très courte, qui n'excède pas quelques semaines; elles ne peuvent agir en fonction d'un apprentissage antérieur; il faut donc admettre qu'il s'agit d'un comportement inné à caractère social. Pour essayer de résoudre le problème, nous avons entrepris de nouvelles expériences où seules les reines sont échangées et non les populations. Ces expériences sont actuellement en cours et leurs résultats ne seront connus qu'en fin d'année.

Nous n'avons pas la prétention d'avoir découvert un phénomène nouveau. On parle parfois d'une abeille des Bruyères (surtout en Allemagne), abeille à langue courte et parfaitement adaptée à la flore des grandes étendues de landes. Par ailleurs, beaucoup de praticiens ont déjà fait des observations qui vont dans le même sens que les nôtres, mais nous n'avons pas connaissance de travaux précis effectués jusqu'ici sur ce problème d'acclimatation dont l'importance ne doit pas être négligée, car il conditionne dans une certaine mesure les succès des opérations de transhumance et d'introduction de souches étrangères.

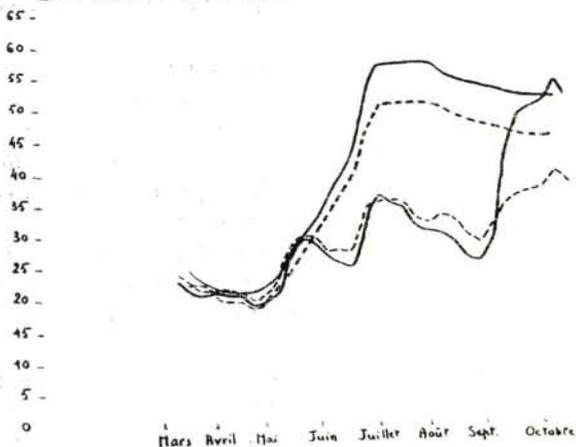
SURFACE DU COUVAIN (1 Point = 40 cm²).

- Ruches des Landes à Sabres
- - - Ruches des Landes à Bruyères
- Ruches de Bruyères à Bruyères
- - - Ruches de Bruyères à Sabres



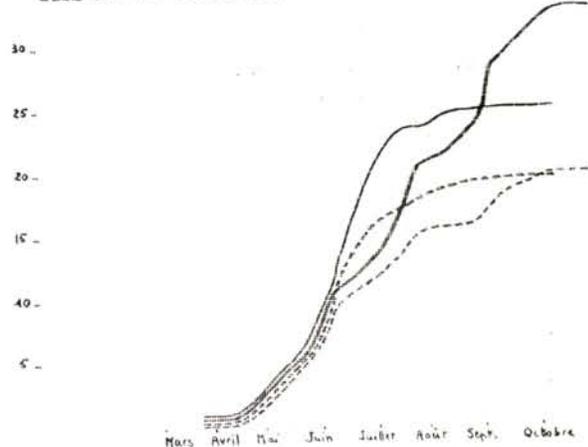
POIDS DES RUCHES

— Ruches des Landes à Sabres
 - - - Ruches des Landes à Bures
 — Ruches de Bures à Bures
 - - - Ruches de Bures à Sabres



RECOLTE DU POLLEN

— Ruches des Landes à Sabres
 - - - Ruches des Landes à Bures
 — Ruches de Bures à Bures
 - - - Ruches de Bures à Sabres



Intervention de M. LECOMTE.

Je pense qu'il serait très intéressant de préciser la part de l'adaptation au rythme des floraisons de celle du butinage des éricacées. N'est-il pas possible d'envisager un transfert de ruches vers des régions à bruyère situées dans des pays nordiques ou en altitude ?

Intervention de M^{me} FUZEAU-BRAESCH.

A quelle date échangez-vous les ruches et que se passe-t-il la seconde année ?

Réponse de M. LOUVEAUX.

L'échange a lieu en hiver (janvier). Les résultats complets ne seront connus qu'à la fin de cette année, notamment en ce qui concerne le comportement au cours de la seconde année.

Intervention de M. WOYKE.

Because the differences are visible late in the summer and in the autumn, when there are working the new worker-bees which developed in the new condition, it looked that it is a genetic difference. It would be very interesting to cross the two "local races" and to study the heredity.

Réponse de M. LOUVEAUX.

L'étude de ces différences est au programme des années à venir. Elle est évidemment essentielle.

**L'INFLUENCE DE LA REINE D'ABEILLES (*APIS MELLIFICA* L.)
SUR LE TAUX DE MORTALITÉ
DES OUVRIÈRES ACCOMPAGNATRICES**

par B. ROGER et J. PAIN

Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes Sociaux
Bures-sur-Yvette (Seine-et-Oise)

Dans le cadre des recherches sur les interactions entre reine et ouvrières d'abeilles et en tenant compte des données actuelles sur les sécrétions royales et leurs répercussions sur les ouvrières, nous nous sommes demandé quelle pouvait être l'influence de la reine d'abeilles sur le taux de mortalité des ouvrières accompagnatrices.

La technique utilisée est très simple. Dans des cages construites en altuglas, de dimensions 11×9 , 5×7 , 5 , nous avons introduit au hasard, des groupes d'abeilles d'importance variable : 50, 55, 100 ouvrières jeunes de 1 à 4 jours. Dans un cas (exp. 6) nous avons dû utiliser des abeilles d'âge indéterminé en provenance de ruches maintenues à une température ambiante de 20°C .

Chaque expérience comprend 2 lots de cages. Un lot témoin comprenant plusieurs cages d'ouvrières orphelines, et un lot traité comprenant le même nombre de cages, peuplées d'ouvrières possédant soit une reine vivante soit une reine morte ou un broyat céphalique de reines ou la substance royale de synthèse. Chacun des lots a été constitué d'un minimum de 6 cages et d'un maximum de 20.

Au cours de toutes les expériences, les ouvrières ont été alimentées de sucre candi (pâte au miel et au sucre glace dans la proportion 1:3). Dans 3 expériences sur 9 au total, nous avons offert en même temps que le sucre candi, du pollen non séché, en provenance d'un même stock, conservé à moins 24°C .

Les expériences portent sur les mortalités enregistrées chaque jour sur une durée plus ou moins longue fixée suivant la nourriture administrée aux abeilles et selon leur comportement observé dans les cages. Le 1^{er} jour de l'expérience, le nombre d'abeilles mortes est totalisé pour chacun des lots témoins et chacun des lots traités. Les mortalités des jours suivants sont cumulées successivement jusqu'à la fin de l'expérience.

Nous précisons que nous n'avons jamais attendu l'extinction complète de la population. Nous avons décidé d'arrêter une expérience lorsque nous avons remarqué un affaiblissement de la différence de mortalité entre les 2 lots, une mortalité importante dans

le lot témoin, un écart minime entre les 2 courbes, une perturbation dans le comportement des ouvrières portant sur l'augmentation de la production des fécès.

L'enregistrement des mortalités cumulées a permis de tracer 2 courbes relatives à chaque expérience. En abscisses, nous avons porté le nombre de jours d'expérience et en ordonnées le nombre d'abeilles mortes. Les courbes s'élèvent plus ou moins rapidement, selon que nous avons administré du pollen qui présente un effet favorable à l'augmentation de la durée de vie des ouvrières, selon aussi que nous avons utilisé des abeilles jeunes d'été ou des abeilles jeunes d'hiver en provenance de ruches chauffées.

Nous avons examiné l'influence de plusieurs catégories de reines. Des reines vivantes :

- vierges et jeunes (exp. 1 et 2)
- vierges et âgées, vieilles préalablement en étuve (exp. 3)
- fécondes d'âge et d'origine inconnus (exp. 4)
- fécondes, jeunes et en ponte (exp. 5)
- féconde, âgées et vieilles en étuve (exp. 6)

Pour préciser le rôle de la reine et de ses sécrétions phéromonales, nous avons examiné l'influence de reines mortes, fécondes et attractives (exp. 7), de broyat attractif de têtes de jeunes reines fécondes (exp. 8) et de la phéromone I cristallisée (exp. 9), l'une des substances contenues dans l'extrait mandibulaire royal, dont la synthèse en France a été réalisée par BARBIER et LEDERER (1960).

RÉSULTATS OBTENUS

Les résultats sont les suivants. Dans tous les cas et sans aucune exception, en présence des reines vivantes ou en présence des reines mortes, de leur extrait naturel ou du produit royal de synthèse, les ouvrières meurent moins vite que les ouvrières orphelines. Les courbes des traités avec reine sont toujours situées en dessous de celles des témoins. Elles indiquent que les reines ont exercé une influence perceptible dans le sens de la réduction du taux de mortalité des ouvrières.

Cependant, cette influence se fait sentir à des degrés divers. Elle a été interprétée statistiquement à l'aide du test F. de Snedecor. Les calculs ont porté non seulement sur la durée totale de l'expérience, mais aussi sur des fractions plus ou moins longues de cette durée, fixées selon la forme des 2 courbes.

Nous résumerons les différentes expériences et ne ferons figurer ici que quelques courbes; ce travail devant être publié intégralement dans un des premiers numéros des Annales de l'Abeille (année 1966).

EXPÉRIENCE 1

Dans le cas des reines vierges jeunes de même âge et de même origine, lorsque les ouvrières reçoivent du pollen, les mortalités des témoins et celles des traités débutent en même temps le 41^e jour. La différence maximum de mortalité entre les 2 lots est de 12 % au 32^e jour. La valeur de F n'est pas significative.

EXPÉRIENCE 2

En présence de reines vierges jeunes de même âge et de même origine, lorsque les ouvrières ne reçoivent pas de pollen, les mortalités des témoins débutent rapidement, celles des traitées n'apparaissent qu'au 12^e jour. La différence maximum de mortalité entre les 2 lots est de 33 % au 26^e jour. Elle est plus importante que dans l'expérience 1. Elle se manifeste plus tôt : 6 jours avant. La suppression du pollen de la nourriture augmente les mortalités dans les 2 lots. Malgré l'augmentation des mortalités, l'influence des reines est très marquée. L'écart entre les 2 courbes est plus grand que dans l'expérience précédente. La valeur de F est significative du 18^e au 26^e jour d'expérience.

EXPÉRIENCE 3

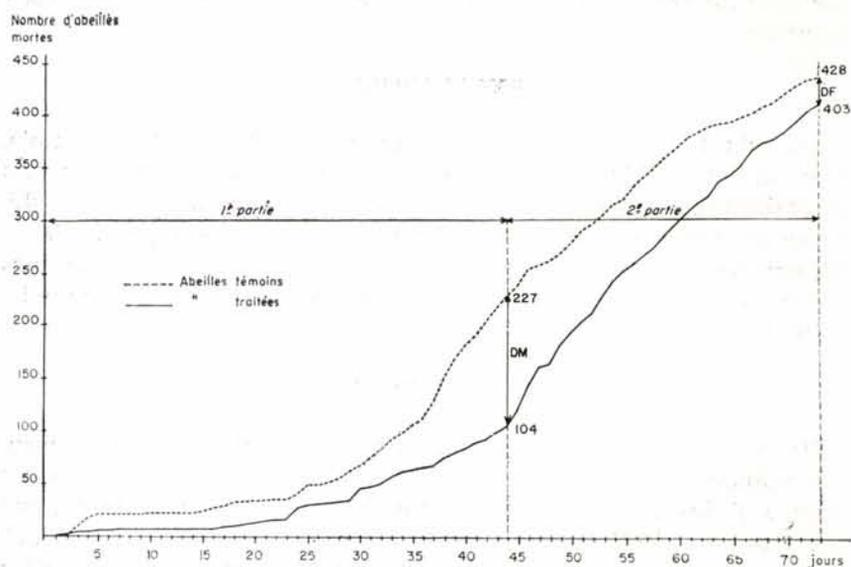


FIG. 1.

Trait pointillé : lot témoin.

Trait plein : lot traité (abeilles en présence de reines vierges vieillies en étuve).

D.M. : Différence maximum.

D.F. : Différence finale.

Dans le cas des reines vierges âgées, accompagnées d'ouvrières alimentées de pollen, les mortalités commencent en même temps le 21^e jour mais restent faibles jusqu'au 27^e jour. La différence maximum de mortalité est de 25 % au 44^e jour (*fig. 1*). L'influence de ces reines est beaucoup plus forte que dans le cas des jeunes reines vierges recevant également une nourriture pollinique. Elle se manifeste plus tard que dans les expériences 1 et 2. La valeur de F est très significative du 1^{er} au 44^e jour.

EXPÉRIENCE 4

Les reines fécondes hétérogènes, accompagnées d'ouvrières alimentées uniquement de candi, ne réduisent que faiblement le taux de mortalité. Tout au long de l'expérience, les courbes restent proches l'une de l'autre. La différence maximum n'est que de 8,5 % au 29^e jour. Elle traduit bien l'hétérogénéité des reines utilisées. La valeur de F n'est pas significative.

EXPÉRIENCE 5

Les jeunes reines fécondes en ponte, en présence d'ouvrières nourries de pollen, exercent une action de même intensité que celle des jeunes reines alimentées dans les mêmes conditions. La différence maximum de mortalité entre les lots de ces 2 expériences est comparable. Elle est égale à 12 % au 39^e jour. La forme des courbes est aussi identique.

EXPÉRIENCE 6

Les reines fécondes âgées produisent également un effet perceptible, mais de plus faible intensité que celui des reines vierges âgées. Les mortalités restent faibles dans les 2 lots jusqu'au 20^e jour. La différence maximum est de 12 % au 40^e jour alors qu'elle est de 25 % au 44^e jour dans l'expérience 3. Nous supposons que l'influence des reines fécondes âgées a été limitée ici par l'utilisation d'ouvrières d'âge indéterminé.

EXPÉRIENCE 7

Etant donné que dans les expériences précédentes, les reines vivantes utilisées ont toutes réduit la mortalité des ouvrières groupées auprès d'elles, nous avons offert, dans chaque cage du lot traité, une reine morte sélectionnée quant à son pouvoir attractif (PAIN, 1961). Une reine vierge morte à la naissance et par conséquent non attractive (PAIN, 1959) est présentée dans chaque cage du lot témoin. L'expérience est conduite sans pollen. Les courbes (*fig. 2*) indiquent que les mortalités débutent sensiblement en même temps. Du 1^{er} au 18^e jour,

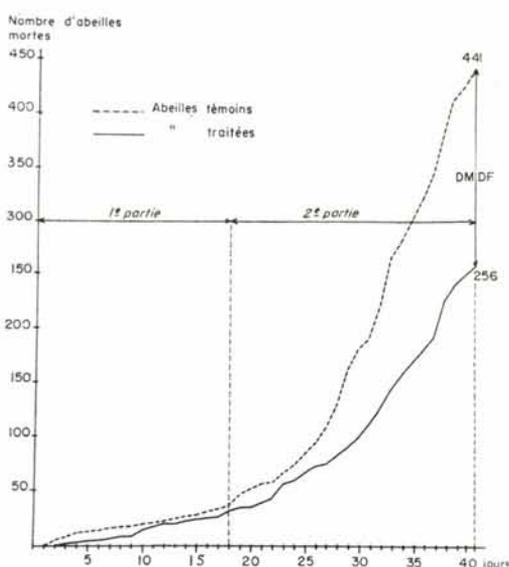


FIG. 2.

Trait pointillé : lot témoin.

Trait plein : lot traité (abeilles en présence de cadavres attractifs de reines fécondes).

D.M. : Différence maximum.

D.F. : Différence finale.

la mortalité entre les 2 lots est semblable. En fin d'expérience, au 41^e jour, la différence maximum de mortalité est de 18,5 %. Ces reines ont exercé une influence très nette sur la réduction du taux de mortalité. La valeur de F est significative du 19^e au 41^e jour.

EXPÉRIENCE 8

Les reines mortes s'étant révélées intéressantes, nous avons essayé de localiser le facteur influent. Nous avons pensé qu'il était peut-être en rapport avec le pouvoir d'attraction que manifestent la plupart des reines. Leur tête étant plus particulièrement attractive (PAIN, 1954) que le reste du corps, nous avons préparé un broyat attractif de 30 têtes de jeunes reines fécondes en solution dans 50 ml d'éther. Il contenait donc l'extrait des glandes mandibulaires, responsable de l'attraction. Sur une durée de 10 jours, les ouvrières de chaque cage du lot traité, reçoivent un broyat correspondant à 3 têtes de reines, déposé sur du papier filtre. L'expérience est conduite sans pollen.

Les traitées meurent moins vite que les témoins ne recevant pas de broyat mais seulement un papier imbibé d'éther. Les courbes sont près l'une de l'autre. La différence maximum de mortalité est de 12 % au 28^e jour. L'action des broyats est moins marquée que celle des cadavres de reines.

EXPÉRIENCE 9

En dernier lieu, nous avons utilisé l'une des substances contenues dans la tête et plus particulièrement dans l'extrait mandibulaire royal. Il s'agit de l'acide céto-9 décène-2-transoïque, de synthèse (phéror-mone I), non attractif. Nous l'avons offert en solution dans l'éther à la dose de $110 \mu\text{g}$ d'acide déposé sur du papier filtre, une fois par jour, sur une durée de 10 jours. Après évaporation, nous ajoutons sur les papiers, une mince pellicule de miel. Les doses d'acide ont été calcu-

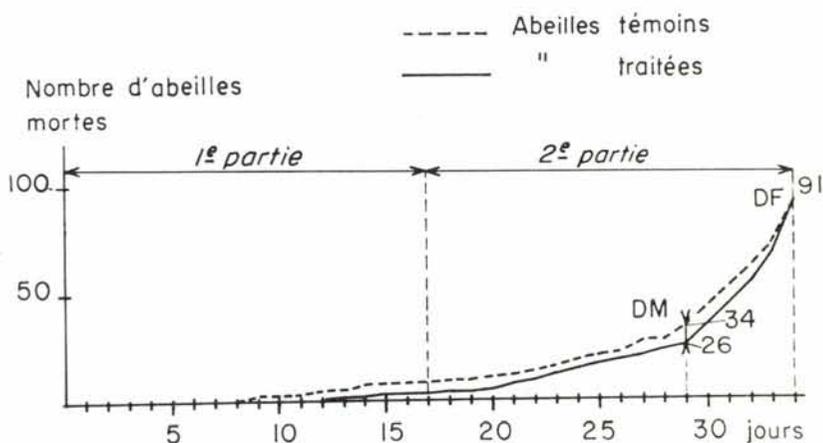


FIG. 3.

Trait pointillé : lot témoin.

Trait plein : lot traité (abeilles en présence de phéror-mone I).

D.M. : Différence maximum.

D.F. : Différence finale.

lées en sachant que des reines vierges, à leur mort, contiennent $130 \mu\text{g}$ de cet acide (BUTLER et PATON, 1962).

L'expérience est conduite sans pollen. Bien que la courbe des témoins soit située au-dessus de celle des traitées (fig. 3) les courbes sont très rapprochées et toujours parallèles. La différence maximum n'est que de 2 % au 29^e jour. Au 34^e, les mortalités sont identiques. C'est cet acide qui de loin produit l'effet le plus faible. La valeur de F n'est pas significative.

CONCLUSION

Les résultats qui viennent d'être rapidement exposés nous amènent à conclure de la façon suivante.

Le test F effectué sur l'ensemble des mortalités ne s'est jamais révélé statistiquement significatif si l'on considère la durée totale des

expériences. Cependant, les reines exerceraient leur action au bout d'un temps variable, compris entre 18 et 26 jours (exp. 2), entre 27 et 44 jours (exp. 3), entre 19 et 41 jours (exp. 7). L'analyse statistique donne alors des résultats positifs sur une portion de la courbe. D'ailleurs, les différences maxima des mortalités sont toujours situées dans la 21^e partie de l'essai, jamais avant le 26^e jour (exp. 2), ou le 28^e jour (exp. 8). Dans l'expérience 7, cette différence maximum apparaît assez tardivement (le 41^e jour) pour donner une valeur de F significative.

L'apport de pollen n'empêche pas les reines de réduire encore le taux de mortalité des ouvrières. Si la présence de pollen retarde et diminue effectivement les mortalités, elle n'empêche pas les reines de manifester leur influence sur celles-ci.

Il apparaît que ce sont les reines vierges vieillies à l'étuve qui produisent l'effet maximum. En rapport avec des données déjà acquises (BUTLER, 1960 — PAIN, 1959, 1961), en supposant que la quantité de produits volatils et celle de phéromone I vont de pair pour la détermination de l'odeur attractive, nous avançons l'hypothèse que les reines vierges vieillies seraient susceptibles de contenir dans leurs glandes mandibulaires plus de substances que les reines vierges jeunes.

Il est tout à fait nouveau de signaler que les cadavres de reines fécondes attractives (exp. 7), produisent une action de même intensité bien que plus tardive que celle des jeunes reines vierges (exp. 2), en réduisant significativement le taux de mortalité des ouvrières accompagnatrices.

L'action du broyat céphalique confirme en partie ces résultats. L'odeur attractive des cadavres ou du broyat céphalique a probablement joué un rôle puisque la présence de cadavres non attractifs de reines vierges naissantes est sans action sur les mortalités.

Le fait que la phéromone I non attractive n'ait que peu d'action, fait supposer que l'on se trouve en présence d'un phénomène qui n'est pas en relation avec cette substance, mais peut-être avec d'autres produits de nature plus ou moins phéromonale. L'action de stimuli visuels, tactiles ou autres peut être discutée mais semble cependant fort peu probable compte tenu des résultats enregistrés dans les expériences ne faisant pas intervenir les reines mortes.

Nous pensons devoir signaler le comportement tout à fait caractéristique des ouvrières en présence de reine. Dans tous les cas, les abeilles, sauf pour l'expérience 6, se sont maintenues très calmes auprès de leur reine; celle-ci paraît agir sur elles en les tranquillisant pendant plus de la moitié de la durée des expériences. Au contraire, les témoins, surtout lorsque les ouvrières sont maintenues sur du candi sans pollen, manifestent une grande agitation. De plus, les cages contenant des abeilles avec reine restent bien plus longtemps exemptes de déjection que celles des abeilles témoins.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBIER (M.), LEDERER (E.), 1960 : Structure chimique de la « substance royale » de la reine d'abeilles (*Apis mellifica* (L.)). *C. R. Acad. Sci.*, 250, 4467-4469.
- BUTLER (C. G.), 1960 : Queen substance production by virgin queen honey-bees. *Proc. r. Entomol. Soc. London*, A, 35, 10-12.
- BUTLER (C. G.), PATON (P. N.), 1962 : Inhibition of queen rearing by queen honey-bees (*Apis mellifera* L.) of different ages. *Proc. r. Entomol. Soc. London*, A, 37, 7-9.
- PAIN (J.), 1954 : Sur l'ectohormone des reines d'abeilles. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 239, 1869-1870.
- PAIN (J.), 1959 : Etude de l'apparition de l'attractivité chez les reines vierges d'abeille. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 248, 3211-3212.
- PAIN (J.), 1961 : Sur la phéromone des reines d'abeilles et ses effets physiologiques. *Thèse Sc. Nat.*, Paris, n° 4526.

Intervention de M. WOYKE.

1° Why do you present the mortality of the workers in different experiment after different number of days. I think that more comparable would be dates giving the mortality after the same period of time.

2° Do you investigated the mortality of worker bees in presence of a queen cell, because the behavior of workers without any queen and any queen cell is very innormal.

Réponses de M^{lle} PAIN.

1° Les périodes variables d'observation sont dues en partie à l'utilisation d'abeilles prélevées soit l'été, soit l'hiver, après chauffage des colonies. Les expériences qui ont duré le plus longtemps, ont été poursuivies en présence de pollen, qui augmente la durée de vie des ouvrières.

2° Je n'ai pas étudié l'influence de la présence d'une cellule royale sur la mortalité des ouvrières.

Intervention de M. CHAUVIN.

Demande si on a essayé l'influence d'extraits de reines dans l'alcool bouillant ou dans l'éther ce qui permettrait de voir si « l'hormone de construction » très fragile, est la même que la substance « tranquillisante » qui prolonge la vie.

Réponse de M^{lle} PAIN.

Nous avons seulement essayé avec des extraits de reine préparés dans l'éther froid pour obtenir le maximum d'action quant au pouvoir d'attraction. Pour le moment, je ne peux dire si la substance « tranquillisante » qui prolonge la vie, est stable ou fragile.

Intervention de M. BOUILLON.

Les différences d'activité et de nutrition n'expliquent-elles pas les différences de mortalité?

Réponse de M^{lle} PAIN.

Il est certain que la différence d'activité que nous avons constatée qui apparaît en relation avec des quantités variables de nourriture ingérée : le pollen est consommé en plus grande quantité par les ouvrières accompagnées de reine, le sucre-candi est consommé en fin d'expérience en plus grande quantité par les ouvrières orphelines, explique en partie les mortalités obtenues, en fonction des reines utilisées.

Intervention de M. le Professeur GRASSÉ.

La note de M^{lle} PAIN expose un important problème méthodologique : à savoir le partage entre les actions dues à des phéromones et les actions causées par des stimuli visuels ou tactiles ou autres. Les actions psychosomatiques ont des déterminants très variés (voir notamment les recherches de Labeyrie sur les Hyménoptères parasites d'*Acrolepis assectella* et la Bruche des haricots). Il faudrait par exemple établir l'effet produit sur les ouvrières par une reine vivante ou morte privée de phéromones.

L'analyse fine du comportement des ouvrières en présence ou en l'absence de la reine, reste très souhaitable. L'activité mécanique de la reine n'est peut-être pas sans avoir quelque effet sur le comportement et la physiologie des ouvrières.

M^{lle} PAIN, qui a tant contribué au progrès de nos connaissances sur l'influence sociale de la reine, devrait bien nous renseigner sur cet intéressant problème.

Réponse de M^{lle} PAIN.

Le travail présenté ici fait suite à mes recherches concernant les phéromones royales. J'ai voulu d'abord connaître leur action avant d'aborder d'autres domaines dont fait allusion M. le Professeur GRASSÉ.

Les actions psychosomatiques sont en effet à envisager et sont peut-être plus importantes que les actions phéromonales.

Ces actions doivent être étudiées et je me propose de les analyser ultérieurement.

LA PRODUCTION DE CHALEUR CHEZ *APIS MELLIFICA* L.¹

M. ROTH,

Maître de Recherches O.R.S.T.O.M.

En 1952, Rémy CHAUVIN, au Laboratoire Apicole de Bures-sur-Yvette, nous demandait d'étudier le thermopreferendum des abeilles. Après avoir obtenu, à l'aide du « temperaturorgel » de HERAN, quelques résultats peu encourageants, nous avons mesuré directement ce thermopreferendum, créé par les abeilles elles-mêmes dans divers récipients calorifugés mis à leur disposition. Nous reprenons ainsi l'hypothèse de CIESIELSKY et BRUNNICH (1922), supposant les abeilles capables de produire des quantités appréciables de chaleur.

En 1962, nous avons repris l'étude de cette production de chaleur, au Laboratoire Central d'Entomologie Agricole de l'O.R.S.T.O.M., afin d'en préciser les diverses contingences écologiques et physiologiques.

A) MÉTHODES EXPÉRIMENTALES

1) Nous avons procédé à des mesures directes de dégagement thermiques à l'aide de calorimètres du type BERTHELOT et d'un calorimètre électrique CALVET.

Les calorimètres BERTHELOT sont adiabatiques. Les abeilles sont placées dans une loquette métallique qui se prolonge par des bandes métalliques plongeant dans l'eau froide du fond du calorimètre. On mesure après un certain temps (1/2 h en général), l'élévation de température de l'eau et du calorimètre (température au début de l'expérience : 10 à 13° C).

La température stimulante n'est donc pas constante au cours de l'expérience, ce qui est l'inconvénient de ces calorimètres; par contre, ils sont aisés à fabriquer au Laboratoire et l'on peut en construire de toutes tailles eu égard au nombre d'insectes que l'ont veut y placer.

Le calorimètre CALVET-PRAT est isothermique et se prête donc à des expériences plus précises, d'autant plus que sa sensibilité est remarquablement bonne. Par contre, l'étroitesse de la cellule expérimentale ne nous permettait des expérimentations que sur des nombres d'abeilles faibles.

(1) Cette étude a fait l'objet d'une thèse de Docteur-Ingénieur soutenue le 5 décembre 1964 à la Faculté des Sciences de Paris et publiée aux Annales de l'Abeille en 1965 (8, I, p. 5-77).

2) Nous avons également procédé à des mesures indirectes grâce aux respiromètres électriques réalisés par HEUSNER à Strasbourg. On mesure alors, dans un temps donné, la consommation d'oxygène. On en déduit ensuite le dégagement thermique grâce à l'équation couramment admise : 1 litre $O_2 = 5 K$ calories. Nous verrons plus loin que ce procédé est loin d'être toujours valable (B, 4).

B) RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Nous avons étudié les diverses modalités et importances de la production de chaleur dans de nombreux cas; suivant l'importance du groupe d'abeilles, leur âge, leur état de satiété, suivant la température ambiante, avec des insectes anesthésiés, etc... nous ne présenterons ici que quatre aspects de cette étude.

1) Effet de groupe.

Nous indiquons, à la figure 1, les productions de chaleur obtenues par abeille et par minute en fonction du nombre des abeilles mises en présence pendant la mesure.

On voit que le dégagement de chaleur est important pour des abeilles isolées ou des petits groupes et se stabilise aux environs de 0,26 calo-

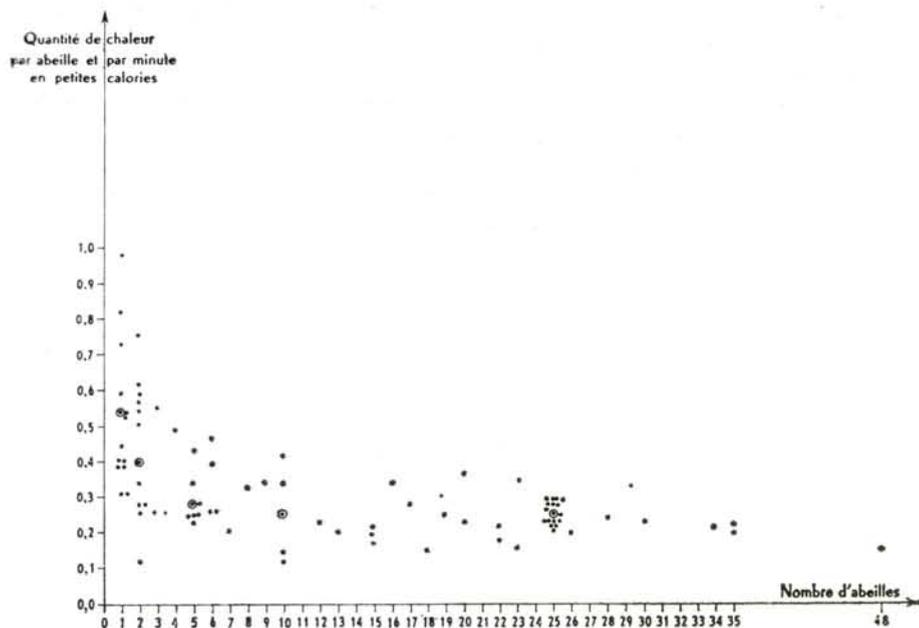


FIG. 1. — Production de chaleur par abeille et par minute en fonction du nombre des insectes mis en présence.

ries par abeille, par minute, lorsque l'on opère avec des groupes suffisamment nombreux. On peut penser que la production de chaleur par abeille est moindre en groupe du fait que, dans ces conditions, les insectes forment ce que l'on appelle la « grappe » en terme d'apiculture, recréant au sein de celle-ci une température plus forte, donc moins stimulante.

Mais ceci ne peut être réalisé pour des groupes aussi faibles que 2, 3, 4, 5 insectes, c'est pourtant à ce niveau que la chute du pouvoir calorifique moyen est la plus forte.

Il y a donc, en réalité, un effet de groupe dépresseur du métabolisme et des expériences plus fines, réalisées au calorimètre CALVET nous ont permis de montrer que ceci existait dès que l'on place deux abeilles en présence.

2) Adaptation de la température à la température ambiante.

Nous indiquons, à la figure 2, les valeurs des productions thermiques obtenues à diverses températures ambiantes et pour des groupes et des abeilles isolées.

Nous voyons que la production de chaleur tend vers 0 lorsque la température ambiante se rapproche du thermopréferendum. La production est plus forte, comme nous le savions déjà, pour des abeilles

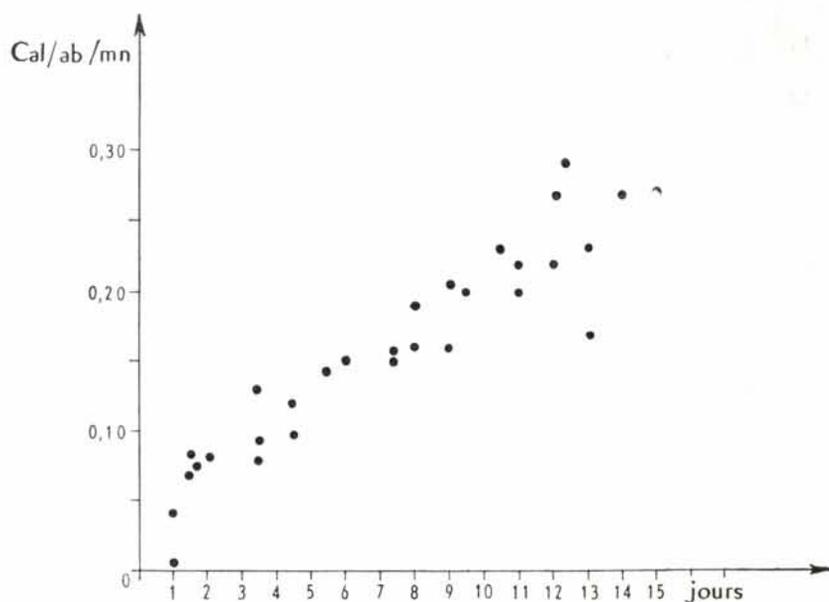


FIG. 2. — Production de chaleur par abeille et par minute en fonction de la température ambiante.

isolées que pour des groupes; remarquons que, pour les abeilles isolées, il y a une chute de la production de chaleur au-dessous de 13° C. C'est que nous sommes en effet alors au-dessous de la température de stimulation et l'abeille s'engourdit. Ceci ne se produit pas avec les groupes qui recréent très rapidement, en leur sein, une température supérieure à 13° C.

Les abeilles se comportent donc à la façon d'homéothermes (tout au moins dans le jour, le phénomène étant inverse la nuit).

3) Production de chaleur suivant l'âge.

Nous avons pensé que, les abeilles réchauffant leur ruche surtout à l'usage du couvain, les « nourrices » devaient être les plus aptes à ce travail, de la même façon que leurs glandes se sont adaptées à leur fonction.

Or, il n'en est rien, le pouvoir calorifique d'une abeille est faible à la naissance et croît régulièrement, avec l'âge, comme le montre la figure 3.

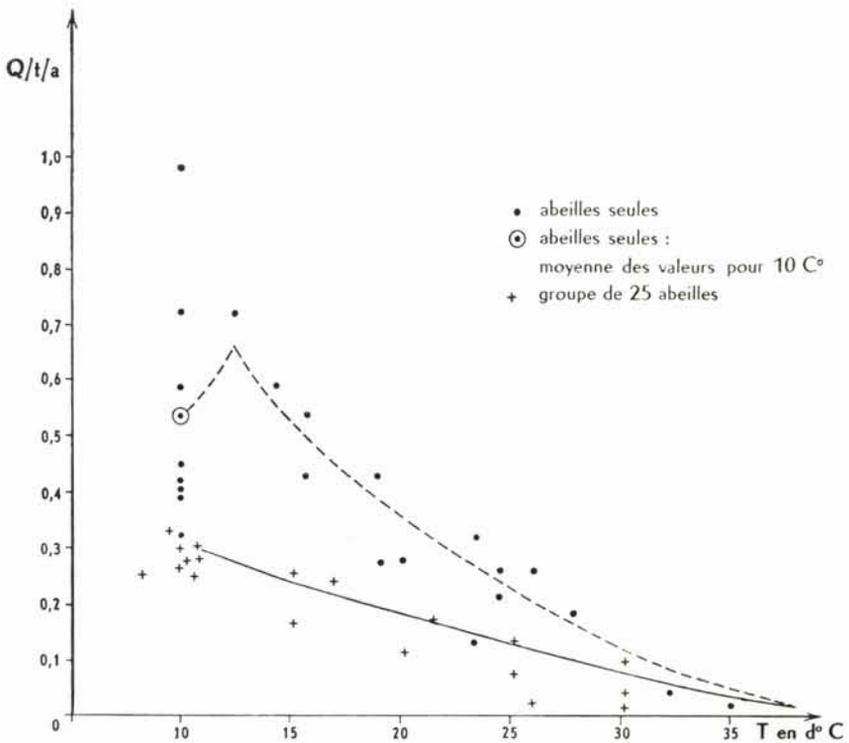


FIG. 3. — Production de chaleur par abeille et par minute en fonction de l'âge de ces insectes.

4) Expériences réalisées en anaérobiose.

Nous avons effectué des mesures en calorimètres dont l'atmosphère interne est remplacée par de l'azote pur.

Dans ces conditions *on obtient un dégagement de chaleur*, faible sans doute, mais trop important pour être expliqué par les minces réserves des sacs aériens.

Dans une atmosphère d'azote pur, les abeilles sont immobiles, comme anesthésiées, aussi avons-nous comparé la production de chaleur dans de telles conditions à celles d'abeilles placées en atmosphère normale, mais anesthésiées au chloroforme.

Si on fait le rapport : chaleur moyenne produite par abeille et par minute en azote (soit 0,029 cal.) sur chaleur produite après anesthésie (soit 0,09 cal.), on trouve, qu'en anaérobiose, la chaleur dégagée représente 32 % de ce qu'elle serait en atmosphère normale.

Or, d'après les hypothèses d'EMBDEN et MEYERHOFF sur la glycolyse, on peut calculer que, par ce principe, 30 % seulement de l'énergie mise en jeu au cours des diverses transformations peut être effectivement « récupérée » sous forme de chaleur ou de travail. La remarquable similitude de ces chiffres nous permet donc de penser que c'est par un tel processus de glycolyse que les abeilles sont capables de produire de la chaleur en absence totale d'oxygène.

C) DISCUSSION

Le mécanisme de cette production de chaleur est maintenant connu, il a été montré qu'il s'agit de microvibrations des muscles thoraciques indiscernables par des procédés mécaniques classiques. On observe souvent, à 15 ou 20° C par exemple, des abeilles parfaitement immobiles et qui produisent pourtant beaucoup de chaleur, alors qu'à 35° C par exemple, bien que remuant et voletant, elles ne produisent que fort peu de calories.

Nous insisterons, pour conclure, sur deux faits très importants :

— Le dégagement de chaleur possible est remarquablement élevé. Si nous considérons des abeilles placées à une température relativement douce, 20° C par exemple, nous observons une production de 0,18 calorie par abeille et par minute. Si les insectes pouvaient maintenir ce rythme de production pendant 24 h, on obtiendrait donc, dans ce laps de temps, le dégagement de 259 calories par insecte, ce qui est énorme (un embryon de poulet, approximativement de même poids produit, à 37°, 77 calories en 24 h).

— Le dégagement de chaleur est d'autant plus fort que la température ambiante est plus faible, ce qui est caractéristique des homéothermes. Mais les abeilles ne peuvent maintenir bien longtemps ce rythme de production de chaleur, d'ailleurs leur cuticule n'est pas

isolante à la façon de la fourrure des mammifères ou du plumage des oiseaux. Après quelque temps passé au froid, la température interne s'abaisse et l'insecte meurt.

Aussi proposerons nous, avec HIMMER, de classer les abeilles dans les *hétérothermes*, suivant la définition de WEINLAND : (les hétérothermes sont des animaux dont la température interne est soumise à d'importantes variations, mais qui sont en mesure d'engendrer de la chaleur, au point que leur propre température peut s'élever, suivant les circonstances et les besoins, à différents degrés).

Intervention de M. KNEITZ.

Avez-vous fait des recherches sur l'influence de l'humidité sur la production de chaleur, car il est très probable que l'humidité joue un grand rôle dans cet aspect ?

Réponse de M. ROTH.

Nous n'avons pas dans nos recherches, fait interférer les notions d'humidité et de température, bien que la corrélation soit certaine. De toute façon, dans nos calorimètres, il existait une quasi-saturation.

Intervention de M^{me} FUZEAU-BRAESCH.

L'effet dépresseur sous l'influence du groupement que M. ROTH met en évidence, est à comparer à la modification de période biologique que j'ai mise en évidence chez le grillon. Qu'en pensez-vous ?

Réponse de M. ROTH.

Il se produit certainement le même effet « tranquilisant ».

Intervention de M. CHAUVIN.

A propos d'une remarque de M^{me} FUZEAU-BRAESCH, s'étonne que l'effet de groupe soit dépresseur du métabolisme chez les grillons et excitateur chez les sauterelles.

Réponse de M. ROTH.

Je pense que les phénomènes sociaux chez les Acridiens sont très particuliers et exèdent la notion d'effet de groupe pour se rapprocher des migrations-suicide des écureuils. L'effet de groupe pur et simple a certainement, d'une façon générale, un effet « tranquilisant ».

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE GÉNO-PHÉNOTYPIQUE DES ABEILLES *APIS MELLIFICA CARPATICA*

Prof. Eugen SANDULEAC,
Bucuresti-Chitila, Roumanie.

Quoique la zoogénétique s'est beaucoup développée, jusqu'à présent la majorité des généticiens s'occupent surtout de l'étude de l'hérédité chez les animaux domestiques ou chez ceux qui font l'objet des recherches des laboratoires, y compris la drosophile. C'est dans les derniers temps seulement que s'est convenablement développée la génétique du genre « Bombyx » (T. YOKOYAMA, *Silkwormgenetics*, tokio, 1961), de même que celle de certaines espèces de la faune spontanée, de l'entomofaune et autres.

L'apparition de la revue « Bee Genetics Information Bulletin » (Nr. 1-1960; 1-1961 et 3-1962) a stimulé les recherches génétiques chez les insectes « sociaux ». Les principales remarques sur l'orientation de l'apigénétique ont été faites dès 1960, dans notre travail « Sur la génétique de l'abeille mellifère » (*Apicultura* », Nr. 11/1960) nous y avons démontré que, tandis que la génétique des mammifères étudie l'individu, l'apigénétique concentre toute son attention sur la famille des abeilles, en tant qu'unité biologique et, à côté des méthodes citogénétiques, utilise intensément les études biométriques, telles que : la sélection, l'hybridisation et l'éducation. Les principales particularités biologiques de l'abeille mellifère dont tient compte l'apigénétique sont : la polyandrie, la parthénogénèse, la prolificité particulière des reines, la vie familiale (coloniale); le spécifique de l'alimentation et les conditions bioécologiques de la zone climatique apicole. A cet égard, les recherches phénotypique des abeilles de la région carpatho-danubienne sont faites au moyen de méthodes spécifiques.

MÉTHODE DE TRAVAIL

Vu que le phénotype des abeilles mellifères constitue une unité interdépendent, il faut que les méthodes de base soient cytologiques et biométriques. A ce dessein, on collige parmi les abeilles des stations bioécologiques les plus représentatives et on fait des mesurages pour établir les principaux indices biométriques, tels que : la longueur de la glosse, l'indice cubital, le nombre des plis des ailes postérieures, la largeur du 3^e tergite, etc.

La plus fidèle expression de la conformation et des proportions corporelles de l'abeille ouvrière est constituée par la cellule où croît le plant, à cause de laquelle les indices susmentionnés se complètent par ceux concernant les dimensions des cellules (diamètre horizontal, la moyenne du diamètre, la moyenne du diamètre 3). On établit ainsi l'amplitude de la cellule. La détermination des éléments génopjéthotypiques se fait par des mesurages avec un microscope binoculaire. En comparant les données biométriques avec celles citogénétiques on peut préciser le génotype de certaines grandes zones, nommées « zones bioclimatiques apicoles ». En complétant celles-ci par les données de l'indice de corrélation « abeille-fleur », on précise « le type d'abeille ».

Les données moyennes, ainsi que celles qui correspondent aux indicateurs précis en vue de la sélection, constituent le « modèle phénogénotypique » de la race donnée. C'est justement pourquoi l'apigénétique présente une grande importance dans la pratique.

RÉSULTATS OBTENUS

Entre 1957-1963 on a étudié le phénogénotype des abeilles de l'espace carpatho-danubien, directement lié au type de cueille dominant et aux zones bioclimatiques apicoles. L'apigénétique, en tant que science des lois héréditaires de l'abeille carpathique, effectue des études se rattachant directement à : la haute productivité de miel et de cire des différentes familles d'abeilles, la capacité pollinisatrice, la résistance à l'hibernage, l'hérédopathologie, l'irascibilité (ou le défaut d'irascibilité), le grand volume du nid, la grande quantité de reproduction (plants), etc...

Les observations et les recherches phénogénotypiques et bio-productives des abeilles de la zone carpatho-danubienne montrent qu'on y trouve l'apis mellifera carpatica, différente comme phénogénotype de l'abeille carniolienne, Apis carnica. Au point de vue phénotypique cette dernière est grise, avec une conformation typique, faisant la transition entre l'abeille carniolienne (Apis mellifica carnica) et l'ucrainienne (Apis mellifera ucrainica-acervorum). Au point de vue génotypique, apis mellifera carpatica est différente de celle appartenant aux autres deux races mentionnées. Elle a de grandes possibilités de variation entre les limites des cinq populations dominantes déterminées, à savoir : l'abeille danubienne (Apis mellifera carpatica stepae); l'abeille moldave, région de plateau (A. m. c. moldaviensis); l'abeille du Banat, région de champ (A. m. c. banatica) et l'abeille carpathine montagnard, de la zone des Carpathes (A. m. c. montana). L'abeille carpathique se distingue par sa grande capacité de pollinisation des arbres fruitiers, des légumes fourragers, du tourne-sol et elle emploie merveilleusement les cueilles précoces d'acacia (Robinia pseudacacia) de tilleul (Tilia sp.), pâturages et foin.

Au point de vue du rapport génotypique, par les données obtenues et comprises dans le tableau n° 1, les cinq populations dominantes d'abeilles carpathiques sont voisines, ce qui prouve leur origine commune. Leur différenciation est due aux conditions d'existence variées.

TABLEAU I
CARACTÉRISATION GÉNOPHÉNOTYPIQUE ET BIOMÉTRIQUE DE L'ABEILLE CARPATHIQUE

A. m. c. Carpatica	Longueur de la glosse	Indice cubital	Nombre des plis des ailes post.	Largeur du 3 ^e tergite
stepae	6,29	44,2	21,4	2,240
transilvaniensis	6,44	44,1	22,9	2,260
moldaviensis	6,31	45,4	21,3	2,219
banatica	6,31	44,3	21,2	2,259
montana	6,40	44,0	21,4	2, 268
A. m. carpathica	6,0404	44,0770	21,5	2,245

Au point de vue phénotypique aussi, les populations d'abeilles se ressemblent et leur caractéristique dominante est la couleur grise, la plus fréquente et d'une perosité appréciable.

Ainsi qu'il a été déjà démontré, le génophénotype des abeilles mellifères est reflété par les dimensions des cellules. Sous ce rapport, les cinq populations dominantes des abeilles de l'espace carpatho-danubien se présentent ainsi :

TABLEAU II
DIMENSIONS DES CELLULES DE APIS MELLIFICA CARPATICA

A. m. carpatica	∅ horizontal	M ∅	M 3 ∅	Amplitude
stepae	5,41	5,26	5,30	5,13 - 5,46
transilvaniensis	5,50	5,34	5,39	5,24 - 5,88
moldaviensis	5,33	5,22	5,25	5,24 - 5,88
banatica	5,42	5,30	5,34	5,30 - 5,74
montana	5,58	—	—	5,35 - 5,88
A. m. carpatica	5,41	5,28	5,32	5,11 - 5,88

Il résulte de ces données qu'il existe une étroite corrélation entre les dimensions des cellules des rayons de miel et les données biométriques des cinq populations dominantes du territoire carpatho-danubien. Cette corrélation indique également une particularité de l'hérédité des abeilles mellifères se reflétant dans le lien étroit entre l'intérieur et l'extérieur. Fait exception la couleur de la chitine qui, dans le cas de l'abeille carpatique, conservera sa nuance grise.

Toutes ces données se conservent et se transmettent aux descendants avec une variabilité relativement restreinte. Cela fait que l'appréciation du Matériel de reproduction s'effectue en de bonnes conditions, surtout si fondés sur ces données on « standardise » le modèle génotypique des cinq populations dominantes d'abeilles de la *A. m. carpatica*.

CONCLUSIONS

Il ressort de ces données et observations que :

1) Selon les principes et les méthodes de la zoogénétique, l'apigénétique contemporaine se développe sur la base des particularités de l'espèce étudiée, dans le sens que l'unité primaire étudiée n'est pas l'individu, mais la famille d'abeilles.

2) L'étude génophénotypique des abeilles mellifères de l'espace carpatho-danubien prouve qu'il existe cinq populations dominantes présentant des caractéristiques génophénotypiques apécifiées aux tableaux 1 et 2.

3) Le modèle général des abeilles carpatiques se caractérise par les indices suivants : longueur de la glosse = 6,40 mm, indice cubital = 44,07, nombre des plis des ailes postérieures = 21,5 et largeur de 3^e tergite = 2,245.

4) Toutes les données biométriques, génétiques et bioéconomiques montrent la nécessité d'une union de tous les apigénétiens pour créer une génétique propre aux insectes sociaux.

Selon les principes et les méthodes de l'entomogénétique, l'apigénétique contemporaine se développe sur la base des particularités de l'espèce étudiée, dans le sens que l'unité primaire étudiée n'est l'individu, mais la famille d'abeilles.

L'étude génophénotypique des abeilles mellifères de l'espèce carpatho-danubien prouve qu'il existe cinq populations dominantes : *Apis mellifica*, *carpatica-stepae*, *transilvaniensis*, *moldaviensis*, *banatica* et *montana*.

Le modèle général des abeilles carpathiques se caractérise par les indices suivants : longueur de la glosse = 6,40 mm, indice cubital =

44,07, nombre des plis des ailes postérieurs = 21,5 et largeur du 3^e tergite = 2,245.

Toutes les données biométriques, génétiques et bioéconomiques montrent la nécessité d'une union de tous les apigénétiens pour créer une génétique propre aux insectes sociaux.

BIBLIOGRAPHIE

1. ALPATOV (V. V.) : Porody medosnjch ptschel, M., 1948.
 2. ALPATOV (V. V.) : American Bee Journal, 1945-1964.
 3. ALPATOV (V. V.) : Bee Genetics, W., I/1960, II/1962, III/1963.
 4. ALPATOV (V. V.) : Cleanings in Bee Culture, 1945-1964.
 5. GOETZE (G.) : La sélection d'après la longueur de la glosse, Bienenvater, IV/1963.
 6. MELNICENKO (A. N.), BUMISTROVA (N. D.) : La modification dirigée de l'hérédité de la famille d'abeilles, Apicultura nr. 12/1963.
 7. ÖRÖSI (P. Z.) : La longueur de la trompe des abeilles. « Méhészet », 1963.
 8. ÖRÖSI (P. Z.) : Ptschelowodstwo, 1945-1964.
 9. ROTHENBULER : Genetics and Breeding of the honey bee. Ann. Rev. Entom., 3/1958.
 10. SANDULEAC (E.) : In legătură cu genetica albinei mellifere. « Apicultura », 11/1961.
 11. SANDULEAC (E.) : Albina carpatină și stupăritul carpato-danubian. « Natura », 2/1964 (série Biologie).
 12. SANDULEAC (E.) : Lucrări științifice S.C.A.S. 1-5, 1958-1964.
-

STUDY ON DIPLOID DRONE HONEY BEES

by Jerzy Woyke,

Bee Department, Agricultural College, Warsaw 25 — Ursynów (Poland).

Since Dzierzon time (1945) it was generally accepted that the female honey bees develop from fertilized eggs, and the drones from the unfertilized ones.

It was presented at the XIX International Beekeeping Congress in Prague, that after sibling mating some queens produced scattered brood. It was believed at first, that 50 % of the eggs laid by these queens to the worker cells do not hatch. But we have found that all the eggs hatch, and next 50 % of the very young larvae are eaten by the worker bees within a few hours after hatching.

Histological and anatomical investigation of all the larvae hatched and reared from the eggs stage in an incubator showed, that the 50 % of larvae which were eaten by the workers, were drones.

But direct proof of the diploid character of these drones, as well as an easy method of their rearing has so far been lacking.

CYTOLOGICAL EVIDENCE OF THE ORIGIN OF DRONES FROM FERTILIZED EGGS

Search for sperms was carried on in 230 eggs taken from worker and drone cells. The 1-3 hrs. old eggs originated from one naturally — and four sibling — mated queens producing in worker cells 50 % of males which were eaten by the worker bees.

Sperms were found only in one, out of the 29 eggs taken from the drone cells. On the other hand sperms were found in 88 % out of the 178 eggs laid by the sibling-mated queens to the worker cells. The sperms were also found in similar percentage of eggs laid in the same kind of cells by the naturally mated queen.

It can be therefore concluded, that the male larvae originating from sibling-mated queens hatch in the worker cells from eggs which the sperms entered.

To exclude the possibility of androgenesis and to obtain an evidence of the diploid character of these drones, the number of chromosomes in eggs were counted. 171 eggs 4-10 hrs. old taken from worker and drone cells were investigated. They originated from similar queens as was given above. Altogether about 35 000 chromosomes were counted.

The chromosomes could be counted in 65 eggs taken from the drone cell. 16 chromosomes were found in 98 % of the eggs. In one egg exclusively more than 16 chromosomes were stated.

Entirely more than 16 chromosomes — 32 or more were found in 98 % of the 81 eggs taken from worker cells where the sibling-mated queens produced 50 % drone larvae.

Thus it can be concluded, that the drone larvae originating from sibling-mated queens and creating the 50 % of brood being eaten by the worker bees are diploid in their origin.

GENETIC EVIDENCE OF THE ORIGIN OF DRONE LARVAE FROM FERTILIZED EGGS

At first, characteristics were sought by which the bees could be identified genetically in earlier stages of development, 725 wild or mutant bees were investigated of different development stages. It was stated that wild (black) eye colour can be distinguished from brick, chartreuse and buff mutants from 4 days before pupation. Cordovan body colour can be distinguished from the wild type only one day before emergence from the cell.

Next homozygous cordovan queens and homozygous chartreuse ones were inseminated each to one wild (black) brother. Four queens producing low survival brood were selected. 321 larvae hatched in an incubator, in drone and worker cells were reared in that incubator further. Drone prepupae and pupae produced by those queens in drone cells showed only genetic character of mother like it was expected. But drone prepupae and pupae produced by the same queens in worker cells and reared from the egg stage in the incubator showed genetic character of the father like the workers of these queens did. This indicate that the drone larvae which hatched in worker cells from eggs laid by sibling-mated queens develop from the fertilized eggs.

VIABILITY OF DIPLOID DRONE BROOD

It was shown (WOYKE 1963) that the viability of diploid drone larvae is till the age of 5 days the same as for the females. Nevertheless only three diploid drones were reared to the imago stage.

To state whether it would be possible to rear greater number of diploid drones, the viability of diploid and haploid drone was compared.

The brood of four sibling-mated queens was taken from worker and drone cells and was reared from the egg stage in the incubator.

60 % of 89 haploid larvae and 63 % of 128 diploid reached the age of 5 days. Roughly one half of the diploids were drones. Of the five

days old diploid drone larvae, 43 % reached the age of 9 days against 36 % of the haploid. The average weight of a drone larvae at the time of transference to pupation was 358 mg. for diploids and 298 for haploids.

Thus the viability of diploid drone larvae is not lower and may be even higher, than that of the haploid ones. By using the right technique of rearing, it should be possible to rear greater number of diploid drones to the imago.

DO WORKER HONEYBEES EAT DIPLOID DRONE LARVAE BECAUSE THEY ARE IN WORKER CELLS INSTEAD OF DRONE CELLS ?

The diploid drone larvae hatch in the colony in the worker cells, but normally the haploid drones develop in drone cells. In search for the cause of eating the diploid drone larvae, this phenomenon was investigated.

457 diploid larvae of a low survival rate, were hatched in an incubator. Next they were transferred from the worker cells into drone cells to queenless colonies. A control group of 75 haploids was also included.

The greatest part of the diploid larvae was eaten during the first hours after transferring, leaving 48 % survivals till the next day, against 92 % of the control haploids. 65 % haploids were sealed, against 19 % originating from worker cells, of which 2,8 % were drones. But after emerging it turned out, that only one was diploid.

The diploid drone larvae were eaten in the drone cells in similar way as they were in worker cells.

Thus the sex of the brood uncorresponding to the right cells, is not the cause of eating the diploid drone larvae.

A METHOD OF REARING DIPLOID DRONE LARVAE IN THE COLONY

Due to difficulties in rearing any drones in the incubator, investigations were undertaken to work out a method of rearing the diploid drones in the colony. Two questions were investigated at first : 1) whether the diploid drones can be reared in the colony in the queen cells? 2) is there a critical period in the life of the diploid drone larvae after which they are not eaten in the comb cells by the workers?

1 608 larvae hatched in an incubator were transferred into colony. 1 332 of them were of low survival rate. All the larvae originated from 17 queens, 12 of which produced brood of low survival rate.

Out of 265 larvae of low survival rate, grafted into queen cells to queen colonies, about 50 % reached the age of 5 days. The most

surprising fact was, that about half of them were females and half males. But adult diploid drones were not reared in the queen cells. Thus the presence of larvae on royal jelly in queen cells provide against the eating of young diploid drone larvae, and special substance must be responsible for the eating phenomenon.

The diploid drone larvae can be reared in the queen cells longer than in comb cells, but it is also difficult to rear here any adults.

To answer the second question, the larvae were hatched and reared on royal jelly in an incubator for different period of time. Next they were transferred to comb cells in a colony.

Out of 144 larvae of low survival rate kept in an incubator from 0 till 3 days, 40 to 65 % reached the age of 5 days, after being transferred to worker cells. No drone larvae were found in series transferred to the colony at the day of hatching. In the other series reared in an incubator for 1 to 3 days, from 10 to 35 % of drones survived. The highest percentage was found in series kept in an incubator for 2 days. But no adult diploid drones emerged from worker cells.

The worker bees do not eat the older diploid drone larvae so fast as the younger ones, but the worker cells are too small for the diploid drones.

Out of 368 low survival larvae reared in an incubator from 0 to 4 days, and transferred to drone cells in a colony, 0 to 73 % reached the age of 5 days. 10 to 50 % of drone larvae were found among series being previously kept in an incubator for 2,3 and 4 days.

The most important result is, that 52 adult diploid drones were here reared. The most efficient were those series that has been previously kept in an incubator for 2 and 3 days.

The results show that after the diploid drone larvae are kept at least for two days on the royal jelly, they can be easily reared further by the worker bees in the comb in a colony.

The diploid drones can be also reared in the colony from the first day of life. For that purpose, they should be hatched in an incubator, grafted into the queen cells in a queenless colony, and after 2-3 days transferred to the drone cells.

To make the method more efficient, investigations were undertaken, which showed that the bees can rear in the colony also more than one larva per one queen cell. Three to four larvae per cell are recommended. In a series 50 % males were obtained, out of 8 larvae, reared by this method. Together 8 more diploid drones were reared.

Positive results were also obtained in rearing the diploid drones late in the season.

Thus an easy method of rearing the diploid drones in a colony was worked out. The low survival brood should be hatched in an incubator and then the larvae grafted into the royal jelly, in an incubator or in a colony. After two or three days it should be transferred to the drone cells in a colony.

GENETIC EVIDENCE OF ADULT DIPLOID DRONES

Three homozygous chartreuse (ch) eyed queens producing low survival brood were selected. Two of them were mated to a dominant wild (black) brother, and one to a wild eyed but recessive cordovan body coloured drone. All the queens produced chartreuse eyed haploid drones and phenotypic wild females.

The diploid drones were reared by the previously described method.

22 adult, phenotypical wild drones were reared from the brood of the two first queens. This indicates that the drones had to develop with the participation of the father.

To exclude androgenesis, drones of the third queen were reared. Again 22 eye and body wild adult drones were obtained. They could not be haploid neither of maternal origin (they would carry chartreuse genes) nor of paternal (they would be cordovan). These drones are the best evidence not only to indicate their origin, with the participation of the father but also to exclude androgenesis. They prove really their origin from both parents.

The adult diploid drones were reared to sexual maturity, their biology, morphology and anatomy was investigated.

REPRODUCTIVE ORGANS OF DIPLOID DRONES

The sexual mature diploid drones produced very small amount of semen. Examination of the reproductive organs of 0-3 days old diploid drones showed which follows. Except the testes all the other reproductive organs looked like in the haploids. The testes of the diploids were 1.5-3.0 mm. long against 4.0-5.5 mm for the haploids. The diploids had about 1.5 million sperms against 10-11 million in haploids. Spermatogenesis of the diploid drones has been investigated. The sperms were viable.

Analysis of the obtained results indicated an existence of sex limited genes which influence the size of testes. Basing on this diploid drones with greater testes were reared. Research work is now being undertaken to inseminate the queens with the semen of diploid drones and to test the progeny.

RÉFÉRENCES

- WOYKE (J.), 1962 : The hatchability of « lethal » eggs in two sex-allele fraternity of honeybees. *J. apic. Res.*, 1, 6-13.
- 1963 : a) Drones from fertilized eggs and the biology of sex-determination in the honey bee. *Bull. Acad. Polon. Sci.*, Cl. V., 11, 251-254.
- 1963 : b) Drone larvae from fertilized eggs of the honeybee. *J. apic. Res.*, 2, 19-24.
- 1963 : c) What happens to diploid drone larvae in a honeybee colony. *J. apic. Res.*, 2, 73-75

- 1963 : d) Rozpoznawanie płci żywych larw pszczelich. [How to determine the sex of living honey bee larvae?] *Pszczel. Zesz. Nauk.*, 7, 23-31.
- 1963 : e) Rearing and viability of diploid drone larvae. *J. apic. Res.*, 2, 77-84.
- 1963 : f) Metoda wychowu matek i diploidalnych trutni z jaj poza ulem. [Method of rearing honey bee queens and diploid drones from eggs outside the hive.] *Pszczel. Zesz. Nauk.*, 7, 63-80.
- 1963 : g) Drones from fertilized eggs and the biology of sex-determination in the honey bee. *Compl. text. of Lect. of XIX Congr. of Apimondia*. Prague, 1963, 704-714.
- 1964 : Genetic characters in immature stages of wild and mutant honeybee. *J. apic. Res.*, 3, 91-98.
- 1965 : a) Genetic proof of the origin of drones from fertilized eggs of the honeybee. *J. apic. Res.*, 4, 7-11.
- 1965 : b) Study on the comparative viability of diploid and haploid larval drone honeybees. *J. apic. Res.*, 4, 12-14.
- 1965 : c) Do honeybees eat diploid drone larvae because they are in worker cells? *J. apic. Res.*, 4.
- 1965 : d) Rearing of diploid drone larvae in the queen cells in a colony. *J. apic. Res.*, 4.

Intervention de M. CHRISTENSEN.

May I ask you : « Have you made squash preparations of the diploid drones? »

Réponse de M. WOYKE.

Yes, and the spermatogenesis of the diploid drones is different from that what anybody could think about it.

Intervention de M^{lle} PAIN.

Avez-vous constaté une différence quant à la mobilité des spermatozoïdes répartis dans les testicules des mâles diploïdes?

Réponse de M. WOYKE.

We investigated the activity of the sperms in the ejaculated semen. It appeared, that the sperms of the diploid drones were less active.

ÉCOLOGIE DES FOURMIS DU SAHARA NORD OCCIDENTAL

par Gérard DÉLYE.
Faculté des Sciences, Marseille.

Si les fourmis du Sahara sont actuellement bien connues du point de vue systématique, leur répartition et leur biologie ont été insuffisamment étudiées.

FOREL, LAMEERE, SANTSCHI ont publié quelques données biologiques se rapportant aux zones septentrionales du Sahara algérien et à la bordure du désert en Tunisie. F. BERNARD au Fezzan, au Tassili des Ajjer, puis entre El Goléa et El Oued, fut le premier à étudier le peuplement myrmécologique dans son ensemble. Mais ces recherches, faites pour la plupart au cours de voyages assez rapides, restent obligatoirement limitées.

Au cours de plusieurs séjours au laboratoire du Centre de Recherches sur les Zones Arides du C.N.R.S., à Béni-Abbès (département de la Saoura, à 650 kilomètres environ au Sud-Sud-Ouest d'Oran) j'ai pu étudier les principaux biotopes dans un rayon de 100 kilomètre, et cela aux diverses saisons. Les fourmis de la Saoura, dont la géologie, la flore et divers groupes zoologiques sont bien connus, n'avaient d'ailleurs jamais été étudiées.

La méthode suivie pour l'étude du peuplement diffère un peu de celle que préconise F. BERNARD (1958). Vu la très faible densité des nids, souvent moins de dix à l'hectare, il est vain d'espérer découvrir cinquante ou cent nids pour établir un pourcentage. Je me suis donc contenté de choisir une surface homogène assez étendue (un hectare si possible) et d'y rechercher tous les nids. Les pourcentages ne seront établis que sur un nombre suffisant de relevés. La densité du peuplement n'est d'ailleurs pas une donnée sans intérêt.

Il est indispensable de commencer très tôt le matin (ou à la rigueur à la tombée de la nuit) pour découvrir les espèces nocturnes : dans les dunes par exemple, les nids de *Messor* sont fermés et absolument invisibles au milieu du jour, sauf par temps frais et très calme. Pour les espèces diurnes, il faut par contre attendre la sortie des ouvrières qu'il est nécessaire de suivre pour trouver certains nids particulièrement discret. Les espèces arboricoles étant localisées et faciles à découvrir et les espèces endogées absentes des biotopes considérés, on peut espérer découvrir la presque totalité des fourmilières. En prenant ces quelques précautions, j'ai pu faire des relevés à plusieurs mois ou plusieurs années d'intervalle au même endroit avec des résultats presque identiques.

J'ai ainsi, en 56 relevés sur 41 hectares, recensé près de 500 nids. C'est peu, mais vu la très faible diversité du peuplement, il est tout de même possible de ce faire une idée des exigences biologiques de la plupart des espèces.

La zone de recherches est située dans l' « étage méditerranéen saharien » d'EMBERGER (« Sahara septentrional » de ZOLOTAREWSKI et MURAT, « Sahara méditerranéen » de MONOD). Les données météorologiques recueillies à Béni-Abbès (empruntées à J. DUBIEF) peuvent caractériser son macroclimat.

Les températures estivales sont élevées : les maxima moyens dépassent 40 degrés centigrades trois mois par an, en juin, juillet et août.

Les hivers sont assez froids : minima moyens de janvier descendant à 2 degrés centigrades, avec possibilité de gelée à glace 10 jours par an en moyenne.

L'humidité relative de l'air varie de 18 à 70 pour cent suivant la saison et les heures de la journée.

Les pluies, en principe annuelles, ont une répartition de type méditerranéen avec deux maxima : de septembre à décembre et en février-mars. Très irrégulières, elles varient de 0,3 à 80,1 millimètres par an. Leur moyenne sur 25 ans est de 32,1 millimètres.

Le coefficient pluviothermique d'EMBERGER est donc très bas, 1,7, ce qui est presque un coefficient de « vrai » désert.

On a compté 358 jours de pluies en 25 ans, dont 46 seulement où la précipitation a atteint ou dépassé 5 millimètres. Or DUBIEF estime qu'il faut 30 millimètres d'eau en une saison pour donner un paturage (au sens saharien du terme) médiocre et 50 millimètres pour donner un paturage moyen; au-dessous de 20 millimètres le paturage ne peut se développer. La végétation sera donc obligatoirement du type contracté, c'est-à-dire localisée dans les zones d'accumulation de l'eau de ruissellement, partout où la nappe phréatique manque ou est inaccessible pour les racines.

Mais ces données macroclimatiques, si elles expliquent la distribution de la flore, et de la faune qui en vit, ne donnent aucune idée des conditions dans lesquelles vivent les fourmis.

A la surface du sol le climat est beaucoup plus dur que celui de l'abri météorologique; à quelques centimètres sous sa surface, par contre, la température est modérée et l'humidité élevée.

Dès le lever du soleil, le sol s'échauffe considérablement, provoquant une chute de l'humidité relative des plus basses couches de l'atmosphère. Par temps calme, j'ai pu enregistrer 63 degrés centigrades à la surface d'une dune et 57 à 59 degrés sur un sol compact alors que la température de l'air à un mètre n'était que de 44,5 degrés (juillet 1963 à 13 heures T. U.). On a cité des températures au sol encore plus élevées : jusqu'à 70 degrés. Le refroidissement est rapide et la nuit, le sol et l'air sont sensiblement à la même température.

Dans le sol, la variation thermique diurne est presque annulée dès 20 centimètres de profondeur : 1 à 2 degrés dans le sable, 2 à 3 degrés dans un sol de dayas. La variation thermique annuelle se fait sentir plus profondément : à Béni Ounif, 75 centimètres de profondeur, minimum 14,3 degrés, maximum 32,4 degrés. L'écart est modéré et les températures extrêmes restent parfaitement supportables pour les insectes.

L'humidité de l'atmosphère des petites cavités du sol est toujours élevée là où vivent des plantes vivaces. F. PIERRE a trouvé une humidité relative de 52 % à 50 centimètres dans les dunes du grand erg. J'ai trouvé des valeurs plus élevées à la même profondeur (60 à 80 %) dans les creux ou au pied des arbustes, là où sont le plus souvent creusés les fourmilières. Dans des sols de dayas ou d'oueds, même en fin d'été, l'atmosphère du sol est presque toujours saturée en vapeur d'eau à cette profondeur.

L'origine de cette eau qui imbibe le sol n'est pas connue avec certitude pour les ergs. L'eau des sols d'oueds et de dayas provient uniquement des précipitations. Le ruissellement est évident dans les montagnes dénudées et la concentration se fait dans les oueds, même lorsque ces derniers n'arrivent pas à couler. Pour les dayas, qui, aux environs de Béni-Abbès occupent à peine 4 à 8 % de la surface de la Hamada, le ruissellement, beaucoup moins important vu la faiblesse des pentes, joue néanmoins un rôle capital. Il n'est pas rare de voir, après une pluie de quelque importance, les dayas recouverts d'une couche d'eau qui, en s'infiltrant lentement, va saturer le sol jusqu'à une grande profondeur.

Les fourmis, dans le nid, bénéficient ainsi de conditions climatiques très supportables, et il n'est pas étonnant de les rencontrer partout où elles trouvent à se nourrir. Leurs incursions au dehors sont interrompues par grand froid et, pour la plupart des espèces, aux heures les plus chaudes de la journée, dès le printemps.

En schématisant un peu, il est possible de ramener les principaux biotopes de la région (non compris les palmeraies et les cultures) à trois grands types :

Les ergs, strictement limités aux sables vifs qui en constituent l'essentiel¹.

Les sols cohérents : regs, hamadas et montagnes, dont les dayas et les oueds, qui sont à peu près les seules zones habitées par les fourmis, seront étudiées².

La vallée de l'oued Saoura, en dehors des cultures.

(1) Erg : Zone couverte de sable accumulé en dunes.

(2) Reg : Plaine de graviers mêlés de sable et de limon.

Hamada : Plateau rocheux à peu près horizontal.

Daya : Dépression plus ou moins circulaire où s'accumule un sol limoneux.

LES ERGS

Le sable vif en est l'élément caractéristique, qu'il soit accumulé en dunes ou répandu en nappes horizontales. Lorsqu'il s'agit d'ergs de grande taille (représentés ici par le Grand Erg Occidental et par l'Erg er Raoui) la flore et la faune sont très originales.

Les végétaux vivaces sont largement dispersés et abondants en individus sinon en espèces : une herbe, *Aristida pungens* Desf. est caractéristique et très commune. Il existe aussi de nombreux buissons ou arbustes : *Ephedra alata* Dec., *Retama retam* Webb., *Calligonum azel* Maire et *Genista saharae* Coss. et Dur. sont les plus répandus, et fournissent nourriture et abri toute l'année. Les ergs mineurs, à flore et à faune très appauvries, et les grandes étendues caillouteuses, gassis et taierts, que l'on rencontre entre les massifs dunaires et dont la faune n'a rien de commun avec celle des sables ne seront pas étudiés ici.

Le premier biotope sera donc plus précisément constitué par les sables d'ergs majeurs.

TABLEAU 1

ERGS		
18 relevés, 11,8 hectares		
90 nids. Densité moyenne : 8 nids à l'hectare		
Espèce	Fréquence des nids %	Constance %
Messor arenarius	17,8	50,0
Messor caviceps	7,8	38,9
Crematogaster inermis	2,2	11,1
Crematogaster aegyptiacus	10,0	27,8
Monomorium chobauti	24,4	50,0
Cataglyphis bombycina	8,9	33,3
Cataglyphis lucasi	12,2	44,4
Divers	16,7	50,0
Messor aegyptiacus		
Monomorium salomonis		
Leptothorax sp.		
Camponotus compressus		

Le facteur de sélection des espèces est incontestablement la fluidité du sable. La nourriture est abondante et de nombreuses espèces qui ne peuvent nicher que dans un sol cohérent exploitent les lisières des ergs.

La faune est réduite pratiquement à sept espèces dont deux nichent exclusivement dans le bois.

Les trois espèces granivores : *Messor arenarius* Fabr., *Messor caviceps* For. et *Monomorium chobauti* Em. montrent une constance élevée, et qui le serait certainement plus s'il était possible de faire des relevés sur des surfaces plus importantes, car les nids sont très dispersés. Elles sont plus ou moins nocturnes suivant la saison, et interrompent leur activité au milieu du jour en partie à cause du vent qui rend difficiles leurs déplacements et bouche les orifices des nids. Ces espèces, dont les nids sont situés dans les creux ou dans les zones à faible relief, sans abri, constituent la moitié des colonies. Ces dernières étant le plus souvent très riches en individus, les granivores forment la majeure partie de la population myrmécologique.

Les deux insectivores, *Cataglyphis bombycina* Roger et *Cataglyphis lucasi* Em. occupent moins du quart des nids recensés et leurs colonies, surtout celles de *C. lucasi*, sont généralement peu peuplées. Les nids sont presque toujours abrités sous des buissons. Les ouvrières sont diurnes et très thermophiles, surtout celles de *C. bombycina* dont l'activité se ralentit mais, ne s'arrête pas complètement au milieu du jour, sauf en plein été.

Crematogaster inermis Mayr et *Crematogaster aegyptiaca* Mayr ne nichent que dans les troncs et les plus grosses branches des arbustes vivants (presque toujours *Calligonum azel*). Leur fréquence est faible du fait que leur plante hôte préférée, très appréciée par les troupeaux, disparaît partout où l'erg est trop fréquenté. Ces fourmis omnivores explorent les rameaux de leur arbuste et ne s'aventurent guère sur le sable.

Les espèces accidentelles, à l'exception de *Leptothorax* sp., ne nichent pas dans le sable vif mais dans des buttes plus ou moins consolidées par des débris végétaux (souvent au pied des *Ephedra alata*) ou dans les affleurements de sol compact.

Trois espèces : *Messor arenarius*, *M. caviceps* et *Cataglyphis lucasi* n'ont pas été retrouvées en dehors des ergs. *M. arenarius* vit pourtant en sol cohérent à la limite nord du Sahara et sur les Hautes Plaines algériennes. *Monomorium chobauti* peut se contenter de faibles accumulations de sable : dunes isolées ou sables d'oueds, ou même nicher à proximité des dunes et de sa provende essentiellement constituée par les graines et les tiges d'*Aristida pungens*, dans un sol dur. *Crematogaster aegyptiaca* vit aussi dans les peuplements d'acacias, mais niche alors dans le sol.

LES SOLS COHÉRENTS¹

Alors que les ergs sont assez uniformément peuplés, la presque totalité de la flore vivace et de la faune des ergs, hamadas et montagnes est localisée dans les dépressions, dayas et oueds. Leur surface étant très restreinte, le peuplement total est peu abondant. Sur la hamada par exemple, on trouve en moyenne 11 nids de fourmis par hectare de daya, ce qui donne une densité d'ensemble à peine supérieure à 1 nid pour deux hectares.

La nature du sol et la végétation étant sensiblement différentes dans les dayas et dans les oueds, je distinguerai les peuplements de ces deux milieux, bien que les espèces qui les composent soient les mêmes à une exception près.

Dans les dayas, le sol est riche en limon et il y a peu ou pas de sable vif. Des buissons, souvent épineux, forment l'essentiel de la végétation vivace : *Zilla macroptera* Coss., *Launaea arborescens* Maire, *Anvillea radiata* Coss. et Dur., *Bubonium graveolens* Maire et bien d'autres espèces de moindre développement. Les arbres et les arbustes sont peu fréquents.

Dans les oueds, le sol est plus hétérogène. On trouve à côté de bancs de limon compact du gravier et du sable qui peut s'accumuler au pied des touffes. L'eau est généralement plus abondante que dans le sol des dayas et la flore y est beaucoup plus variée et dense. *Acacia raddiana* Savi. et *Panicum turgidum* Forsk. caractérisent l'association végétale la plus fréquente dans ce biotope. *Pituranthos chloranthus* Benth. et Hook, *Antirrhinum ramosissimum* Coss. et Dur. et les espèces des dayas sont particulièrement abondantes.

La très forte dominance de *Monomorium salomonis* L. est remarquable : un tiers des nids, avec une constance de plus de 90 %. Cette espèce omnivore et prolifique vit d'ailleurs partout au Sahara, mais elle trouve ici son optimum. L'espèce granivore *Messor aegyptiacus* Em. est également très constante; la densité de ses gros nids, jamais très forte, est presque la même dans les oueds et dans les dayas.

Deux espèces insectivores, moins fréquentes, sont également très constantes : *Camponotus compressus* Fabr., nocturne, aux ouvrières major énormes, prospère aussi bien ici que dans les palmeraies ou dans le lit de la Saoura. *Cataglyphis albicans* Roger, diurne, extrêmement rapide et agressive (elle est capable, malgré sa petite taille, de venir à bout des ouvrières de l'espèce précédente) ne se rencontre guère dans les lieux humides et les palmeraies. *Cataglyphis emmae* For., moins rapide, a une biologie peu différente de celle de son congénère. C'est la seule de ces espèces à ne pas vivre hors des oueds et des dayas.

(1) Essentiellement : la Hamada du Guir à l'ouest et au nord-ouest de Béni Abbès, et les monts d'Ougarta au Sud et au sud-ouest.

TABLEAU 2

SOLS COHERENTS		33 relevés, 24,4 hectares 320 nids. Densité moyenne : 13 nids à l'hectare				
Espèce	DAYAS 13 relevés, 11,8 ha 130 nids Densité : 11 nids/ha		OUEDS 20 relevés, 12,6 ha 190 nids Densité : 15 nids/ha		Total des biotopes à sol cohérent	
	Fréquence %	Constance %	Fréquence %	Constance %	Fréquence %	Constance %
<i>Messor aegyptiacus</i>	21,5	61,5	15,3	75,0	17,8	69,7
<i>Crematogaster aegyptiacus</i>	0	0	4,7	35,0	2,8	21,2
<i>Monomorium salomonis</i>	25,4	92,3	38,4	90,0	33,1	90,9
<i>Acantholepsis frauenfeldi</i>	3,0	15,4	1,6	15,0	2,2	15,1
<i>Camponotus compressus</i>	14,6	69,2	11,6	50,0	12,8	57,6
<i>Cataglyphis emmae</i>	11,5	46,1	6,3	35,0	8,4	39,4
<i>Cataglyphis albicans</i>	17,7	69,2	6,8	45,0	11,3	54,5
<i>Cataglyphis bombycina</i>	2,3	15,4	7,4	55,0	5,3	39,4
Divers	4,0	15,4	7,9	35,0	6,3	21,2
<i>Monomorium chobauti</i>						
<i>Monomorium santschii</i>						
<i>Pheidole pallidula</i>						
<i>Cardiocondyla batesii</i>						
<i>Cataglyphis bicolor</i>						

Crematogaster aegyptiacus est liée aux arbres, acacias et plus rarement jujubiers (*Ziziphus lotus* Lam.), dont elle explore les rameaux. Elle niche en terre, au pied des arbres, parfois sous l'écorce, mais ne creuse jamais le bois comme elle le fait dans l'erg. *Acantholepis frauenfeldi* Mayr qui ne prospère que dans les sols salés est ici assez rare.

LA VALLÉE DE LA SAOURA

Bien délimité géographiquement, ce biotope se distingue par une humidité élevée du sol, dont la température est plus basse qu'ailleurs. Cette humidité est entretenue par les crues annuelles qui charrient de l'eau douce, et par l'inféoflux qui charrie une eau légèrement salée, d'où le caractère halophile de la végétation, qui est abondante là où l'homme ne l'a pas trop dégradée.

On trouve *Tamarix gallica* L. et plus rarement *T. articulata* Vahl. et surtout des chenopodiacées : *Atriplex halimus* L., *Salsola foetida* Del., *Zygophyllum album* L., etc.

Le sol, riche en limon, est souvent sableux en surface et il peut se former de petites dunes.

TABLEAU 3

VALLEE DE LA SAOURA		5 relevés, 4,5 hectares	
76 nids. Densité moyenne : 17 nids à l'hectare			
Espèce	Fréquence des nids %	Constance %	
<i>Messor aegyptiacus</i>	4,0	40,0	
<i>Monomorium salomonis</i>	17,1	100,0	
<i>Cardiocondyla batesii</i>	7,9	60,0	
<i>Acantholepis frauenfeldi</i>	32,9	100,0	
<i>Camponotus compressus</i>	11,8	80,0	
<i>Cataglyphis bicolor</i>	10,5	80,0	
<i>Cataglyphis bombycina</i>	7,9	100,0	
Divers	7,9	40,0	
<i>Camponotus alii</i>			
<i>Cataglyphis albicans</i>			
<i>Cataglyphis emmae</i>			

Le peuplement, assez dense, est très uniforme dans les différents relevés, et, malgré leur petit nombre, on peut déterminer la fréquence des espèces dont la constance est élevée.

L'espèce largement dominante, *Acantholepis frauenfeldi*, très halophile, n'est commune ailleurs que dans quelques dayas à sol salé. Elle complète un régime à tendance insectivore par l'exploitation du miellat des cochenilles (*Trabutina*) qui pullulent sur certains pieds de tamarix. *Monomorium salomonis* est subordonnée mais encore abondante.

Les granivores sont représentés par *Messor aegyptiacus* et par la minuscule *Cardiocondyla batesii* For. dont la fréquence est certainement sous-estimée : ses nids sont très difficiles à découvrir, l'orifice, d'un diamètre inférieur à deux millimètres, n'étant presque jamais souligné par des déblais. Elle vit aussi dans quelques dayas particulièrement riches en végétation.

Les insectivores *Camponotus compressus* et *Cataglyphis bombycina* ont parfois des colonies extrêmement populeuses. *Cataglyphis bicolor* Fabr., commune en Berbérie, habite la vallée de la Saoura et les palmeraies. (Elle est parfois présente dans les oueds de montagne, en colonies à faible population.)

Les inondations sont assez fréquentes, mais toutes les espèces supportent parfaitement une submersion d'un à deux jours, ou sont capables, comme les *Cataglyphis*, de déménager très rapidement leur nid. Aussi les crues moyennes qui ne ravinent pas trop le sol sont-elles généralement de peu d'effet sur les colonies qu'elles atteignent et dont on peut voir les ouvrières occupées à des travaux de déblaiement dès que l'eau s'est retirée.

CONCLUSIONS

Si la faune du Sahara comprend environ quatre-vingt espèces de fourmis, je n'en ai trouvé que vingt-huit dans la zone étudiée. Parmi celles-ci, sept ne se rencontrent que dans les jardins et autour des points d'eau permanents; quatorze seulement présentent une certaine importance dans le peuplement : sept Myrmicidae et sept Formicidae.

L'erg est le seul milieu à posséder un peuplement original avec sept espèces communes : deux arboricoles et cinq sabulicoles dont trois ne se rencontrent pas ailleurs. La faune, comme la flore, est dispersée, avec une densité plus forte dans les zones à relief modéré, et son rythme d'activité est réglé par le vent et les températures extrêmement élevées que peut atteindre la surface du sable.

Dix espèces constituent l'essentiel du peuplement des milieux à sol cohérent : montagnes, hamada, vallée de la Saoura. Elles se concentrent dans les oueds et les dayas. A part *Acantholepis frauenfeldi* qui montre une nette prédilection pour les sols salés et *Cata-*

glyphis emmae, rare en dehors des oueds peuplés par le groupement végétal à *Acacia raddiana* et *Panicum turgidum*, ces espèces sont capables de vivre dans des conditions très variées. On les trouve dans les dayas les plus sèches aussi bien que dans les palmeraies régulièrement irriguées.

Pour les oueds et les grandes dayas, le facteur nourriture, donc la densité et surtout la qualité de la végétation, conditionne le peuplement. Ainsi dans une daya particulièrement riche, avec de nombreux acacias et une prairie assez dense de légumineuses herbacées, j'ai pu recenser neuf espèces avec une densité de plus de deux cents nids à l'hectare. (La densité moyenne dans les dayas étant de onze nids à l'hectare.)

Dans les petites dayas, dont la végétation est généralement assez pauvre, les aléas de la fondation des colonies jouent un grand rôle. Alors qu'il y a dans l'ensemble un équilibre entre espèces granivores et espèces insectivores, certaines petites dayas ne possèdent qu'une de ces catégories de fourmis. Parfois même une seule espèce représentée par plusieurs nids. Il est évident que sur la hamada, les sexués ont parfois du mal à s'apparier (lorsque la colonie dont ils sont issus ne produit qu'un sexe à la fois) et que les femelles fondatrices ont peu de chance de s'arrêter dans un lieu favorable au développement d'une jeune colonie.

ORIGINE DU PEUPLEMENT.

La distribution géographique des espèces est très insuffisamment connue et leur systématique même laisse à désirer : de nombreuses sous-espèces et quelques espèces sont de valeur douteuse. Il n'est donc pas possible d'étudier la biogéographie de la partie de Sahara qui nous occupe. Mais on peut classer les quatorze espèces communes en trois groupes.

1. Six espèces qui ne sont connues que du Sahara : *Monomorium chobauti*, dominant dans l'erg, *Messor caviceps*, *Cataglyphis emmae* et *C. lucasi* sont citées du Sahara algéro-tunisien. *Crematogaster aegyptiacus* et *Cataglyphis bombycina* habitent aussi l'Égypte.

2. Trois espèces répandues au Sahara, en Algérie steppique et au Proche-Orient : *Messor aegyptiacus*, *M. arenarius*, *Crematogaster inermis*.

3. Cinq espèces à très vaste répartition : Sahara, Afrique du Nord steppique, Asie désertique et steppique et pour certaines, Europe sud-orientale. *Monomorium salomonis*, dominante dans les oueds et les dayas, *Acantholepis frauenfeldi*, dominante en terrain salé, *Cataglyphis albicans* et *C. bicolor* sont communes sur les hautes plaines algériennes et jusqu'au littoral. *Camponotus compressus*, cantonné dans les régions arides en Algérie, est répandu dans toute l'Asie et

jusqu'aux Philippines, mais il est douteux que l'on ait bien affaire à une seule espèce.

L'essentiel du peuplement des sols compacts est donc formé d'espèces très largement répandues, habitant les steppes aussi bien que le désert. L'erg par contre a un peuplement constitué surtout d'espèces strictement désertiques qui, dans l'état actuel de nos connaissances, paraissent indigènes.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD (F.), 1948 : Les insectes sociaux du Fezzan. Fourmis. I.R.S. Alger. Mission au Fezzan 1944-45, pp. 87-183.
- BERNARD (F.), 1943 : Les Fourmis du Tassili des Ajjer. I.R.S. Alger. Mission au Tassili, 1949, p. 121-250.
- BERNARD (F.), 1962 : Peuplement des terrains rocheux par les Fourmis sahariennes. Trav. I.R.S. Alger, t. 21, p. 81-97.
- BERNARD (F.), 1964 : Recherches écologiques sur les fourmis des sables sahariens. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 1, 4, p. 615-38.
- DÉLYE (G.), 1964 : Sur le peuplement Myrmécologique de quelques ergs du Sahara nord occidental. Trav. I.R.S. Alger, t. 23.
- DUBIEF (J.), 1953 : Essai sur l'hydrologie superficielle au Sahara. Thèse Univ. Alger, 1 vol., 457 p.
- DUBIEF (J.), 1959 : Le Climat du Sahara. I.R.S. Alger. Mémoires hors série, t. I, 312 p.
- FOREL (A.), 1902 : Les Fourmis du Sahara algérien. *Ann. Soc. Ent. Belg.*, t. 46, pp. 147-58.
- LAMEERE (A.), 1902 : Note sur les mœurs des Fourmis du Sahara. *Ann. Soc. Ent. Belg.*, t. 46, p. 160-69.
- PIERRE (F.), 1958 : Ecologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara nord occidental. C.N.R.S., Paris, 1 vol., 332 p.
- SANTSCHI (F.), 1909 : sur la signification de la barbe chez les Fourmis arénicoles. *Rev. Suisse zool.*, t. 17, p. 449-59.
- SANTSCHI (F.), 1929 : Etude sur les *Cataglyphis*. *Rev. Suisse Zool.*, t. 36, p. 25-70.
- SANTSCHI (F.), 1929 : Fourmis du Sahara central récoltées par la mission du Hoggar. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, t. 20, p. 97-108.
- SANTSCHI (F.), 1932 : Notes sur les Fourmis du Sahara. *Bull. Mus. Paris*, 2^e série, t. 4, n^o 5, p. 516-20.

Intervention de M. GASPARD.

Monsieur DÉLYE, vous avez présenté des pourcentages de nids et des constances en pourcentage. Ne pensez-vous pas qu'on devrait travailler sur les chiffres présentant la constance des nids plutôt que sur le pourcentage des nids, pour être en accord avec la statistique si l'on veut étudier des populations ?

La constance étant un phénomène plus indépendant que le pourcentage des nids, car nous pouvons avoir des colonies polycaliques.

Réponse de M. DÉLYE.

Dans le cas particulier du Sahara, je ne le pense pas. Dans l'erg par exemple, la surface d'un hectare, qui est la plus grande que

j'ai pu prospecter sérieusement, est certainement, vue la grande dispersion des nids, encore insuffisante et la constance est trop faible. Les nids polycaliques sont extrêmement rares au Sahara, et je crois que les pourcentages des nids sont utilisables dans ce cas particulier.

Interventions de M. LE MASNE.

1° Avez-vous observé des mâles aptères ergatoïdes, chez les *Cardiocondyla batesii* que vous citez, ou chez d'autres *Cardiocondyla* ?

2° Avez-vous, chez certaines espèces, mis en évidence et étudié des phénomènes d'estivation, avec baisse d'activité, ou de ponte, ou de développement des larves ?

Réponses de M. DÉLYE.

1° Oui, chez *Cardiocondyla nuda*. Je n'ai pas encore pu capturer les sexués de *C. batesii*.

2° Pas exactement, il n'y a jamais d'arrêt de l'activité en été, mais lors des périodes de sécheresse prolongées, il y a une baisse de production du couvain, et la production de sexués est suspendue. Par contre en hiver, les *Messor* par exemple, s'enferment dans le nid.

Interventions de M. PASSERA.

1° Comment pouvez-vous estimer la densité des nids par hectare en particulier sur les ergs où le vent efface les entrées de nids ?

2° N'y a-t-il pas tendance chez ces fourmis à produire dans le même nid des ailés des 2 sexes afin de palier à la dispersion des nids, dispersion qui nuit à la rencontre des sexes.

Réponses de M. DÉLYE.

1° En travaillant au lever du jour avant que la chaleur n'ait chassé les fourmis et que le vent n'ait commencé à souffler, ce qui se produit lorsque l'erg a été échauffé, vers 9-10 heures du matin en mai.

2° Je ne crois pas : certaines espèces comme *Camponotus compressus* produisent les deux sexes à chaque essaimage, d'autres, comme *Messor aegyptiacus*, quelle que soit la densité des nids ne produisent régulièrement qu'un sexe à chaque essaimage.

Interventions de M. NOIROT.

1° Quel est le rôle éventuel des Homoptères dans la nutrition des fourmis, et en particulier des Homoptères radicoles ?

2° Quel est le rapport de la position des nids terricoles, avec la végétation ?

Réponses de M. DÉLYE.

1° Important, mais très limité dans le temps : les Homoptères n'étant abondants que pendant la période de végétation active qui suit une pluie. Dans la vallée de la Saoura, où la végétation ne subit guère d'arrêt, des cochenilles, en particulier celles du Tamarix (*Tra-*

butina) jouent un rôle important et sont exploitées principalement par *Acantholepis frauenfeldi*.

2^o En sol compact, indépendance relative. Dans l'erg, les espèces granivores (*Messor*, *Monomorium chobauti*) nichent loin des buissons, tandis que les insectivores (*Cataglyphis*) nichent toujours au pied des végétaux.

Interventions de M. SOULIÉ.

1^o Présence de *Cremastogaster terricoles* nidifiant au pied des buissons. Ceci peut-il être lié à la présence d'Homoptères radicoles ?

2^o Problème de la recherche de la nourriture pour les ouvrières de ces colonies terricoles en période de sécheresse entraînant la disparition des homoptères radicoles et le dessèchement de la végétation exploitable (exsudats végétaux).

Réponses de M. DÉLYE.

1^o Les homoptères radicoles existent en période humide, mais paraissent disparaître (ou s'enfoncer) très profondément en période très sèche.

2^o Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier ce problème, les acacias ne s'étant jamais desséchés complètement dans la région de Béni-Abbès, depuis que j'y travaille.

Interventions de M. TOROSSIAN.

1^o Avez-vous étudié le *preferenda* hygrométrique de ces fourmis vivant dans ces lieux arides ?

2^o De sorte que l'on ne peut pas expliquer la présence de ces fourmis par des exigences hygrométriques faibles ?

Réponses de M. DÉLYE.

1^o Oui, mais ces études sont décevantes et dépendent de l'état physiologique des fourmis. Des fourmis sorties du nid, recherchent les basses hygrométries, des fourmis qui sont sorties longtemps dehors, recherchent des hygrométries élevées.

2^o Non.

**UNTERSUCHUNGEN ZUM ATMUNGSSTOFFWECHSEL
DER ARBEITERINNEN VON *FORMICA POLYCTENA* FOERST.
(HYM., FORMICIDAE)**

von Gerhard KNEITZ

Am Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg stehen unter Leitung des Institutsvorstandes, Professor Dr. K. GößWALD die Untersuchungen zur vorbeugenden Wirkung der Waldameisen gegenüber Schadinsekten der Wälder im Vordergrund. Besonders die Art *Formica polyctena* hat sich dabei für einen praktischen Einsatz und eine künstliche Weitervermehrung als besonders bedeutende Art erwiesen. Es ist naheliegend, daß gleichrangig mit diesen Untersuchungen Arbeiten zum Lebensablauf im Waldameisenstaat und angrenzende Problemreihe stehen. Beide Forschungsrichtungen nehmen Einfluß aufeinander und werden gleichstark gepflegt. Gegenwärtig haben besonders Untersuchungen zum saisonalen Ablauf des Lebens im Waldameisenstaat eingesetzt (GößWALD 1940, 1951 a, b, KIRCHNER 1964, KNEITZ 1963, 1964). Dieser Problemkreis ist eng mit den Fragen zur Entwicklung des Wärmehaushaltes im Waldameisenstaat verwickelt. Gerade hier werden nun Untersuchungen zum Atmungsstoffwechsel der Waldameisenkasten sehr wichtig, da sie wesentliche Aussagen über die Stoffwechsellage und damit die physiologische Konstitution der Einzeltiere ermöglichen. Nachstehen wird vor allem der Sauerstoffverbrauch in Abhängigkeit von Außen- und Innenfaktoren bei den Arbeiterinnen von *Formica polyctena* herausgestellt.

STAND DER UNTERSUCHUNGEN

Während von anderen sozialen Insekten wie der Honigbiene (PARHON 1909, KOSMIN 1932, JONGBLOED und WIERSMA 1934, 35, MELAMPY und WILLIS 1939, HSUEH und TANG 1944, SOTAVALTA 1954, ALLEN 1959, FREE und SIMPSON 1963, ROTH 1965) und den Termiten (COOK 1932, GHIDINI 1932, GILMOUR 1940, OSMAN und KLOFT 1961, STUSSI und HEUSSNER 1963, HÉBRANT 1964) umfangreiche Untersuchungen zum Atmungsstoffwechsel vorliegen, finden sich bisher nur sehr geringe Angaben zum Atmungsstoffwechsel der Ameisen (SLOWTZOFF 1909, HOLMQUIST 1928, DREYER 1932, AGRELL 1947, GößWALD und SCHMIDT 1961, SCHMIDT 1961). Das liegt nicht zuletzt an der Ungunst des Untersuchungsobjektes, klammerte doch KITTEL (1941) bewußt Ameisen aus ihren

umfangreichen Versuchen aus, da diese « meist rasch ermatten und absterben ». HOLMQUIST (1928) führte Messungen an jeweils 100 Arbeiterinnen der nordamerikanischen Art *Formica ulkei* durch. DREYER (1932) bearbeitete bei der gleichen Art Versuchseinheiten mit 25 Individuen.

Beide Autoren stellten als wesentlichstes Ergebnis ihrer Untersuchungen heraus, daß der Atmungsstoffwechsel und speziell der Sauerstoffverbrauch temperaturabhängig ist und jahresrhythmisch ebenfalls nur von dem jeweiligen Temperaturzustand der Umwelt geprägt wird. AGRELL (1947) brachte 5-8 Versuchstiere der Art *Formica rufa* L. (die systematische Zuordnung ist nach der neueren Systematik nicht ganz klar, YARROW 1955, BETREM 1960) in die einzelnen Versuchsgefäße ein und stellte besonders die Wirkung einer Adaptation der Arbeiterinnen bei bestimmten Temperaturen auf den Sauerstoffverbrauch fest. Die gelieferten Meßergebnisse schwanken zum Teil sehr stark und sind zwischen den einzelnen Autoren nur schwer vergleichbar.

Das erste Bestreben mußte deshalb sein, die Versuchsergebnisse der eigenen Meßreihen zumindest vergleichbar zu machen, sie zu standardisieren.

ZUR METHODIK

Die Messung der Komponenten des Atmungsstoffwechsels, wie der Sauerstoffverbrauch, die Kohlenstoffdioxid-Produktion und der Respiratorische Quotient, erfolgte mittels der manometrischen Methode nach Warburg (KREBS 1928, UMBREIT, BURRIS und STAUFFER 1957). Als Gerät wurde eine Warburg-Apparatur der Firma BRAUN (Melsungen) vom Modell VL mit 14 Manometern pro Versuchseinheit eingesetzt. Das Volumen der Reaktionsgefäße lag zwischen 7,51 und 9,24 ml. Um auf das lästige, die Aktivität der Versuchstiere stets beeinflussende Schütteln der Gefäße verzichten zu können, wurde nach Vorversuchen ein eigener Gefäßtyp entwickelt und verwendet, der in dieser Form von der Firma freundlicherweise erstellt wurde. Er besteht aus einem Tiergefäß und einem Bodengefäß zur Aufnahme der prozentigen KOH. Beide Einheiten können über einen Schliff miteinander verbunden werden (Abb. 1). Diese Versuchsgefäße haben sich in der Güte der gewonnenen Werte nicht nur den gängigen Gefäßen mit zentralem Behälter — zur Aufnahme der Kalilauge — als überlegen erwiesen, sondern vor allem auch in Hinblick auf die praktische Durchführung der Versuche. Eine Verätzung der Versuchstiere war nicht mehr möglich. Außerdem wurden die Versuche stets im Verdunkelungskasten durchgeführt. Unter solchen Bedingungen saßen die Tiere dann ruhig in den Versuchsbehältern und bewegten sich bei niederen bis mittleren Temperaturen nur wenig von der Stelle. Erst ab ca 25-30° C begannen sie unruhig zu werden, um mit steigender Temperatur eine immer höhere Bewegungs-Aktivität aufzuweisen, die um 40° C für die weiblichen Kasten ihr Maximum erreichte. Diese Wirkung mußte in Kauf genommen werden, da eine Fixierung der Tiere in Säckchen oder mit « Tesafilm » sie bereits bei niederen Temperaturen stark beunruhigte. Gemessen wurden in den

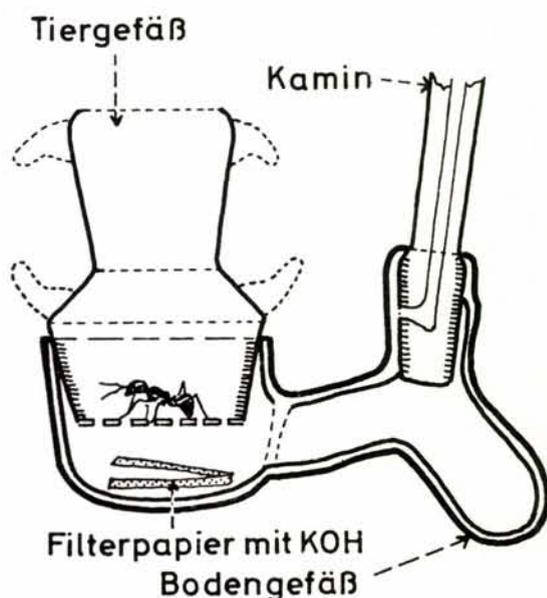


Abb. 1. — Spezial-Warburggefäß zur Messung lebender Insekten. Das Tiergefäß (oben) ist von dem Bodenteil zur Aufnahme der Kalilauge getrennt.

Gefäßen entweder 4 Tiere oder ein Einzeltier, die Ablesungen wurden im Abstand von 1/2 Stunde oder einer Stunde vorgenommen.

Als ein sehr schwerwiegender, den Atmungsstoffwechsel stark beeinflussender Faktor ist die im Verteidigungsfalle von den Ameisen abgespritzte Ameisensäure zu betrachten. Diese besteht nach Untersuchungen von STUMPER (1922, 1951, 1959 a, b, OSMAN und BRANDER 1961) zu ca. 50-60 % aus reiner HCOOH und 3-4 % weiteren organischen Begleitsubstanzen. OSMAN und KLOFT (1961) zeigten, daß diese Säure wie verdünnte technische Ameisensäure (50 %) den Sauerstoffverbrauch von Arbeiterinnen der Gelbhalstermitte *Calotermes flavicollis* reduzierte. Bei unseren Warburg-Untersuchungen ergab sich, daß sich die Arbeiterinnen in den Versuchsgefäßen zuweilen selbst abtöteten. Vergleichende Untersuchungen ergaben allerdings, daß die Einwirkung der Ameisensäure keinen Dauereffekt im Atmungsstoffwechsel hinterläßt, wenn nicht sofort eine radikale Schädigung erfolgt. Deshalb wurden zu Beginn der Versuche die Arbeiterinnen durch Reizen zur Abgabe der Säure gezwungen oder die Versuchsgefäße mit den spritzenden Tieren mittels Preßluft ausgeblasen. Das zur Ermittlung des Tiervolumens notwendige spezifische Gewicht der Ameisen wurde mit der Überlaufmethode als $s = 0,81$ ermittelt (Mittel aus 240 Werten). Zwei Manometer dienten stets als Thermoanometer ohne Tiere. Mittels eines Kühlaggregates (Colora, Type Kt 20) war es möglich, alle gewünschten Temperaturstufen zwischen

0° und 45° C einzustellen. Die Versuchstiere von *Formica polyctena* entstammten der Kolonie Thüngersheim Aasig, nördlich von Würzburg.

ERGEBNISSE

1) Der Atmungsstoffwechsel der Arbeiterinnen in Hinblick auf Größe und Gewicht.

Der Gasaustausch vermittelt bei den aerob lebenden Organismen die Aufnahme des Sauerstoffes und die Abgabe des Kohlenstoffdioxids, des gasförmigen Endproduktes der in den Zellen ablaufenden Verbrennungsvorgänge. Das Verhältnis beider Komponenten (RQ-Wert) liefert so einen summarischen Einblick über die Menge und Art der Stoffwechselfvorgänge. Die Ermittlung des Sauerstoffverbrauches mittels der manometrischen Methode liefert bessere Ergebnisse als die Messung der CO_2 -Produktion mit der gleichen Methode. Das ist einmal auf die indirekte Ermittlung der Werte für CO_2 , zum anderen auf eine wahrscheinlich schubweise Abgabe des Kohlenstoffdioxides zurückzuführen (SCHNEIDERMAN und WILLIAMS 1955, BUCK und KEISTER 1955, PUNT 1956, SCHMIDT 1956 u.a.). Der individuelle Verbrauch ergab sich für die Arbeiterinnen bei 25° C mit $7,48 \pm 0,42 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{h}$ und Individuum bzw. mit der Entwicklung von $8,42 \pm 0,84 \text{ mm}^3 \text{ CO}_2/\text{h}$ und Individuum. Auf die Gewichtseinheit Gramm berechnet bedeuten diese beiden Werte $867 \pm 78 \text{ mm}^3 \text{ O}_2/\text{g}$ und h bzw. $965 \pm 95 \text{ mm}^3 \text{ CO}_2/\text{g}$ und h. Der RQ-Wert ermittelt sich daraus mit 1,1. Diese Ergebnisse stimmen mit den Werten von AGRELL (1947) sehr gut überein. Auf die Gewichtseinheit Gramm bezogen bedeutet dies, daß die Arbeiterinnen mit ihrer Stoffwechselaktivität über den adulten Weibchen ($610 \text{ mm}^3/\text{g}$ und h), aber unter jungen geflügelten

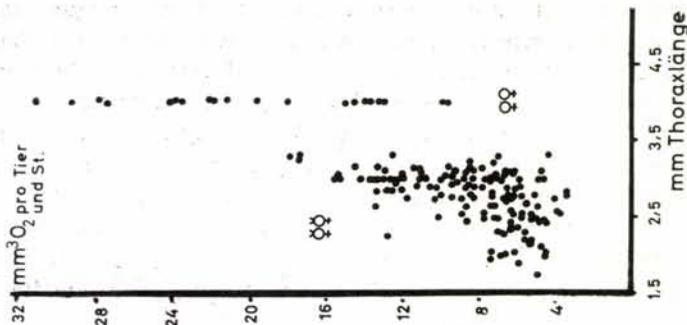


ABB. 2. — Zunahme des Sauerstoffverbrauches mit der Größe der Arbeiterinnen und Weibchen, ausgedrückt in Thoraxlänge. Obgleich die Meßwerte stark schwanken werden die Relationen sehr deutlich. Die Schwankungen sind auf verschiedene physiologische Konstitution der Tiere, aber z.T. auch darauf zurückzuführen, daß die Meßergebnisse Mittelwerte von jeweils 4 größtmäßig ausgesuchten Arbeiterinnen in einem Versuchsgefäß darstellen. Abszisse: Thoraxlänge in mm. Ordinate: Sauerstoffverbrauch pro Einzeltier und Stunde.

Weibchen (1063 mm³/g und h) und Männchen (1236 mm³/g und h) stehen.

Innerhalb der Arbeiterinnengruppen ergeben sich beträchtliche individuelle Unterschiede, deren Herkunft nicht immer sicher zu deuten ist. Größe und Gewicht spielt dabei eine Rolle. Abb. 2 zeigt sehr deutlich die Zunahme des individuellen Sauerstoffverbrauchs mit der Körpergröße. In dieses System gliedern sich interessanterweise die weiblichen Geschlechtstiere ohne Bruch ein. Trägt man die Werte für den Sauerstoffverbrauch gegenüber den individuellen Werten für das Körpergewicht im doppellogarithmischen System ein, so ergibt sich eine Proportionalität des Sauerstoffverbrauches zum Gewicht. Wie aus der hier gültigen Funktion $(O_2) = c : G^x$ oder $\log(O_2) = \log c \cdot x \log G$ hervorgeht, muß in diesem Falle $x (= \text{tg } \alpha) = 1$ sein (Bergmann-Rubnersche Oberflächenformel). Dabei bedeutet (O_2) die pro Zeiteinheit aufgenommene Sauerstoffmenge, G das individuelle Tiergewicht, x die Potenz des Gewichtes. Dieses gewonnene Ergebnis stimmt sehr gut mit anderen Untersuchungen an holometabolen Insekten überein, während für die Hemimetabolen sich meist eine Oberflächenabhängigkeit ergibt (v. BUDDENBROCK 1939, KITTEL 1941, ZEUTHEN 1947, 1953, RODBARD 1950, ROEDER 1953, WIGGLESWORTH 1955). Auch hier gliedern sich die weiblichen Geschlechtstiere direkt in das System ein, wenn auch zwischen Arbeiterinnen und Weibchen durch den Gewichtsunterschied bedingt eine Lücke klafft (Abb. 3).

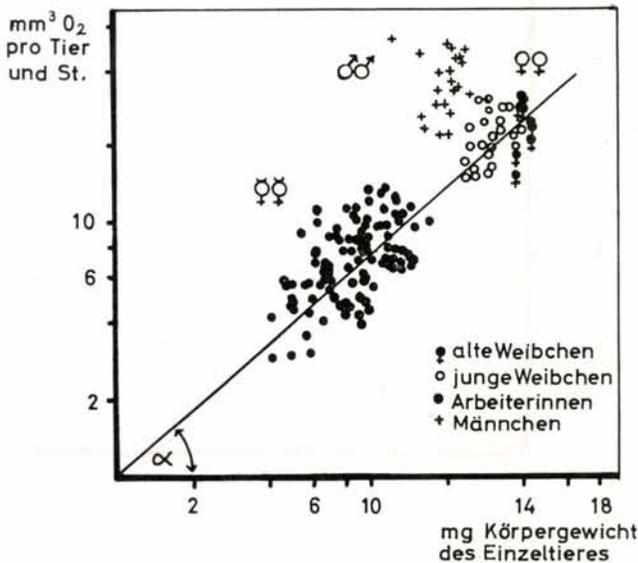


Abb. 3. — Der Sauerstoffverbrauch von Arbeiterinnen, Weibchen und Männchen ausgedrückt in Verbrauch von mm³ O₂ pro mg Tiergewicht und Stunde. Doppellogarithmisches System. Temperatur: 25° C. Der Sauerstoffverbrauch steigert sich bei Weibchen und Arbeiterinnen gewichtsabhängig ($\text{tg } \alpha = 1$).

2) Zur Temperaturabhängigkeit des Atmungsstoffwechsels der Arbeiterinnen.

Neben Größe und Gewicht erweist sich vor allem die Temperatur als entscheidend für die Intensität des Atmungsstoffwechsels; ein Ergebnis wie es bei wechselwarmen Organismen nicht anders zu erwarten ist. Dabei folgt die Kurve in ihrem Verlauf etwa der Kurve einer Exponentialfunktion, wenn man Gruppen von vier Arbeiterinnen in den Versuchsgefäßen vermißt. Dies gilt allerdings nur zwischen 0° C und ca. 40° C. An der oberen Grenze der Überlebensfähigkeit d.h. bei ca. 45° C steigert sich die Erregung der Tiere so sehr, daß auf eine kurzfristig übersteigerte Stoffwechseltätigkeit ein Zusammenbruch erfolgt. Die hier als Mittelwerte einer halbstündigen Messung gewonnenen und auf eine Stunde übertragenen Werte liegen deshalb sehr niedrig. (Abb. 4.) Bei Einzeltieren entsprechen die Werte niemals Exponentialfunktionen, sondern weisen Verflachungsstrecken auf, was für Regulationsbereiche spricht (KOZHANTSCHIKOW 1934, ZENJAKIN 1938, SCHMIDT 1956).

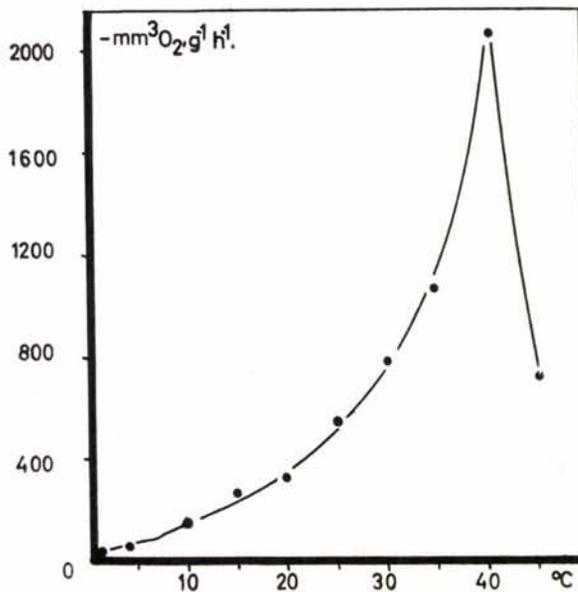


ABB. 4. — Versuch Nr. 53 an Winterarbeiterinnen, jeweils 4 Tiere pro Gefäß. Mittelwerte aus einem Satz mit 12 Gefäßen. Der Sauerstoff wurde im Abstand von 5° C von 1° C bis 45° C jeweils eine halbe Stunde gemessen und auf eine Stunde umgerechnet. Versuch vom 2.5.1962.

3) Atmungsstoffwechsel und jahreszeitliche Veränderungen der Arbeiterinnen.

Der physiologische Zustand des Organismus nimmt einen wesentlichen Einfluß auf die Stoffwechselrate. So konnte entsprechend DREYER (1932) eine Reduktion des Sauerstoffverbrauches bei Hungertieren festgestellt werden. Von besonderem Interesse sind aber Unterschiede, die sich möglicherweise aus jahreszyklischen Veränderungen

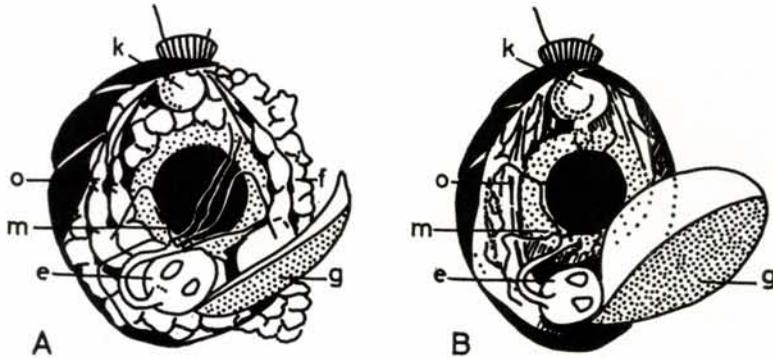


ABB. 5. — Außendiensttiere aus der Nestkuppel im Winter. Der Hinterleib ist klein und kompakt. Entsprechend wirken meist alle Sommertiere. Foto Kneitz.

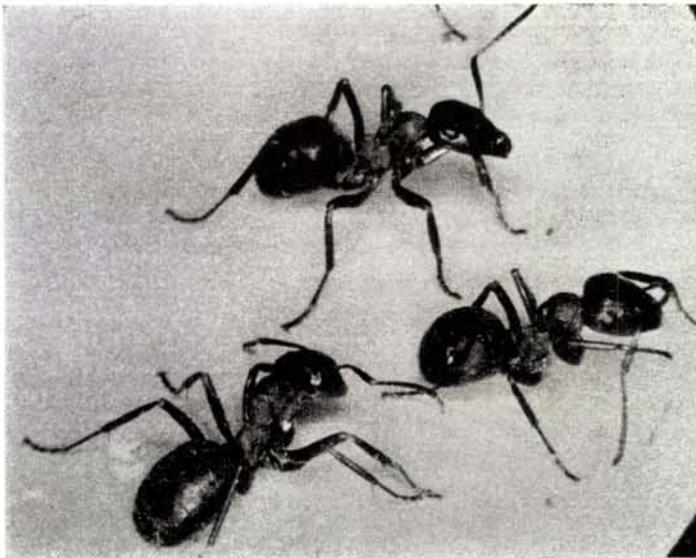


ABB. 6. — Innendiensttiere im Winter. Rechts zwei ausgeprägte Speichertiere. Die Fettkörper sind so stark entwickelt, daß die Intersegmentalhäute weiß hervortreten. Foto Kneitz.

im Waldameisenstaat ergeben können. Solche Unterschiede wurden z.B. von HOLMQUIST (1928), GÖßWALD (1940), OTTO (1958), KIRCHNER (1964), KNEITZ (1963, 1964) bei Waldameisen aufgezeigt. Mit Abschluß der spätsommerlichen Brutperiode kommt es im Herbst zur Anreicherung von Reservestoffmaterial in den Speichergeweben sogenannter « Speichertiere » (KNEITZ 1963). Diese Tatsache manifestiert sich in der äußeren Morphologie, dem Gewicht, dem inneren Aufbau der Organe und der Menge gespeichert er Reservestoffe. Bei den Außendiensttieren und einem Teil der Innendiensttiere bleibt die Reservestoffeinlagerung gering. (Abb. 5, 6, 7.) In der inneren Morphologie fällt bei den Speichertieren im Gegensatz zu den anderen Arbeiterinnengruppen eine besondere Entwicklung des Speichergewebes und der Ovariolen auf. Auch deutliche Verhaltensunterschiede sind zu beobachten: sie lassen sich häufig transportieren (KNEITZ 1964), sind negativ phototaktisch, suchen die tiefen Nestbereiche auf. Aus diesen Gründen ist eine Überprüfung des physiologischen Zustandes sehr naheliegend. Nachfolgende Tabelle zeigt für Außendiensttiere im Sommer und im Winter, sowie für Innendiensttiere im Sommer und



ABB. 7. — Schematische Darstellung der Konstitution von winterlichen Speichertieren (A) und der winterlichen Außendiensttiere (B). Die oberen Tergite sind abpräpariert, in A ist der dorsale Fettkörper entfernt. Die Giftblase ist seitlich herausgelegt (g). Bei den Speichertieren sind neben den Fettkörpern mit Reservestoffen die Ovariolen stark entwickelt (o), bei den Außendiensttieren fehlt der Fettkörper fast ganz, die Ovariolen sind total, reduziert. k = Kropf, m = Mitteldarm, e = Enddarmblase, f = Fettkörper, g = Giftblase, o = Ovariolen.

im Winter und für Speichertiere im Winter sehr deutlich, daß letztere nicht nur ein stark erhöhtes Gewicht aufweisen, sondern auch einen reduzierten Sauerstoffverbrauch.

Saison	Art der Tiere	mittleres Körpergewicht eines Tieres in mg	n	— mm ³ O ₂ pro Tier und Stunde	— mm ³ O ₂ g — I _n — I	n
Winter	1) Speichertiere	15,20 ± 1,95	100	5,70 ± 0,53	738	71
	2) « Außendienstiere »	10,52 ± 0,69	100	7,49 ± 1,14	901	76
	3) « Innendienstiere » ohne besondere Speicherfunktion	12,81 ± 0,90	100	7,39 ± 1,65	805	108
Sommer	4) « Außendienstiere »	7,36 ± 0,81	100	7,38 ± 1,38	1121	99
	5) « Innendienstiere »	8,60 ± 0,75	100	8,43 ± 0,93	1082	40

Überprüft man diese Mittelwerte auf ihren Aussagewert mittels des T-Testes (WEBER, E. 1948), so läßt sich ein gesicherter Unterschied zwischen dem individuellen Sauerstoffverbrauch der Speichertiere und der anderen Arbeiterinnengruppen feststellen ($P < 0,27\%$). Der mittlere RQ-Wert der Speichertiere liegt bei 1,2, der Sommertiere bei 1,0. Der sehr niedrige RQ-Wert DREYERS (1932) für Wintertiere ließ sich also hier im Freiland nicht nachweisen.

Vergleichen wir dieses Ergebnis mit den Untersuchungen von HOLMQUIST (1928) und KIRCHNER (1964), welche beide bei Waldameisen zeigen konnten, daß die in der Tiefe des Nestes sitzenden Speichertiere eine verringerte Transpiration aufweisen, so mag man den Zustand dieser Tiere als eine « fakultative Diapause » im Sinne von H. WEBER (1954) deuten. WEBER versteht darunter den Zustand eines Organismus zu gewisser Jahreszeit, der meist nur eine Gruppe von Tieren innerhalb einer Population erfäßt, von Außenfaktoren wie Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung u.a.m. mitbestimmt sein kann und sich z. B. in einem Entwicklungsstop der Eier, Larven oder Gonaden äußert. Es hat sogar den Anschein, daß diese Diapause ohne Nahrungsaufnahme vorliegt, denn eigene Untersuchungen mit Radioisotopen an Speichertieren im Frühjahr 1963 weisen darauf hin. Das Besondere an dieser Erscheinung ist hier, daß die Diapausetiere nicht in einer Population von Einzeltieren auftreten, sondern in einer Staateneinheit. Die Frage, um welche Arbeiterinnen es sich dabei handelt, etwa nur um Jungtiere der letzten Brutauzucht (wenig wahrscheinlich!), wann die Tiere in das Stadium eintreten bzw. sich daraus lösen und welche Faktoren als Ursache in Frage kommen, bleibt zu klären und wird weiter verfolgt.

ZUSAMMENFASSUNG

Die meisten Meßwerte zum Verlauf des Atmungsstoffwechsels verschiedener Tierarten werden manometrisch gewonnen und sind nur schwer zu vergleichen. Deshalb wurde zu vorstehenden Untersuchungen besonderer Wert auf eine Reproduzierbarkeit der Ergebnisse gelegt. Es wurde zu diesem Zwecke ein neuer Typ von Warburg-Gefäß entwickelt. Die Ameisensäure der erregten Arbeiterinnen mußte zu Beginn der Versuche entfernt werden.

1) Bei 25° C liegt der individuelle Sauerstoffverbrauch der Arbeiterinnen bei $7,48 \pm 0,42$ mm³ O₂/h, die Menge gebildeten Kohlenstoffdioxids bei $8,42 \pm 0,85$ mm³ CO₂/h, d.h. 867 ± 78 mm³ O₂/g und h bzw. 965 ± 95 mm³ CO₂/g und h. Der RQ-Wert liegt bei 1,1.

2) Es tritt eine deutliche Abhängigkeit der Atmungsintensität von der Körpergröße hervor, die sich ohne Bruch zu den weiblichen Geschlechtstieren hin fortsetzt. Aus der Darstellung des Sauerstoffverbrauches zum Gewicht im doppellogarithmischen System folgert deutlich eine Gewichtsabhängigkeit. ($\alpha = 1$). Die Männchen fallen aus diesem System heraus.

3) Der Gasaustausch ist in seiner Höhe temperaturabhängig und folgt etwa von 0-40° C der Kurve einer Exponentialfunktion. Zu 45° C hin, der oberen Lebensgrenze, folgt ein starker Abfall der Kurve. Bei Untersuchungen an Einzeltieren treten in mittleren Temperaturbereichen Regulationen auf.

4) Für die Arbeiterinnen ergaben sich Hinweise auf eine jahreszeitliche Veränderung des Atmungsstoffwechsels. Dies gilt zumindest für den Teil einer Kolonie, welcher während des Winters als Speichertiere gekennzeichnet ist. Diese Erscheinung wird im Sinne H. WEBERS 1954 als fakultative Diapause bezeichnet. Die Reduktion muß während des Frühjahrs, mit der Geschlechtstieraufzucht und dem Abbau der Speicherstoffe aufgehoben werden. Die Frage der Auslösung dieser Diapause und der Stellung der Speichertiere im Staat bleibt zu klären.

RÉSUMÉ

**Recherches sur les échanges respiratoires des ouvrières
de *Formica polyctena* Foerst. (Hym., Formicidae)**

Dans l'Institut de Zoologie appliquée de Würzburg il y a actuellement — à côté des expériences d'utilisation pratique des fourmis forestières — des recherches sur le cycle saisonnier et sur la climatisation intérieure du nid. Pour ces problèmes, l'examen des échanges

respiratoires des diverses castes étaient très importants. On donne ici particulièrement les résultats concernant les échanges respiratoires des ouvrières.

Les valeurs relevées ont été obtenues par la méthode manométrique et sont toujours comparables. C'est pour cela que l'on a attaché une valeur particulière à la possibilité de reproduire ces expériences. L'acide formique a été exclu du récipient au début de l'expérience. Un nouveau type de récipient a été mis au point avec lequel on a pu obtenir des très bons résultats.

1) A une température de 25° C la consommation de l'oxygène est de $7,48 \pm 0,42$ mm³ O₂/h et par individu, la formation de gaz carbonique est de $8,42 \pm 0,84$ mm³ O₂/h et par individu. Ce qui fait par gramme et par heure 867 ± 78 m³ O₂/g et h et 965 ± 95 mm³ O₂/g et h. Le quotient respiratoire est de 1,1.

2) Il y a une relation entre l'intensité respiratoire et la grosseur du corps qui est comparable pour les ouvrières et les femelles. La représentation de cette relation à l'aide du double système logarithmique permet de déduire une dépendance de la consommation d'oxygène par rapport au poids ($\lg \alpha = 1$). Les mâles n'entrent pas dans ce système.

3) La valeur des échanges gazeux dépend de la température et suit de 0-40° C une courbe exponentielle. A 45° C il y a une chute très brusque de cette courbe. Les insectes se trouvent là à la température létale supérieure. L'examen d'individus permet de voir qu'il y a chez les ouvrières isolées des zones de régulation entre 20-30° C.

4) On a trouvé chez les ouvrières des indications des variations saisonnières et des échanges respiratoires. En hiver un tiers de la population totale de la colonie des fourmis forestières se présente comme des « Speichertiere », c'est-à-dire comme des fourmis avec des tissus cellulaires de réserve fortement développés. Ces animaux montrent également des ovarioles très développées et une réduction de la consommation d'oxygène par rapport aux ouvrières du service extérieur et des ouvrières d'été. Les « Speichertiere » sont aussi des animaux qui sont transportés saisonnièrement à l'automne et au printemps. Ce phénomène doit être désigné sous le nom de diapause facultative en sens donné par H. WEBER 1954. La réduction de métabolisme disparaît au cours du printemps et lors de l'élevage des sexués et avec la mobilisation des substances de réserve. La question du déclenchement de la diapause et de la position des animaux dans la colonie reste encore à expliquer.

SUMMARY

Investigations in respiratory metabolism of warther ants
(*Formica polyctena* Foerst., Hym., Formicidae)

At the Institute of applied Zoology (Würzburg) emphasis is laid on the investigations of seasonal life-history and temperature regulation by the forest ants (specially *Formica polyctena* Foerst.), besides their use in the biological control of forest pests. For these problems investigations in the respiratory metabolism of the different castes are very important. Here the results on the respiratory metabolism of worker caste, employing manometric techniques, are presented.

Lot of literature on this aspect is available for various species, but the results obtained by employing different techniques are very often not comparable. Therefore a great importance was attached to reproducibility of the results. Very good results were obtained by employing a new type of Warburg vessels and removal of formic acid from the ants at the beginning of experiments.

1) On 25° C the oxygen consumption per individual was 7.48 ± 0.42 mm³ O₂/h, carbon-dioxide production at the same temperature per individual was 8.42 ± 0.84 mm³ O₂/h. The values of oxygen uptake and CO₂ output were calculated in terms of mm³/gm and h : 867 ± 78 mm³ O₂ and 965 ± 95 mm³ CO₂. RQ was 1,1.

2) Respiratory intensity is proportional to the body size of workers and female ants. If we specify the relation of O₂ consumption to weight in double logarithmic system it is directly proportional to the ant weight. The males are outside of this relationship.

3) The gas exchange is directly proportional to temperature range 0-40° C. At 45° C the respiratory curve declines sharply. The animals at this temperature are at the upper limit of life. If individual animals were used in respiratory experiments they regulate their rate of respiration in the temperature range of 20-30° C.

4) We have noticed that workers have a seasonal variation in their rate of respiration. In winter the colony of forest ants is comprised of approximately 1/3 overwintering forms (« Speichertiere ») with high fat contents. These individuals have reduced oxygen consumption. We regard this phenomenon as a facultative diapause (H. WEBER 1954). This reduction is again restored to normal during spring and sexual reproductive period. During this time the body fat is consumed. The reasons for the beginning and termination of diapause must now be cleared and also what sort of individuals transform into overwintering forms.

LITERATUR

- AGRELL (I.): Some Experiments concerning Thermal Adjustment and Respiratory Metabolism in Insects. *Ark. f. Zool.*, 39A, 1-48 (1947).
- ALLEN (W. R.): Respiratory rates of worker honey bees of different ages and at different temperatures. *J. Exper. Biology*, 36, 92-101 (1959).
- BETREM (J. G.): Über die Systematik der *Formica rufa*-Gruppe. *Tijdschrift voor Entomologie*, 103, 51-81 (1960).
- BUCK (J.) and KEISTER (M.): Cyclic Co₂-release in diapausing *Agapema pupae*. *Biol. Bull.*, 199, 144-163 (1955).
- BUDDENBROCK (W. v.): Grundriß der vergleichenden Physiologie. Bd. 2, 2. Aufl. Berlin, 1939.
- COOK (S. F.): *Respiratory Gas Exchange in Termopsis nevadensis*. *Biol. Bull.*, 63, 246-257 (1932).
- DREYER (W. A.): The effect of hibernation and seasonal variation of temperature on the respiratory exchange of *Formica ulkei* Emery. *Physiol. Zool.*, 5, 301-331 (1932).
- FREE (J. B.) et SIMPSON (J.): The respiratory metabolism of honeybee colonies at low temperatures. *Entomol. exper. appl.*, 6, 234-238 (1963).
- GHIDINI (G. M.): Studi sulle termiti. 6°. Ricerche sul quoziente respiratorio nelle diverse caste di *Reticulitermes lucifugus*. *Riv. Biol. Col.*, 2, 385-399 (1939).
- GILMOUR (D.): The anaerobic gaseous Metabolism of the Termite, *Zootermopsis nevadensis* Hagen. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 15, 331-342 (1940).
- GÖBWALD (K.): Die Rote Waldameise im Winter. *Dtsch. Forstz.*, 9, 6-7 (1940).
- Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. Lüneburg, 1951 a.
- Über den Lebenslauf von Kolonien der roten Waldameisen. *Zool. Jb. Abt.*, 80, 27-63 (1951 b).
- GÖBWALD (K.), SCHMIDT (G. H.): Untersuchungen zum Flügelabwurf und Begattungsverhalten einiger *Formica*-Arten (*Ins.*, *Hym.*) im Hinblick auf ihre systematische Differenzierung. *Ins. sociaux*, 7, 297-321 (1960).
- HÉBRANT (F.): Mesures de la consommation d'oxygène chez *Cubitermes exiguus* Mathot (*Isoptera*, *Termitinae*). *Etudes sur les Termites Africains*, 153-173, Léopoldville (1964).
- HOLMQUIST (A. M.): Studies in arthropod hibernation. II. The hibernation of the ant *Formica ulkei* Emery. *Physiol. Zool.*, 1, 325-357 (1928).
- HSUEH (T. Y.) et TANG (P. S.): Respiration and growth, bee. *Physiol. Zool.*, 17, 71-78 (1944).
- JONGBLED (J.) und WIERSMA (C. A. G.): Der Stoffwechsel der Honigbiene während des Fliegens. *Z. vergl. Physiol.*, 21, 519-533 (1934).
- KIRCHNER (W.): Jahreszyklische Untersuchungen zur Reservestoffspeicherung und Überlebensfähigkeit adulter Waldameisenarbeiterinnen (*Gen. Formica. Hym.*, *Formicidae*). *Zool. Jb., Physiol.*, 71, 1-72 (1964).
- KNEITZ (G.): Tracerversuche zur Futterverteilung bei Waldameisen. *Symposia genetica et biologica italica*, 12, 38-50 (1963).
- Saisonales Trageverhalten bei *Formica polyctena* Foerst. (*Formicidae*, *Gen. Formica*). *Ins. sociaux*, 11, 105-130 (1964).
- KITTEL (A.): Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. II. Der Sauerstoffverbrauch der Insekten in Abhängigkeit von der Körpergröße.
- KOSMIN et all.: Zur Kenntnis des Gaswechsels und des Energieverbrauches der Bienen in Beziehung zu ihrer Aktivität. *Z. vergl. Physiol.*, 17, 408 (1932).
- KOZHANTSCHIKOW (I. W.): Zur Frage nach dem Temperaturoptimum des Lebens. 2: Über die Temperaturabhängigkeit einzelner Physiologischer Prozesse und ihre Beziehung auf das Lebensoptimum des Organismus. *Z. angew. Ent.*, 20, 590-610 (1934).
- KREBS (H. A.): Stoffwechsel der Zellen und Gewebe. *Methodik d. wiss. Biol.*, 2, 1048-1084 (1928).
- MELAMPY (R. M.) and WILLIS (E. R.): Respiratory metabolism during larval and pupal development of the female honey bee (*Apis mellifica* L.). *Physiol. Zool.*, 12, 302-311 (1939).
- OSMAN (M. F. H.) und BRANDER (J.): Weitere Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Giftes von Ameisen aus der Gattung *Formica*. *Z. f. Naturforsch.*, 16 b, 749 (1961).

- OSMAN (M. F. H.) und KLOFT (W.): Untersuchungen zur insektiziden Wirkung der verschiedenen Bestandteile des Giftes der Kleinen Roten Waldameise *Formica polyctena* Foerst. *Ins. sociaux*, 8, 383-395 (1961).
- OTTO (D.): Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis minor* Gößw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen. *Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin*, 30 (1958).
- PARHON (M.): Stoffwechsel der Honigbiene in Beziehung zur Temperatur. *Ann. Sci. Natur., Zool.*, 9, 9 (1909).
- PUNT (A.): Further investigations on the respiration of insects. *Physiol. comp. et oecol.*, 4, 121-131 (1956).
- RODBARD (S.): Weight and body temperature. *Science*, 111, 465-466 (1950).
- ROEDER (K. D.): *Insect Physiology*. New York, London, 1953.
- ROTH (M.): La Production de Chaleur chez *Apis mellifica* L. *Ann. Abeille*, 8, 5-77 (1965).
- SCHMIDT (G. H.): Der Stoffwechsel der Caraben (*Ins. Coleopt.*) und seine Beebung zum Wasserhaushalt. *Zool. Jb., Physiol.*, 66, 273-294 (1956).
- Histologische Untersuchungen zur Funktion der Corpora alata während der Metamorphose von *Formica polyctena* Foerst. *Symposia genetica et biol. it.*, 10, 43-72 (1961).
- SCHNEIDERMANN (H. A.) and WILLIAMS (C. M.): An experimental analysis of the discontinuous respiration of the *Cecropia* silkworm. *Biol. Bull.*, 109, 123-143 (1955).
- SOTAVALTA (O.): On the thoracic temperature of insects in flight experiment. *Ann. Soc. Zool. Bot.*, 16, 1-27 (1954).
- SLOWTZOFF (B.): Über den Gaswechsel der Insekten und dessen Beziehung zur Temperatur der Luft. *Biochem. Zeitschr.*, 19, 497-504 (1909).
- STUMPER (R.): Nouvelles observations sur le venin des Fourmis. *C. R. Acad. Sci.*, 174, 413-415 (1922).
- Sur la sécrétion d'acide formique par les fourmis. *C. R. Acad. Sci.*, 233, 1144-1146 (1951).
- Über neue Komponenten des Ameisensäuresekretes der Formicinen. *Mitt. der Schweizer. Ent. Ges.*, 32, 374-380 (1959 a).
- STUSSI (T.) et HEUSSNER (A.): Variation nyctémérale de la consommation d'oxygène chez quelques espèces d'insectes. *C. R. Soc. Biol.*, 157, 1509-1512 (1963).
- UMBREIT (W. W.), BURRIS (R. H.) and STAUFFER (J. F.): *Manometric Techniques* Minneapolis, 1957.
- WEBER (E.): *Grundriß der biologischen Statistik*. Jena, 1948.
- WEBER (H.): *Grundriß der Insektenkunde*. Stuttgart, 1954.
- WIGGLESWORTH (V. B.): *Physiologie der Insekten*. Basel und Stuttgart, 1955.
- YARROW (J. H. H.): The British ants allied to *Formica rufa* L. (*Hym., Formicidae*). *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 12, 1-48 (1955).
- ZENJAKIN (L. A.): Zur Frage über den Zusammenhang der thermischen Präferenz und der Temperaturreaktion des Gasaustausches bei *Operophtera brumata* L. und *Chloridea obsoleta* F. (*Lepidoptera*). *Rev. Ent. U.R.S.S.*, 27, 174-180 (1937).
- ZEUTHEN (E.): Body size and metabolic rate in the animal kingdom, with special regard in the marine micro-fauna. *C. R. Lab. Carlsberg, Sér. chim.*, 26, 17-161 (1947).
- Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quart. Rev. Biol.*, 28, 1-12 (1953).

Anschrift des Verfassers : Dr. G. KNEITZ, 87 Würzburg, Institut f. angew. Zoologie der Universität. Röntgenring 10.

Intervention de M. HOWSE.

Ich möchte fragen, ob Sie die Aktivität der verschiedenen Kasten im Warburgapparat untersucht haben und ob ein Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffverbrauch und der Aktivität besteht?

Réponse de M. KNEITZ.

Es besteht sicher eine Beziehung zwischen Aktivität und Sauerstoffverbrauch. Allerdings bleiben die untersuchten Tiere zwischen 0° und 30° C in den Warburggefässen unter den angegebenen Bedingungen sehr ruhig sitzen und es ist kein äusserer Unterschied in der Aktivität der Kasten zu beobachten. Über 30° C tritt zu dem Ruhestoffwechsel ein Betriebsstoffwechsel hinzu, der durch gesteigertes, erregtes Laufen der Tiere bedingt ist. Auch diese gesteigerte Aktivität erscheint bei allen Kasten gleichmässig mit Ausnahme der Männchen, welche sich maximal bei 35° C in eine Überaktivität steigern, welche zu einem raschen Absterben der Tiere bereits bei 40° C führt.

Interventions de M. WOYKE.

1° Wie können Sie erklären die Differenzen im Sauerstoffverbrauch zwischen jungen und alten Weibchen?

2° Der Unterschied im Sauerstoffverbrauch der jungen und fertilen Weibchen erscheint mir sehr interessant, wie können Sie ihn erklären?

Réponses de M. KNEITZ.

1° Sie beruhen sich mit Ihrer Frage auf den Unterschied im Sauerstoffverbrauch zwischen jungen (geflügelten) und alten fertilen weiblichen Geschlechtstieren, welche pro Gramm Gewichtseinheit angegeben sind. Dieser Unterschied tritt bezogen auf das Individuum kaum auf, bzw ist gering. Natürlich, ist es interessant, dass die Steigerung des Körpergewichtes, welche vor allem auf eine Zunahme des Ovariengewichtes zurückzuführen ist, sich kaum im individuellen Sauerstoffverbrauch widerschlägt. Vergleichende Sauerstoffmessungen an fertilen Weibchen im Sommer und Winter stehen bisher noch aus.

2° Die Verschiedenheit des Sauerstoffverbrauches, welche Sie meinen, bezieht sich auf die Werte, welche auf die Gewichtseinheit: Gramm bezogen sind. In diesen Wert sind die höheren Gewichte der fertilen Weibchen eingegangen. Bezogen auf das Individuum sind die Werte nicht wesentlich unterschieden. Hier liegt die Höhe des Sauerstoffverbrauches für die fertilen Weibchen sogar etwas höher. Trotzdem ist der Unterschied natürlich bemerkenswert. Saisonale Veränderungen des Atmungsstoffwechsels der weiblichen Geschlechtstiere wurden bisher nicht untersucht.

INHIBITION DE LA PONTE DES OUVRIÈRES PAR LES REINES CHEZ LA FOURMI *PLAGIOLEPIS PYGMÆA* LATR.

par Luc PASSERA

Laboratoire d'Entomologie, Faculté des Sciences de Toulouse

Il semble qu'on puisse actuellement distinguer 4 éventualités concernant la fertilité des ouvrières de Fourmis.

I. — LES OUVRIÈRES NE PONDENT PAS

C'est le cas de *Tetramorium*, *Solenopsis* et *Pheidole* chez qui l'on admet que les ouvrières sont stériles. A la dissection, on ne trouve que des ovaires rudimentaires.

II. — LES OUVRIÈRES PONDENT EN PRÉSENCE DE LA REINE

Les observations sont très nombreuses : citons les travaux de EIDMANN, GOETSCH, WHEELER, GÖSSWALD sur *Leptothorax*, BHATTACHARYA et LEDOUX sur les *Ecophylles*, BRIAN sur *Myrmica rubra*, LE MASNE sur *Myrmica* et *Leptothorax*, FREELAND sur *Myrmecia*, et enfin ERARHDT sur *Formica polyctena*.

III. — LES OUVRIÈRES PONDENT EN PRÉSENCE DE LA REINE, MAIS CETTE DERNIÈRE EXERCE UNE ACTION FREINATRICE

Cette action a été mise en relief par WEIR et CARR chez *Myrmica rubra*.

IV — LES OUVRIÈRES PONDENT MAIS APRÈS ÉLOIGNEMENT DE LA REINE

Les exemples sont peu abondants. Après les travaux de WEYER, BIER a étudié la ponte des ouvrières de *Leptothorax tuberum unifasciatus*, *Formica rufa pratensis*, et *Formica gagates*. Il conclut que les ouvrières ne pondent qu'après éloignement de la reine, ce qui leur permet d'utiliser pour leur propre compte la substance profertile qu'elles élaborent.

Plagiolepis pygmæa, petite Formicidæ polygyne du Midi de la France, appartient à cette dernière catégorie encore peu représentée des ouvrières pondant seulement après éloignement de la reine.

Dans de telles colonies orphelines, on voit apparaître des œufs de 8 jours à 2 mois après le départ de la reine. Nous avons d'ailleurs observé de nombreuses fois les ouvrières orphelines en train de pondre.

La simple observation permet de constater que ces œufs sont *plus longs et plus étroits* que ceux des femelles (planche 1).

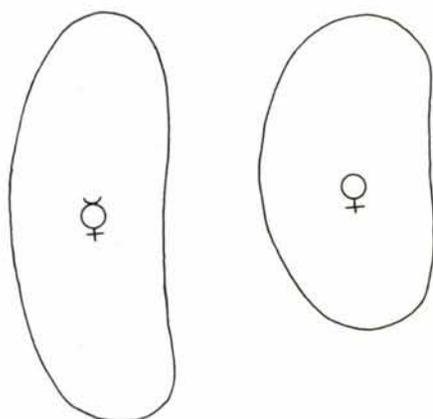


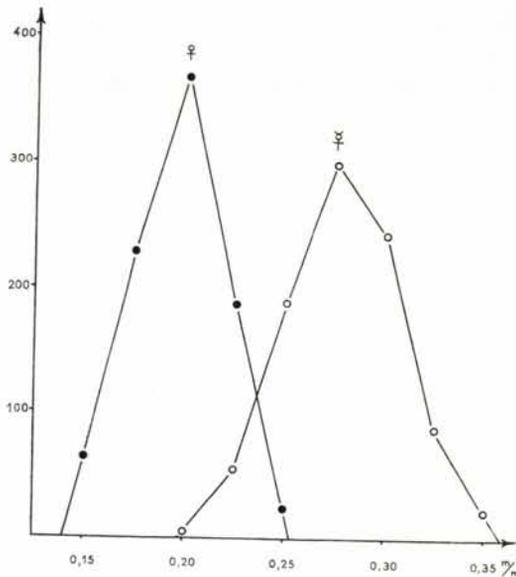
PLANCHE 1. — Œuf d'ouvrière et œuf de reine à la même échelle.

Des mesures portant sur environ un millier d'œufs de chaque catégorie donnent les résultats suivants :

Œufs de reines	longueur du grand diamètre : 0,41 mm longueur du petit diamètre : 0,22 mm
Œufs d'ouvrières	longueur du grand diamètre : 0,46 mm longueur du petit diamètre : 0,19 mm

Il s'agit de valeurs moyennes.

La différence statistique des 2 types d'œufs est possible en analysant la courbe de fréquence portant en abscisses la longueur du grand diamètre moins la longueur du petit diamètre (graphique 1).



GRAPHIQUE 1. — En abscisses : longueur du grand diamètre, moins longueur du petit diamètre, des œufs de reines et d'ouvrières; en ordonnées, les fréquences.

$T = 2,100$ significatif au seuil de $P = 0,05$.

Le problème est alors de savoir si de tels œufs peuvent se rencontrer dans la nature, c'est-à-dire dans des nids possédant une ou plusieurs femelles.

A cet effet, nous nous sommes d'abord assuré que la taille des œufs d'ouvrières ne variait pas en cours d'année.

Puis, chaque mois, de mars à octobre, nous avons prélevé des œufs dans la nature et dressé la courbe de fréquence en figurant en abscisses comme précédemment la longueur du grand diamètre moins celle du petit diamètre.

Toutes les courbes obtenues sont *unimodales* et caractéristiques des œufs de reines.

Nous avons d'ailleurs, sur chaque graphique, rapporté la courbe de fréquence de la longueur moins la largeur d'un lot d'œufs pondus par des ouvrières et effectué le test de signification. On trouve des t différents mais toujours significatifs. *Il n'y a pas d'œufs d'ouvrières dans des conditions naturelles.*

Nous avons aussi effectué des dissections d'ouvrières récoltées dans des nids complets chaque mois de mars à octobre. Il arrive parfois que les ovaires soient visibles, mais nous n'avons jamais trouvé d'œufs mûrs du type décrit, prêts à être pondus.

Enfin, nous avons élevé au laboratoire en toutes saisons, plusieurs centaines de nids complets et nous n'avons jamais observé les grands

œufs des ouvrières. Il semble donc que l'on puisse conclure que ces grands œufs ne sont pas pondus dans des nids complets.

Les femelles de Plagiolepis pygmæa inhibent la ponte de leurs ouvrières. Nous avons tenté d'établir quel était le déterminisme de cette inhibition.

I. — ODEUR DE LA FEMELLE

Les expériences réalisées sont de 2 types :

A) Nids à courant d'air

Un courant d'air très lent traverse une colonie complète (reine, ouvrières, couvain) et est dirigé sur des ouvrières orphelines de la même colonie. Tout contact direct entre les 2 groupes est rendu impossible par l'emploi de doubles grilles. On constate qu'il y a ponte dans le compartiment des ouvrières orphelines.

B) Nids à doubles cloisons

Afin d'éviter une éventuelle perturbation apportée par le courant d'air, nous avons réalisé le dispositif suivant : le nid d'élevage est divisé en 2 compartiments par une double grille en mailles de bronze; les 2 grilles sont espacées de 3 mm, ce qui empêche tout contact direct. Le dispositif d'humidification est tel que les fourmis des 2 compartiments se groupent juste contre les grilles favorisant au maximum la circulation des odeurs.

Dans ces conditions, on constate encore la ponte d'œufs par les ouvrières orphelinées.

On peut en conclure que *l'odeur de la reine n'inhibe pas la ponte des ouvrières.*

II. — SUBSTANCE ÉPICUTICULAIRE DE LA FEMELLE

On sait que PAIN a trouvé chez la reine d'Abeille une phéromone inhibitrice de la ponte que les ouvrières prélèvent par léchage de la cuticule. Nous avons pensé qu'il pouvait en être de même chez *Plagiolepis pygmæa*. A cet effet, nous avons distribué à des groupes d'ouvrières orphelines des cadavres de reines tuées par exposition au froid. Ces cadavres frais attirent et retiennent les ouvrières qui les lèchent, puis les dévorent si bien que l'on renouvelle la reine chaque 3 jours. Les ouvrières des élevages expérimentés ont pondu dans les mêmes délais que des lots témoins à qui on ne donnait pas de femelles.

Nous avons pensé que l'exposition au froid pouvait altérer ou détruire une éventuelle phéromone épicuticulaire. Aussi, nous avons entrepris de nouvelles expériences en utilisant des femelles éventrées

à l'aide d'une lame de rasoir. De plus, la tête de la reine est écrasée ce qui permet aux ouvrières de lécher le contenu des glandes labiales et mandibulaires. Les ouvrières sont en effet très friandes des humeurs qui s'écoulent de la femelle mortellement blessée et elles les sucent avant de s'attaquer à la cuticule. Dans tous les cas, les ouvrières expérimentées ont pondu ce qui semble infirmer l'existence d'une phéromone épicuticulaire chez *Plagiolepis pygmæa*.

A titre de preuve complémentaire, nous avons entrepris des extractions de cadavres de reines à l'aide de divers solvants tels que : éther, éther de pétrole, chloroforme. Des morceaux de papier filtre, d'éponge, de moelle de sureau imbibés après concentration de la solution n'attirent pas les ouvrières qui ne manifestent aucun comportement spécial.

Ces derniers résultats avaient déjà été observés par STUMPER sur *Plagiolepis pygmæa*.

III. — SUBSTANCE ROYALE DISTRIBUÉE PAR TROPHALLAXIE

On peut penser que la reine distribue une substance inhibitrice par voie trophallactique. S'il en était ainsi, des ouvrières séparées de la femelle par un grillage permettant les échanges trophallactiques ne pondraient pas.

Après de nombreux essais, nous avons sélectionné un grillage en nylon dont les mailles de 335 microns empêchent le passage des ouvrières mais non les échanges trophallactiques. Ici encore, les ouvrières orphelines pondent.

IV. — SUBSTANCE PROFERTILE ÉLABORÉE PAR LES OUVRIÈRES

BIER pense que les ouvrières orphelines de *Leptothorax tuberum unifasciatus* pondent parce qu'elles fabriquent puis consomment une substance profertile qu'en temps ordinaire elles donnent à leur reine.

Dans le cas de *Plagiolepis pygmæa* nous avons procédé de la façon suivante : les ouvrières d'un même nid sont divisées en 3 lots. Le 1^{er} lot est introduit dans un nid expérimental à 2 compartiments séparés par une grille à mailles de 335 microns permettant les échanges trophallactiques. Lorsque ces ouvrières pondent on peut penser que le taux de l'éventuelle substance profertile est maximum. On introduit alors le 2^e lot d'ouvrières dans le 2^e compartiment et en même temps le 3^e lot qui servira de témoin est installé dans un autre nid expérimental. Grâce aux échanges trophallactiques, la substance profertile des ouvrières du lot n^o 1 devrait être consommée par les ouvrières du lot n^o 2 et ainsi stimuler leur fonctionnement ovarien et hâter

leur ponte. Or, il n'en est rien. Par exemple, les ouvrières du lot n° 2 pondent après 28 jours et les ouvrières témoins du lot n° 3 pondent au bout de 30 jours.

Il n'y a donc pas de substance profertile élaborée par les ouvrières.

CONCLUSIONS

Les diverses hypothèses que nous venons d'énoncer étant toutes infirmées, il ne reste plus guère à notre disposition que le rôle possible des *stimuli sensoriels tactiles*.

On peut en effet penser que ces stimuli ne sont pas les mêmes en présence ou en l'absence de la reine féconde de la colonie.

Cette hypothèse des stimuli sensoriels a été déjà envisagée par GRASSÉ chez les Termites et DELEURANCE chez les Guêpes. Sa vérification chez *Plagiolepis pygmaea* s'avère laborieuse. En particulier, tout procédé visant à éliminer le rôle des antennes (coupures, vernissage, élimination physiologique) est à proscrire. D'une part les ouvrières supportent très mal l'intervention, d'autre part en même temps qu'on interdit les relations entre reine et ouvrières, on les interdit aussi entre ouvrières. Or, l'ouvrière isolée réellement ou physiologiquement ne pond pas.

Le rôle des stimuli sensoriels constitue donc pour le moment la meilleure hypothèse de travail.

BIBLIOGRAPHIE

- BHATTACHARYA (G. C.), 1943 : Reproduction and caste determination in aggressive red ants (*Ecophylla smaragdina* Fabr. (Trans. Bose Res. Inst., Calcutta, 15.)
- BIER (K.), 1953 : Vergleichende Untersuchungen zur Fertilität der Ameisenarbeiterinnen. (Zool. Anz., 150, pp. 283-288.)
- 1954 : Über den Einfluss der Königinnen auf die Arbeiterinnenfertilität im Ameisenstaat. (Ins. soc., I, n° 1, pp. 7-19.)
- BRIAN (M. V.), 1953 : Oviposition by workers of the ant *Myrmica*. (Physiol. et Ecol. comp., 3, pp. 25-36.)
- CARR (C.), 1962 : Further studies on the influence of the queen in ants of the genus *Myrmica*. (Ins. soc. IX, n° 3, pp. 197-211.)
- DELEURANCE (S.), 1946 : Une régulation sociale à base sensorielle périphérique. L'inhibition de la ponte des ouvrières par la présence de la fondatrice des Polistes. (C. R. Acad. Sci., 223, pp. 871-872.)
- EIDMANN (H.), 1928 : Die Koloniegründung von *Formica fusca* L. nebst Untersuchungen über den Brutpflegeinstinkt von *Formica rufa* L. (Zool. Anz., Wasmann-Festband, pp. 99-14.)
- 1943 : Die Ueberwinterung der Ameisen. (Z. Morphol. u. Ökol., 39, pp. 217-275.)
- ERHARDT (H. J.), 1962 : Ablage übergrosser Eier durch Arbeiterinnen von *Formica polyctena* Först. (Ins. Hym.) in Gegenwart von Königinnen. (Naturwissenschaften, 49, pp. 524-525.)
- FREELAND (J.), 1958 : Biological and social patterns in the Australian Bulldog ants of the genus *Myrmecia*. (Austr. J. Zool., 6, n° 1, pp. 1-18.)
- GOETSCH (W.), 1937 : Koloniegründung und Kastenbildung im Ameisenstaat. (Forsch. u. Fortschr., 14, pp. 223.)

- GÖSSWALD (K.), 1933 : Weitere Untersuchungen über die Biologie von *Epimyrma gösswaldi* Men. und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen. (Z. wiss. Zool., **144**, pp. 262-288.)
- GRASSÉ (P. P.), 1949 : Ordre des Isoptères ou Termites. (*Traité de Zoologie*, T. IX, pp. 408-544, Masson, Paris.)
- LEDoux (A.), 1949 : Etude du comportement et de la biologie de la Fourmi Fileuse (*Ecophylla longinoda* Latr.). (Thèse Paris.)
- LE MASNE (G.), 1950 : Discussion aux Coll. Intern. C.N.R.S. XXXIV, p. 138.
- PAIN (J.), 1961 : Sur la phéromone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques. (Thèse Paris.)
- STUMPER (R.), 1956 : Les sécrétions attractives des reines de Fourmis. (*Bull. Soc. entom. Suisse*, **XXIX**, n° 4, pp. 373-380.)
- WEIR (J. S.), 1959 : Interrelation of queen and worker oviposition in *Myrmica*. (*Physiol. Zool.*, Chicago, **32**, pp. 63-77.)
- WEYER (F.), 1928 : Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopterenarbeiterinnen. (Z. wiss. Zool., **131**, pp. 345-501.)
- WHEELER (W. M.), 1937 : Mosaics and other anomalies among ants. (Harvard, Univ. Press. Cambridge, Mass.)

Intervention de M. GERVET.

Que se passe-t-il dans le cas de sociétés polygynes ? La ponte est-elle effectuée par une seule femelle spécialisée ou est-elle pratiquée par toutes les femelles ? Y a-t-il destruction des œufs pondus par les autres femelles ?

Réponse de M. PASSERA.

Il semble que dans les sociétés polygynes (les plus fréquentes chez les *Plagiolepis pygmaea*) toutes les femelles sont fonctionnelles avec évidemment des variations individuelles dans la fécondité. Je n'ai jamais vu la destruction d'œufs de femelle par d'autres femelles.

Interventions de M. LE MASNE.

1° En complément à l'intervention de M. GERVET, je peux vous indiquer que j'ai trouvé à plusieurs reprises, dans la nature, des sociétés de *Plagiolepis pygmaea* comportant une femelle très volumineuse, largement physogastré, et forte pondreuse, et de nombreuses (10, 20) femelles plus petites, à gastre non renflé.

2° Pouvez-vous préciser dans quelle mesure les œufs longs et étroits pondus par vos ouvrières, œufs qui donnent des mâles, diffèrent des œufs générateurs de mâles pondus par les femelles ?

3° L'inhibition totale de la ponte des ouvrières que vous signalez paraît certaine chez *Plagiolepis* et chez d'autres Fourmis, mais chez certaines fourmis, en particulier chez des *Myrmicidæ*, il y a parfois ponte d'œufs d'ouvrières en présence de la reine, donc pas inhibition totale.

4° Les ouvrières de *Plagiolepis* ont-elles une spermathèque ? Les mâles tentent-ils parfois de féconder des ouvrières ? Ne serait-il pas intéressant de les y pousser, en orphelinant une société, au moment de l'apparition des mâles ?

Réponses de M. PASSERA.

1° J'ai en effet trouvé de telles sociétés au mois de juillet. Je pense que les nombreuses femelles non physogastres sont de jeunes femelles qui viennent d'effectuer leur vol d'essaimage. Les ovaires n'ont pas encore eu le temps de se développer.

2° Je ne peux préciser quelle est la morphologie des œufs pondus par les femelles et générateurs de mâles.

3° Je suis entièrement d'accord avec M. LE MASNE, pour souligner que chez de nombreuses *Myrmicidæ*, comme *Myrmica*, *Leptothorax*, etc... il y a ponte en présence de la femelle de la société. Il s'agit peut-être même de la règle générale, l'inhibition totale restant encore peu connue chez les Fourmis.

4° Je ne peux préciser s'il y a ou non une spermathèque chez *Plagiolepis pygmaea*, je n'ai jamais vu de tentative de copulation entre mâles et ouvrières. Il sera difficile d'obtenir cette fécondation au bon moment, les ouvrières pondant entre janvier et mai-juin, et les mâles apparaissant en juillet.

Intervention de M^{lle} DELAGE.

Lorsque une colonie orphelinée pond, avez-vous eu l'idée de restituer une reine pour voir si la reine inhibe la ponte des ouvrières débloquées ?

Réponse de M. PASSERA.

Une fois la ponte déclenchée, la reine réintroduite n'est plus capable de la bloquer.

Intervention de M. NOÏROT.

Les lots d'œufs pondus successivement par les ouvrières pondeuses sont-ils dus à un cycle de ponte des mêmes individus, ou à la ponte successive d'ouvrières différentes; on pourrait supposer dans cette deuxième hypothèse, que les premières ouvrières pondeuses inhibent la ponte des autres.

Réponse de M. PASSERA.

Il est probable que ce sont les mêmes ouvrières qui pondent au cours des divers cycles, mais ceci est à vérifier.

Intervention de M. CASSIER.

Existe-t-il dans les ovarioles des ouvrières des « *corps jaunes* » ce qui permettrait de déceler s'il y a succession ou non de cycles ovariens ?

Réponse de M. PASSERA.

Je n'ai pas encore entrepris de recherches histologiques.

Intervention de M. KNEITZ.

Je veux seulement dire qu'OTTO et ERHARDT ont trouvé la même différence entre les œufs des ouvrières et des femelles, et je pense que ce phénomène très intéressant est répandu chez toutes les espèces de fourmis.

Réponse de M. PASSERA.

Il semble en effet assez fréquent que les œufs pondus par les ouvrières soient plus grands que ceux pondus par les femelles. Je pense en particulier aux travaux de WIER sur *Myrmica*.

Intervention de M. TOROSSIAN.

Je voudrais tout d'abord faire remarquer à M. PASSERA, que la ponte des ouvrières chez les fourmis orphelinées, qui constituent si j'ai bonne mémoire, le 4^e cas dans son exposé, est en fait beaucoup plus fréquente.

J'ai personnellement mis en évidence cette ponte des ouvrières en l'absence de femelle chez *Dolichoderus quadripunctatus* (cf. TOROSSIAN, 1960). J'ai également observé, après bien d'autres auteurs, la ponte des ouvrières orphelinées, chez *Lasius niger*, *Lasius alienus*, *Formica cinera*, *Formica Lhemani*, *Colobopsis truncata*, *Myrmica sp.*, etc... Ceci dit, j'aimerais vous demander quelques renseignements complémentaires à propos des œufs trophiques.

— Ces œufs sont-ils exclusivement pondus par les ouvrières ?

— Sont-ils susceptibles de développements ultérieurs ?

— Possèdent-ils un chorion ? Sont-ils déformables ou constitués par une substance fluide qui s'étale après contact avec une surface lisse ?

Réponse de M. PASSERA.

La ponte d'ouvrières orphelines n'est pas rare. Mais, rien ne prouve que les ouvrières de la plupart des espèces que vous citez ne pondent pas — au moins partiellement — en présence de la reine. Il y a très peu de travaux publiés qui aient montré une inhibition totale de la femelle sur la ponte des ouvrières.

Les « œufs alimentaires » pondus par les ouvrières de *P. pygmaea* ne peuvent se confondre avec les œufs reproducteurs qui ont fait l'objet de l'exposé, en raison de leur taille : ils sont 2 fois plus courts.

Ces « œufs » sont exclusivement pondus par les ouvrières en présence ou non de la reine : il n'y a pas d'inhibition royale en ce qui les concerne.

Ils possèdent un chorion et ont une forme géométrique précise.

Ces « œufs » sont sucés par les larves de la colonie immédiatement après leur émission. Au bout de quelques minutes il ne reste que le chorion vide et ratatiné.

En l'absence de larves, ils ne sont consommés que tardivement par les ouvrières, ce qui nous a permis de constater qu'ils n'éclosent jamais.

Il ne s'agit pas — comme chez de nombreuses fourmis — d'œufs ordinaires consommés à la suite de circonstances mal définies, mais d'« œufs » produits dans un but trophique, consommés immédiatement, et de toute façon incapables d'éclore.

Réponse de M. TOROSSIAN à M. PASSERA.

Des faits de deux ordres prouvent nettement que les ouvrières que j'ai citées, ne pondent pas en présence de la reine.

1^o L'observation visuelle suivie des ouvrières dans des colonies en présence de la reine ne nous a jamais permis de mettre en évidence une ponte des ouvrières, alors qu'il n'est pas difficile de voir ces dernières pondre lorsqu'elles sont orphelinées (cf. photo).

2° Chez *Lasius*, *Formica*, *Colobopsis*, *Dolichoderus*, au moins, les polygones de fréquence de la taille des œufs d'ouvrières et de femelles sont très différents de sorte que l'existence d'œufs dans un élevage est immédiatement attribuable, à la ponte d'une femelle ou des ouvrières.

Intervention de M. SOULIÉ.

Y a-t-il une différence d'origine, en particulier dans le temps (au cours d'une année) entre les relativement grosses ouvrières (pondeuses) ? et les petites ouvrières (chasseuses) ?

Réponse de M. PASSERA.

Je ne pense pas que les différences de taille chez les ouvrières doivent être recherchées dans l'œuf (ce qui permettrait de rattacher cette différence à des variations saisonnières), mais plutôt dans les conditions de l'élevage.

Intervention de M. DÉLYE.

Chez *Cataglyphis bicolor* j'ai pu constater que certaines ouvrières (les plus grosses) pondent dans une colonie orpheline. Cette ponte, très peu abondante, 3-4 œufs, se répète au moins 3 fois pour la même ouvrière à des intervalles d'une semaine environ.

**LES TRANSPORTS MUTUELS AUTOUR DES NIDS
DE *NEOMYRMA RUBIDA* LATR. : UN NOUVEAU TYPE
DE RELATIONS INTER-SPÉCIFIQUES CHEZ LES FOURMIS ?**

par G. LE MASNE
I.N.P. du C.N.R.S. - 17, chemin J.-Aygüier, Marseille.

J'ai eu récemment l'occasion d'observer dans la nature, entre ouvrières de Fourmis d'espèces différentes, des transports mutuels d'individus adultes, qui paraissent constituer *un type nouveau de relations entre espèces*.

Lorsqu'on connaît l'extrême variété des modes de relations entre sociétés de Fourmis appartenant à des espèces différentes, — relations qui vont jusqu'au *parasitisme social*, avec échanges complexes de nourriture et de stimulations multiples entre les représentants des deux espèces associées en société mixte, avec dépendance souvent complète d'une des espèces par rapport à l'autre, et parfois dégradation parasitaire très accentuée, — lorsqu'on sait tout l'intérêt qui s'attache à l'étude de ces phénomènes, tout fait nouveau concernant les rapports inter-spécifiques chez les Fourmis paraît digne d'être signalé.

Il serait intéressant de savoir si des faits analogues ont été aperçus déjà par certains Collègues, au cours de leurs observations dans la nature. Il ne m'a pas semblé que la très vaste littérature myrmécologique en fasse mention, du moins comme se manifestant spontanément dans la nature.

*
**

En certains points de la haute vallée du Var, à une altitude de 1 000 mètres environ, les nids de *Neomyrma rubida* Latreille ne sont pas rares sur les alluvions sableuses, riches en cailloux de taille variée, proches du lit du fleuve. Ces nids sont à vrai dire difficiles à explorer, car chaque société occupe un vaste espace, et sans doute un réseau de galeries ramifiées, se prolongeant par des chambres excavées sous des pierres. Il est rare de trouver le couvain en abondance : il doit, surtout par temps sec, être maintenu en profondeur. La découverte des reines fécondes paraît très difficile.

L'étude des relations entre individus et du comportement social de *Neomyrma rubida* serait cependant de grand intérêt. Cette grande *Myrmicidae* (la plus grande de nos régions) présente en effet, à plusieurs égards, des traits quelque peu archaïques, au sein de cette

famille de Fourmis. Or, comme je l'ai suggéré (LE MASNE, 1953, p. 49), l'étude comparative du comportement social des *Formicoidea* tirera grand profit :

— non seulement de l'observation éthologique des *Poneridae*¹, famille qui paraît être la souche de toutes les autres familles de Fourmis ou au moins se place fort près de la souche originelle de chacune d'elles,

— mais aussi de l'étude des espèces les plus archaïques de chacune des familles supérieures².

Etudiant un secteur tout différent du comportement de *Neomyrma rubida*, — celui de la fondation des sociétés par les femelles isolées, — j'ai pu mettre en évidence des faits éthologiques nouveaux, qui présentent précisément un caractère d'archaïsme tout à fait remarquable (LE MASNE, 1965 a).

**

Sur les terrasses sableuses et caillouteuses qui bordent le lit du Var, terrasses plantées de Pins peu serrés et d'un sous-bois assez maigre, le sol est percé, au-dessus des nids de *Neomyrma*, de trous plus ou moins circulaires, de diamètre modéré (moins de 10 mm), qui en constituent les orifices de sortie. Autour de ces trous, aucun cratère de déblais, ou bien un cratère fort minime : les déblais doivent être portés plus loin, et dispersés; ou bien la terre est-elle extraite par d'autres orifices, situés plus près des chambres de couvain³ ?

Ces orifices, distants ou non du nid, sont utilisés par les grandes ouvrières de *Neomyrma* pour entrer et sortir du nid. Leurs déplacements en surface ne sont d'ailleurs pas très actifs, au moins pendant les heures du jour, en été. Elles sortent isolément, ne suivent aucune piste stable, effectuent de nombreux détours, parfois s'éloignent de plusieurs mètres, parfois aussi rentrent au nid après un parcours de quelques décimètres seulement, et sans aucune provende. Cela ne ressemble en rien à l'approvisionnement très actif, et organisé, que l'on peut observer autour des nids de certaines Fourmis, telles les *Formica* par exemple.

L'un des points les plus utilisés pour ces observations se trouvait sur un sentier, au sol tassé et dégarni de végétation, donc favorable

1. Famille des *Poneridae* entendue ici *sensu lato*, c'est-à-dire y compris les *Myrmecini* et les *Amblyoponini*, tribus les plus archaïques de cette famille, mais que l'on peut tout aussi bien élever elles-mêmes au rang de familles.

2. Je suggérais (*loc. cit.*, p. 49, note 2) le haut intérêt qu'aurait l'étude du genre *Aneuretus*, Dolichodéride encore pourvue d'un aiguillon, apparentée de près aux Ponérides. Depuis, un beau mémoire de E. O. WILSON *et al.* (1956) nous a précisément apporté quelque lumière quant au comportement de ce genre charnière.

3. L'existence de deux types distincts d'orifices, les uns utilisés pour les allées et venues des récolteuses, les autres exclusivement pour le travail d'excavation du nid souterrain, est un fait constant chez certaines espèces de Fourmis, — à vrai dire bien différentes (*Atta* champignonnistes). Il n'est pas à exclure complètement et *a priori* ici.

à l'examen prolongé du comportement individuel des Fourmis. Une dizaine de trous de *Neomyrma* étaient dispersés sur une surface de plusieurs décimètres carrés, distants les uns des autres de 10 à 15 centimètres. A 50 cm de distance environ, sur un des bords du sentier (du côté Ouest de celui-ci), plusieurs pierres entourées de végétation recouvraient les chambres souterraines du même nid de *Neomyrma rubida*. Il s'agissait de pierres assez volumineuses : 30 à 50 cm pour leur plus grande dimension.

Sur l'autre bord du sentier (du côté Est), à 1 m 50 environ, dans une végétation basse assez dense, des pierres plus petites (15 à 20 cm dans leur plus grande dimension) recouvraient les chambres d'un nid de *Myrmica scabrinodis*. Il est probable qu'un réseau de galeries complétait également ce nid; en tout cas un orifice étroit, d'où sortaient et où entraient des *M. scabrinodis* faisant apparemment partie de la même société, se trouvait dans la région même des orifices de *Neomyrma*, à peu près au centre d'un triangle marqué par trois trous plus larges appartenant aux *Neomyrma*. J'ai observé des ouvrières *Myrmica*, en nombre variant de 1 à 8, s'acharnant pendant plus de 7 minutes sur une graine de Légumineuse longue de 3 à 4 mm, trop grosse pour être introduite aisément dans ce trou, — et finalement l'y faisant pénétrer, sans retour : cet orifice constituait donc manifestement l'entrée d'un nid. Il est probable que la galerie qui en partait conduisait jusqu'au nid de *Myrmica* situé sur la bordure Est du sentier, à 1 mètre de là environ⁴.

Des situations analogues, avec proximité très grande des nids appartenant aux deux espèces, et contiguïté des orifices de sortie, ont été constatées ailleurs, — en des points éloignés, qui correspondaient assurément à des sociétés bien distinctes. Mais l'observation y était souvent moins aisée que dans la station décrite ci-dessus, du fait d'un couvert végétal plus dense.

*
**

Autour des orifices de *Neomyrma* (dans la station qui vient d'être décrite, mais aussi en des points éloignés, où habitent d'autres sociétés de *Neomyrma* et de *Myrmica*), on voit souvent errer, outre les grandes ouvrières de *N. rubida*, des petites ouvrières de *M. scabrinodis*.

Ces petites *Myrmica* se déplacent aux alentours des trous, effectuant de nombreux détours, modifiant fréquemment leur vitesse de déplacement, s'arrêtant parfois pour tâter des antennes le sol sableux, ou bien un débris végétal.

Elles peuvent s'approcher des orifices des nids de *N. rubida*, voire même circuler quelque temps sur la bordure des trous. J'en ai observé

4. En fait, l'analyse topographique exacte des nids et des orifices appartenant à des sociétés et à des espèces différentes est difficile à mener entièrement à bien. Tenter cette analyse précise conduirait d'ailleurs, en creusant le sol, à détruire galeries et nids... — J'ai pu, mais rarement, observer dans la même station des combats entre ouvrières de *Myrmica scabrinodis*, combats qui indiquaient la présence de plusieurs sociétés de cette espèce dans une zone peu étendue.

une, arrêtée au bord d'un orifice, tête et antennes dirigées vers le puits vertical qui conduit au nid, puis s'écartant. — Jamais je n'ai vu ces *Myrmica* pénétrer à l'intérieur du nid de *Neomyrma*, et rien n'indique qu'elles le fassent.

Dans les points observés, l'activité des ouvrières de *Myrmica* est visiblement orientée vers la récolte de débris variés, qui peuvent ou non provenir du nid de *Neomyrma*. De temps en temps, on voit l'une des *M. scabrinodis* saisir une très petite particule (souvent peu identifiable; débris végétal; ou bien petite graine), et l'emporter, manifestant alors un comportement d'ouvrière récolteuse typique: sa marche devient sensiblement plus rapide et plus rectiligne.

Dans la station la plus étudiée, et lorsqu'on peut suivre la *Myrmica* chargée de sa provende, on la voit rejoindre le nid de *M. scabrinodis* qui est situé sur la bordure Est du sentier.

*

**

La situation des deux espèces, *Neomyrma rubida* et *Myrmica scabrinodis* est donc la suivante, dans la station décrite ci-dessus et en de nombreux points de la même région :

- nids des deux espèces très voisins les uns des autres,
- orifices des nids parfois encore plus rapprochés,
- ouvrières de *Myrmica* récoltant graines et débris divers tout près des orifices de *Neomyrma*, — les débris provenant selon toute apparence, au moins en partie, des nids de *Neomyrma*.

Jusque-là, il y a seulement extrême proximité des sociétés de deux espèces différentes, avec utilisation des mêmes ressources, — plus une exploitation par l'une des sociétés (*Myrmica*) des déchets que rejette l'autre (*Neomyrma*).

*

**

Les contacts entre ouvrières des deux espèces peuvent être plus étroits que ce simple voisinage. Sans doute, lorsqu'une ouvrière de *Neomyrma* (dont la marche est beaucoup plus rapide du fait même de sa taille plus grande) passe près d'une ouvrière de *Myrmica*, la rencontre peut revêtir un aspect tout à fait banal, sans intervention de transport mutuel :

- la grosse ouvrière peut passer à 2 ou 3 mm de la petite, sans se détourner ni ralentir sa marche, ne montrant aucune réaction, n'indiquant en rien qu'elle ait même perçu la proximité de la Fourmi étrangère;

— elle peut aussi (mais plus rarement) percevoir de façon manifeste la présence de la *Myrmica*, s'arrêter, la tâter des antennes pendant une ou deux secondes, puis passer sans autre réaction.

Mais la rencontre peut aussi tourner tout autrement. Il n'est pas rare que l'ouvrière *Neomyrma*, brusquement, saisisse la *Myrmica* dans ses mandibules, le plus souvent par le thorax, puis la soulève, la détachant du sol et l'emportant dans une marche en général rapide.

La *Myrmica*, à peine commence-t-elle à être soulevée et détachée du sol, *replie ses appendices étroitement contre le corps*, — ainsi qu'on l'observe dans la plupart des cas de portage entre adultes chez les Fourmis (qu'il s'agisse d'individus appartenant à la même espèce, ou bien de Fourmis parasites transportées par leurs hôtes). Il paraît s'agir là d'un véritable phénomène d'*immobilisation-réflexe*, dans lequel interviennent comme déterminant à la fois la perte de contact des tarsi et du sol, et des stimulations externes déclenchées par les mandibules de l'ouvrière porteuse.

A ces déterminants s'ajoutent chez beaucoup de Fourmis, *Myrmicidae* en particulier, des *préliminaires complexes* : tout un enchaînement de stimulations, de gestes des deux partenaires, constituant sollicitation (la « solliciteuse » est en général l'ouvrière porteuse) et réponse : la « sollicitée » incline la tête de côté, ce qui facilite la prise des mandibules de la porteuse, — et replie ses pattes (avant, semble-t-il, que les tarsi ne soient tous détachés du sol).

Après bien d'autres, et peut-être avec un peu plus de précision, j'ai déjà décrit (LE MASNE, 1951, pp. 1117-1119) ces transports mutuels entre Fourmis adultes, relations inter-individuelles qui revêtent une série de caractères spécifiques, variant largement d'un groupe de Fourmis à un autre en ce qui concerne la position des partenaires et la forme des préliminaires du portage.

Dans le cas décrit ici, les déterminants de l'immobilisation semblent se réduire aux stimulations créées par les mandibules de la *Neomyrma*, et à la perte des stimulations tarsiennes de la *Myrmica*. Rien ici des préliminaires complexes que je viens d'évoquer, qui font partie du « patrimoine éthologique » de chaque espèce susceptible de pratiquer le portage mutuel, — ou bien des deux espèces, quand il y a transport de Fourmis parasites par leurs hôtes. La « saisie » de la *Myrmica* est rapide : elle est rarement précédée d'une ou deux secondes de contacts des antennes de la *Neomyrma* sur le corps de la *Myrmica*. Quant à la *M. scabrinodis*, elle n'effectue aucun acte préliminaire.

Rien non plus, ici, de la position caractéristique qu'adoptent en général les *Myrmicidae* lors des transports mutuels (durant lesquels la Fourmi portée, maintenue dans les mandibules de la porteuse par les côtés de sa tête, voire par ses propres mandibules, se trouve renversée *au-dessus* de la porteuse, tout son corps incurvé, son thorax

et son abdomen venant surplomber ceux de la porteuse, sans les toucher). La *Neomyrma* tient seulement la petite *Myrmica* par le dos du thorax (partie sans doute la plus facile à saisir rapidement lors de la rencontre); et la *Myrmica* a seulement ses appendices repliés. La position relative des deux partenaires ne semble pas constante, l'axe, ou plutôt le plan sagittal de leur corps, semble pouvoir faire des angles variés⁵.

Il est intéressant de noter que cette position — si elle diffère de la position spécifique des *Myrmicidae* adultes en transport mutuel — rappelle tout à fait ce que l'on observe lorsque des ouvrières de *Myrmicidae* portent des mâles, ou bien des ouvrières récemment écloses, immatures et encore incomplètement pigmentées, incapables d'un comportement inter-individuel spécifique et coordonné, qui comporte des préliminaires complexes (LE MASNE, 1951, p. 1118).



Il semble légitime d'admettre que les ouvrières de *Neomyrma* « savent » porter des ouvrières, c'est-à-dire ont bien ce comportement particulier dans leur patrimoine éthologique spécifique, — mais emploient ici le mode de portage habituel pour le transport de très jeunes ouvrières, — et cela faute de rencontrer chez la partenaire (la *Myrmica*) les réactions spécifiques qui constituent les préliminaires indispensables à un portage « type Myrmicide », c'est-à-dire au-dessus du dos de la porteuse.

Cette interprétation du comportement de portage des *Neomyrma* (de la forme de ce comportement, du moins; non de son déclenchement) serait plus solide si je pouvais affirmer que les *Neomyrma* se portent entre elles, et selon le mode usuel chez les Myrmicides. Je le suppose, mais ne l'ai pas encore observé, faute d'élevages prolongés de sociétés de cette espèce (pour les raisons indiquées plus haut). Le fait qu'on n'observe pas de portage entre les *Neomyrma* à l'extérieur de leurs nids ne diminue en rien la probabilité de ce comportement pour cette espèce. Au moins chez les Myrmicides, c'est à l'intérieur des nids que les transports mutuels sont plus fréquents, — et plus faciles à provoquer en nids expérimentaux.

Quant aux *Myrmica scabrinodis*, je suis assuré qu'elles savent pratiquer entre elles le portage, et selon le « mode Myrmicide » typique. Il est possible de l'observer en élevage, même si cela est moins aisé que chez d'autres Fourmis, *Leptothorax* par exemple.

On peut donc légitimement admettre que l'ouvrière *Myrmica*, bien

5. Il est impossible de préciser davantage : en effet, il s'agit d'observations dans la nature, sans utilisation d'instruments d'optique; et les deux Fourmis ne cessent de se déplacer.

que nullement immature, prend, lorsqu'elle est saisie par une *Neomyrma*, une *posture d'ouvrière immature transportée*, — *faute d'avoir reçu les stimulations spécifiques* (contacts antennaires réciproques, d'abord face à face puis côte à côte, — contact des mandibules de la solliciteuse sur les côtés de la tête, et par dessous), — stimulations qui font partie intégrante de la série de déclencheurs indispensables à l'adoption d'une *posture d'ouvrière mûre transportée*.

Dans cette interprétation du comportement des deux partenaires, *Neomyrma* et *Myrmica* — interprétation qui me semble légitime en l'état actuel de nos connaissances, — on confirme, s'il en était besoin, le caractère de *nécessité des préliminaires stéréotypés* pour que se réalise *de manière complète* le comportement de portage, *sous sa forme spécifique*.

*
**

Une autre interprétation se présente à l'esprit, pour expliquer la position relative des partenaires *Neomyrma* - *Myrmica*, et sa différence avec la posture qui est typique dans les transports mutuels des *Myrmicidae*. On est tenté de penser que c'est l'énorme *différence de taille* entre les deux partenaires qui empêche la réalisation des préliminaires normaux conduisant les membres d'une même espèce à la position relative typique.

Je ne pense pas que cette explication soit valable, ou du moins suffisante. En effet les transports inter-individuels de forme stéréotypée peuvent fort bien se réaliser entre partenaires de taille très différente, lorsque l'espèce présente un polymorphisme important; la position des deux individus reste alors typique, à peine modifiée par le volume de telle ou telle partie du corps de l'un des partenaires, — surtout dans le cas où l'individu porté est plus grand que le porteur. Il en est ainsi, par exemple, dans les transports entre ouvrières de *Myrmica*, qui peuvent présenter des différences de taille importantes. Il en va de même, et de manière beaucoup plus frappante, lorsqu'une petite ouvrière de *Leptothorax* porte la reine, beaucoup plus volumineuse qu'elle; et surtout quand une minuscule ouvrière de *Pheidole* porte un soldat, le tenant par ses mandibules, son énorme tête dressée verticalement, face supérieure en avant, — mais tout le reste du corps (qui présente un moindre gigantisme) dans la position tout à fait typique.

Même si, dans le cas des transports *Neomyrma* - *Myrmica*, la grande différence de taille entre les porteurs peut *faciliter* l'adoption d'une position relative atypique, — c'est en réalité l'*absence de préliminaires spécifiques* (absence liée au fait qu'il s'agit de deux espèces différentes, non associées par le parasitisme social) qui *explique* la non-réalisation d'une posture typique chez la *Myrmica*.



Capturée le plus souvent près d'un orifice de *Neomyrma*, l'ouvrière de *Myrmica* est emportée, passive, à une distance très variable — 10 à 50 cm, rarement plus. La marche de la *Neomyrma* est rapide, et sans être tout à fait rectiligne, l'éloigne toujours sensiblement du point de capture. Brusquement, la *Neomyrma* s'arrête, et dépose sur le sol la *Myrmica*, tout à fait intacte. La Fourmi libérée garde son immobilité, appendices repliés, corps plus ou moins roulé en boule (la tête rapprochée de l'abdomen), pendant quelques instants : un petit nombre de secondes. Puis elle reprend sa mobilité, et tout de suite se met en marche.

Cette courte prolongation de l'immobilité après que l'ouvrière transportée a été déposée sur le sol se retrouve dans les transports mutuels intra-spécifiques, chez les *Myrmicidae* en particulier⁶.

Il n'y a donc rien de spécial à cet égard dans les transports *Neomyrma-Myrmica*. Mais cette courte immobilité de l'ouvrière transportée, après sa libération, joue à l'évidence un rôle important ici : durant ce court moment, la *Neomyrma* a repris sa marche, s'est éloignée de quelques millimètres ou centimètres : assez pour qu'en fait, lorsque la *Myrmica* se déplace à son tour, le contact entre les deux ouvrières ne s'établisse pas à nouveau.

La *Myrmica* libérée reprend sa marche dans une direction apparemment quelconque. Mais je l'ai vue aussi se diriger aussitôt vers l'orifice du nid de *Neomyrma* près duquel avait eu lieu sa capture. Il est difficile de dire si ces retours au point de capture sont le fait du hasard, ou bien résultent d'une connaissance par l'ouvrière de repères topographiques, sur un terrain qu'elle a souvent parcouru auparavant⁷. En tout cas ce retour rapide vers le même orifice de *Neomyrma* ne constitue pas le cas le plus fréquent.

6. Lorsqu'il s'agit d'ouvrières immatures, ou bien d'ouvrières d'une espèce parasite, qui présentent toutes un niveau d'activité particulièrement bas, cette immobilité peut se prolonger plus longtemps (près d'une dizaine de secondes). Il peut en aller de même pour des femelles d'espèce parasite (*Epimyрма* par exemple).

7. Il faut renoncer ici, je crois, à l'hypothèse d'une orientation par ménotaxie, qui expliquerait le retour selon un parcours inverse du « voyage aller ». D'une part ce retour de la *Myrmica*, déposée par une *Neomyrma*, vers le même orifice est exceptionnel. D'autre part rien n'indique, me semble-t-il, que dans les transports intra-spécifiques typiques (ou inter-spécifiques dans les sociétés mixtes avec parasitisme social) les individus transportés soient aptes à retourner en ligne droite vers le point d'origine (sauf dans le cas particulièrement simple de deux nids artificiels réunis par un tube rigide), ni qu'ils usent ou soient capables d'user d'une quelconque ménotaxie.

Le plus souvent, d'ailleurs, ces portages s'effectuent à l'occasion d'un changement de l'emplacement du nid (et c'est en provoquant cette émigration que l'on peut observer le plus aisément les transports mutuels). Les porteuses — on

*
**

Un cas exceptionnel mérite d'être signalé. Par deux fois (à quelques minutes d'écart, et au même point : il pouvait donc s'agir des mêmes individus, et en particulier de la même *Neomyrma*), j'ai vu une ouvrière *Neomyrma*, à l'orifice d'un puits que tout indiquait comme conduisant au nid de *Myrmica*, introduire l'avant de son corps dans le trou, saisir une petite ouvrière *Myrmica*, et l'emporter, — puis la déposer quelques centimètres plus loin.

Dans un des deux cas au moins, la *Myrmica* libérée revient en droite ligne vers l'orifice de son nid, distant de 10 cm seulement du point où elle a été déposée. Il peut s'agir là d'une connaissance précise de détails topographiques, autour du nid.

Puisque la *Neomyrma* capture les *Myrmica* à l'entrée même de leur nid, on serait tenté de voir là un comportement de « razzia », rappelant, — au moins sous forme d'ébauche, — celui de divers genres de Fourmi esclavagistes. Ebauche si l'on veut, mais rien n'est moins certain. Il est plus simple de penser, tant les orifices des nids de *Neomyrma* et de *Myrmica* sont voisins, que les *Neomyrma* exercent leur activité presque banale de capture de *Myrmica* en ce point (entrée d'un nid de *Myrmica*) comme dans les autres parties de leur territoire, — mais rien de plus.

*
**

Outre le cas exceptionnel que je viens de rapporter, les transports *Neomyrma-Myrmica* présentent de nombreuses variantes.

Il arrive que l'ouvrière *Neomyrma* se saisisse à nouveau de la *Myrmica* qu'elle vient de déposer sur le sol (soit avant même que la Fourmi transportée ait rompu son immobilité, soit alors qu'elle se remet à marcher), et lui fasse encore parcourir quelques centimètres. J'ai vu, en une occasion, trois captures successives de la même *Myrmica* par la même *Neomyrma*.

Il peut arriver aussi que la *Neomyrma* saisisse un instant dans ses mandibules la *Myrmica* qu'elle vient de poser sur le sol, — puis la dépose à nouveau sans avoir effectué un nouveau déplacement.

peut l'observer très objectivement et de manière tout à fait sûre — sont les ouvrières qui ont été les premières à découvrir le nouveau nid; les individus transportés sont des ouvrières mûres qui ont réagi plus lentement, ou bien des ouvrières immatures, des mâles ailés, souvent même des femelles ailées et des reines fécondes (si celles-ci ne sont pas trop volumineuses : cas des *Leptothorax* par exemple). Et il n'y a pas, ou fort peu, de retour en arrière des individus transportés. Ce sont les porteuses qui reviennent au nid d'origine et font ainsi plusieurs portages successifs.

La question de la mise en œuvre d'un processus ménotaxique, par conséquent, ne se pose guère à l'occasion de ces transports, même typiques, — pour les individus transportés du moins.

Dans la grande majorité des cas, l'immobilité de l'ouvrière transportée est entière. Mais on voit parfois l'une des pattes de la *Myrmica* (ou plusieurs de ses appendices ? il est difficile de le préciser) s'accrocher à une herbe, une brindille, une aspérité du sol. *Ces imperfections dans l'immobilité de l'ouvrière portée, et dans le repliement de ses appendices* se produisent surtout dans les transports répétés que je viens de signaler, — et au cours du deuxième ou du troisième transport. Tout se passe alors comme si l'immobilisation-réflexe, réalisée de manière complète lors de la première capture, s'effectuait moins bien lors des prises suivantes, si elles se succèdent de manière trop rapprochée. Cela coïncide bien avec ce que nous savons des mécanismes de l'immobilisation-réflexe chez d'autres Arthropodes; cela confirmerait, s'il en était besoin, que nous avons bien affaire ici au même processus général que dans les autres cas d'immobilisation-réflexe. Tout au moins le mécanisme général de l'immobilisation-réflexe est-il *l'une des composantes* du comportement complexe qu'est un transport mutuel; composante qui impose ses lois dès que la Fourmi est saisie et soulevée du sol, — soit de manière passive (cas des *Myrmica* portées par des *Neomyrma*, ou des ouvrières immatures de divers Myrmicides, etc.), soit après des préliminaires qui comportent une activité des deux partenaires (cas des ouvrières mûres de Myrmicides, etc.).

En une occasion, j'ai vu l'accrochage d'une patte de la *Myrmica* sur une brindille se montrer très solide, et résister aux tractions de la *Neomyrma*. Celle-ci manipule alors durant quelques secondes la *Myrmica*, mordille même la brindille, puis abandonne la petite ouvrière ainsi libérée.

Dans les deux cas mentionnés ci-dessus d'une *Myrmica* « enlevée » à l'entrée même de son nid, il y eut également immobilisation imparfaite et accrochage des pattes de la Fourmi transportée à de menus obstacles. Il n'est pas question, bien entendu, de généraliser d'après deux cas seulement; mais il sera intéressant de vérifier s'il y a un lien entre l'immobilisation imparfaite et la capture de l'ouvrière à l'entrée de son propre nid. Cela pourrait éclairer quelque peu le déterminisme de l'immobilisation, et la nature des facteurs qui sont nécessaires à sa réalisation.

Une dernière variante mérite d'être signalée : en un petit nombre de cas, j'ai vu une ouvrière *Neomyrma* se servir de son aiguillon contre une ouvrière *Myrmica*. Il s'agissait d'une *Myrmica* qui venait d'être déposée sur le sol après un transport, ou bien qui s'accrochait des pattes au substrat. Et la *Neomyrma* agressive n'était pas la porteuse, mais une ouvrière survenue fortuitement, semble-t-il. Il est difficile, lors d'une observation dans la nature, d'assurer que le coup d'aiguillon a été vraiment donné; en tout cas il reste en général sans effet, et la petite *Myrmica*, lorsqu'elle reprend sa marche, ne semble

lésée en rien. Une seule fois, j'ai vu la *Myrmica* s'échapper à une vitesse beaucoup plus grande que dans la marche normale : c'est (pour qui a beaucoup observé de « combats » de Fourmis à la loupe binoculaire) un signe probable de l'expulsion d'une goutte de venin, entrée en contact avec le corps de la fuyarde...

Je n'ai jamais vu la porteuse elle-même user de l'aiguillon contre une *Myrmica*, même quand les pattes de celle-ci s'accrochent sur le sol ou sur une herbe, ni après qu'elle a été déposée sur le sol.

*
**

Il importe de donner quelque indication sur la fréquence de ces transports *Neomyrma-Myrmica*. Un exemple en donnera une idée. En deux heures et demie d'observation continue, portant sur la station décrite au début de cette note, j'ai pu voir près de 20 transports mutuels, observés de bout en bout (depuis la capture, jusqu'au dépôt et à l'abandon de la Fourmi transportée). Le nombre réel des portages, en cette station et durant ce laps de temps, dut être un peu plus grand : soit que certains aient échappé à l'observateur, occupé à suivre un autre transport; soit surtout que les herbes ou une pierre aient empêché de déceler certains portages effectués dans la même zone. Encore cet emplacement, par la nature dénudée d'une partie de sa surface, était-il favorable à l'observation.

En d'autres stations, j'ai observé à plusieurs reprises des comportements analogues; mais le terrain peu favorable ne m'a pas permis d'en déceler le même nombre.

Cette fréquence (20 transports en deux heures et demie) paraît faible. Il faut tenir compte cependant du petit nombre des individus présents; durant l'observation continue citée (16 h 30 - 18 h), jamais l'espace de terrain observé (1 mètre carré environ) ne montrait plus de quelques dizaines d'ouvrières de l'une ou l'autre espèce; souvent moins de dix ouvrières en tout étaient visibles. Rien là des foules, animées d'une activité intense, que l'on observe aux environs d'un nid de *Formica* par exemple. Etant donné le petit nombre des individus en cause, le nombre des transports mutuels observés est loin d'être négligeable.

Il semble bien, en fait, que ces transports mutuels font partie de l'activité normale des *Neomyrma rubida* et des *Myrmica scabrinodis*, en certaines régions habitées à la fois par les deux espèces⁸, stations

8. L'aire de répartition de *N. rubida* (au moins dans le Midi de la France) est moins étendue que celle de *M. scabrinodis*, les exigences écologiques de la première espèce paraissant plus strictes. Il est même possible que le domaine des *Neomyrma* soit tout entier inclus dans l'aire de répartition de *Myrmica scabrinodis*. Néanmoins, l'extrême voisinage des nids des deux espèces, occasion ou déterminant des transports mutuels étudiés, peut ne pas se trouver réalisé en tous les points de cette zone commune, — mais seulement dans certaines stations.

où leurs nids sont voisins, et les orifices de ces nids à la surface du sol presque contigus parfois.

Dans la vie des deux sociétés intéressées, la signification de ces transports mutuels se ramène peut-être à celle de simples « incidents de voisinage »; et leurs conséquences sont probablement minimales, tant pour la vie des individus impliqués dans ces comportements que pour la survie des sociétés.



Cependant ces comportements me semblent dignes d'intérêt pour l'éthologie comparée des Fourmis, — voire, si l'on veut, pour une sociologie animale comparative. En effet, par leur caractère imparfait lui-même, les portages *Neomyrma*-*Myrmica* sont capables d'éclairer le comportement, très répandu chez les Fourmis, du transport mutuel intra-spécifique ou inter-spécifique.

Nous avons vu que leur analyse est susceptible de nous apporter quelque lumière sur la place que tiennent les faits d'immobilisation-réflexe dans ces transports mutuels.

Il conviendrait à coup sûr de poursuivre ces observations, de préciser davantage l'analyse des faits enregistrés. La nécessité d'observer dans la nature, la rareté des stations favorables, la fréquence relativement faible de ces actes, ne facilitent pas ce travail.

Je n'ai, en tout cas, jamais observé des comportements de ce type chez d'autres couples d'espèces de Fourmis (hors le cas du parasitisme social, discuté ci-dessous). Il est vrai que si j'ai passé bien des heures à recueillir dans la nature des sociétés de Fourmis, c'est surtout sur des élevages menés au laboratoire que j'ai effectué des observations.

Je souhaite vivement apprendre de Collègues myrmécologues si leur attention a été attirée par l'apparition spontanée, dans la nature, de faits analogues. Et si la littérature myrmécologique — fort touffue, on le sait — en fait quelque part mention.



DISCUSSION

Pouvons-nous établir un rapprochement entre ce type de relations entre espèces distinctes de Fourmis et les modes si variés de *parasitisme social* que l'on connaît chez ces Insectes ? Etant donné que les transports mutuels *Neomyrma*-*Myrmica* présentent un caractère sommaire, et en même temps apparaissent de manière quelque peu accidentelle, il serait séduisant d'y voir une forme élémentaire,

archaïque, des relations inter-spécifiques hautement organisées qu'on observe dans certaines sociétés mixtes liées au parasitisme social.

Je pense que cette hypothèse ne doit pas être, pour le moment, retenue comme probable. Il paraît douteux que semblables comportements puissent conduire au parasitisme social vrai⁹, — ni donner l'image d'une des étapes anciennes de sa réalisation évolutive.

En effet, dans le parasitisme social vrai, c'est la femelle féconde de l'espèce parasite qui s'introduit dans le nid d'une autre espèce, et y fonde une société mixte; ensuite apparaissent, entre les différentes catégories des deux espèces, des relations extrêmement étroites et très complexes. Nous n'avons rien de tel dans le cas des *Neomyrma* et des *Myrmica*: ici les relations n'apparaissent qu'entre ouvrières, et seulement à l'extérieur des nids; de plus ces relations ne durent, à chaque fois, que fort peu de temps (en général quelques secondes, rarement plus d'une minute). Il est difficile de voir là une étape évolutive du parasitisme social vrai.

*
**

Il serait plus séduisant de rapprocher ces portages *Neomyrma-Myrmica* du comportement des Fourmis esclavagistes, en tenant compte des cas — bien peu nombreux, à vrai dire — où j'ai vu la capture s'effectuer à l'entrée du nid des *Myrmica scabrinodis*; en tenant compte aussi de ce que toutes les captures de *Myrmica* que j'ai observées se réalisent dans un espace de terrain qui fait partie à la fois du territoire des deux sociétés. Or le phénomène central de la biologie des Fourmis esclavagistes est précisément la capture d'individus prélevés dans des fourmilières d'autres espèces, à l'intérieur du territoire de la société « esclavagiste ».

Cependant cette analogie paraît assez lointaine. D'une part, les Fourmis esclavagistes qui ont été l'objet d'études suivies constituent avec leurs « esclaves » des sociétés mixtes durables (même si, le plus souvent, l'espèce esclave n'est représentée dans le nid mixte que par ses nymphes et ses ouvrières): il s'agit d'une association assez intime, avec des relations inter-individuelles étroites et complexes; et cette association est en général obligatoire pour l'espèce esclava-

9. Par « parasitisme social vrai », j'entends ici celui qui unit dans une société mixte deux espèces de Fourmis, toutes deux représentées par leurs différentes castes et par leur couvain (peuvent manquer certaines catégories d'individus qui ont été supprimées au moment de la fondation de la société mixte: par exemple les reines de l'espèce-hôte; manquent aussi, bien entendu, certaines autres catégories lorsque la société mixte est encore au début de son développement). Par conséquent, — et d'une manière conventionnelle, — ce « parasitisme social vrai » n'inclut pas les *Fourmis esclavagistes*: dans leurs sociétés mixtes, l'une des espèces (l'espèce « esclave ») n'est représentée, le plus souvent, que par ses ouvrières et ses nymphes.

giste. D'autre part, le plus souvent, ce sont des cocons que les esclavagistes capturent et rapportent jusqu'à leur nid, et non pas des ouvrières; en certains cas, cependant, des ouvrières adultes sont également capturées et rapportées jusqu'à la société mixte.

Analogie lointaine donc, mais moins que dans le cas du parasitisme social vrai sans esclavagisme. Je pense qu'il convient de garder en mémoire cette analogie entre les transports d' « esclaves » par les Fourmis esclavagistes et les portages de *Myrmica* par des *Neomyrma*, — lorsqu'on étudie ces derniers et qu'on tente de les interpréter. Toute hypothèse de travail — prudemment maniée — peut rendre quelque service. Mais je me garderai d'affirmer, pour le moment, qu'il faut voir là une étape évolutive de l'esclavagisme, non plus que du parasitisme social vrai.

*

**

La comparaison entre les portages *Neomyrma*-*Myrmica* et le comportement des Fourmis esclavagistes est facilitée par des observations anciennes dues à Eugen WEBER (1936, *a* et *b*), d'autant plus que ces observations portent précisément sur *Neomyrma rubida* et diverses espèces de *Myrmica*¹⁰. Quelques observations de WEBER sont faites dans la nature, la plupart au laboratoire. Mais toutes ont — WEBER le précise bien — un caractère purement expérimental : il s'agit de mélanges, effectués par l'observateur, de Fourmis d'espèces différentes dans des récipients clos; ou bien du dépôt de Fourmis d'une espèce sur le nid d'une autre espèce. Il ne s'agit pas de la manifestation spontanée de comportements dans la nature, sans intervention de l'observateur.

L'intérêt, par rapport à mes propres observations, des recherches d'Eugen WEBER est qu'elles démontrent *expérimentalement* l'aptitude de *Neomyrma rubida* à entretenir avec diverses *Myrmica* des relations inter-individuelles précises, en particulier des portages, — relations dont j'ai précisément observé la manifestation *spontanée* dans la nature.

E. WEBER est parti d'observations de R. BRUN (1913), qui avait vu des *N. rubida* s'emparer du couvain de *M. rubra* L., et a constaté ensuite la présence d'ouvrières *M. rubra* dans les nids de *N. rubida*. WEBER a voulu vérifier cette possibilité d'association entre les deux espèces; il a tenté de déterminer expérimentalement l'apparition de sociétés mixtes. Dans ses recherches, l'étude des transports mutuels, qui nous occupe ici, était accessoire.

Les expériences effectuées en récipients clos par WEBER ne permettent d'observer qu'un petit nombre de transports mutuels, et nous apprennent peu à *cet égard*. Une longue expérience (qui dure de

10. Je suis reconnaissant au Dr. H. KUTTER d'avoir attiré mon attention sur ce travail de WEBER.

juillet à septembre), effectuée en milieu naturel, est la plus instructive pour nous.

E. WEBER dépose au milieu d'un groupe de nids de *N. rubida* (qui appartenaient vraisemblablement à une même société) des ouvrières et du couvain de *M. rubra*. Les *rubida* s'emparent du couvain des *rubra*. Elles ne « maltraitent » ou tuent qu'un petit nombre de ces ouvrières *rubra* (WEBER ne dit pas clairement ce que deviennent les autres...). Un mois après, il voit des ouvrières *rubida* sortir du nid, chacune portant une *rubra*, puis la transportant à quelque distance du nid, et la libérant. Ces ouvrières *rubra* (nées du couvain saisi un mois plus tôt par les *rubida* ?) essaient de revenir dans le nid de *rubida*; lorsqu'elles se heurtent à des *rubida*, elles font le mort. Il y a donc transport de *M. rubra* par des *N. rubida*, mais il s'agit d'une expulsion et non pas d'un rapt... — D'autres ouvrières *rubra* sortent du nid seules, puis y entrent; la plupart sont occupées à extraire des grains de sable.

Du mélange provoqué par WEBER est donc née une société mixte expérimentale, présentant une certaine instabilité que manifestent ces « expulsions ». WEBER souligne bien le caractère incomplet et provisoire de cette « alliance » entre les deux espèces, — et les différences qu'elle présente avec une société mixte du type « esclavagisme » : les *Formica sanguinea*, par exemple, ne pratiquent jamais une telle expulsion de leurs Fourmis auxiliaires (ou « esclaves »).

WEBER ne donne pas de détails sur la position relative des partenaires dans ces transports; mais il est probable qu'elle était la même que dans les portages *Neomyrma-Myrmica* que j'ai observés : en effet il signale en une ou deux occasions que le transport des *rubra* est précédé d'une réaction d'immobilisation (« sie stellten sich tot »).

Pour WEBER (*loc. cit.*, p. 654) les *Myrmica rubra* sont traitées par les *Neomyrma rubida* comme de simples corps étrangers, qu'elles s'efforcent seulement d'éloigner de leur propre nid. Je pense que cette interprétation restreint exagérément l'intérêt des portages observés par WEBER, et ne met pas assez en évidence le caractère précis du lien (très provisoire) qui s'établit alors entre individus des deux espèces. Il est sans doute de même nature que dans les transports mutuels que j'ai observés.

Sans doute la situation, au départ, est-elle différente : mélange expérimental des deux espèces, dans le travail de WEBER; présence spontanée des deux espèces en un même point, dans mes observations. Cependant le résultat, quant aux transports mutuels, est à peu près le même : les *Neomyrma rubida* « expulsent » les petites *Myrmica*, les transportant dans leurs mandibules et les déposant, intactes, à quelque distance du nid de *rubida*.

Dans un cas comme dans l'autre, les *Myrmica* ne sont pas traitées comme des objets inertes; ni comme des Insectes quelconques; mais bien comme des Fourmis : inaptés, sans doute, à déployer la séquence complexe des actes qui conduit au transport stéréotypé « type Myrmicide » (comme pourraient le faire des ouvrières de même espèce), mais parfaitement aptes à l'immobilisation-réflexe (comme des ouvrières immatures); aptes aussi, après leur libération, à cette courte prolongation de leur immobilité, qui assure sans doute leur survie.

Il ne semble pas nécessaire de discuter longuement ici la valeur des expériences de E. WEBER en ce qui concerne la possibilité de réaliser expérimentalement une association entre Fourmis d'espèces différentes, — association à caractère souvent précaire, et dans laquelle

les individus entretiennent rarement des relations aussi étroites que dans une société mixte naturelle.

De telles expériences ont été réalisées à bien des reprises, et par de multiples observateurs. FOREL (1874, 1920) en a pratiqué d'innombrables, si complexes en général que leur analyse est difficile. Parmi les plus récentes, celles de L. PLATEAUX (1960) sont fort instructives. J'en ai moi-même effectué de nombreuses, et de plusieurs types : soit couvain d'une espèce A « donné » à une espèce B; soit mélange de deux sociétés, des espèces A et B, — sociétés complètes ou bien privées de certains de leurs membres. J'ai obtenu par exemple l'association durable, en société mixte expérimentale, de *Leptothorax* appartenant à deux espèces différentes, avec échanges inter-spécifiques de nourriture et de stimulations de toute sorte, au plus haut degré de complexité.

Ce type d'expérience reste de grand intérêt, il est susceptible de nous apprendre beaucoup sur les relations inter-individuelles chez les Fourmis. L'étude même des facteurs expérimentaux qui conduisent l'essai à une association de quelque durée, ou bien un échec (avec massacre général parfois) est passionnante — et fort difficile. Mais il faut être parfaitement conscient du caractère expérimental et artificiel de ces essais, lorsque les espèces A et B ne s'associent nullement dans la nature en société mixte de quelque type que ce soit.

L'intérêt du rapprochement entre les essais expérimentaux faits par E. WEBER et mes observations de comportements spontanés n'est donc pas principalement de suggérer la possibilité d'associations plus durables entre *Neomyrma* et *Myrmica* (possibilité qui reste ouverte, mais que rien ne vient démontrer). L'intérêt, plutôt, est de voir dans les deux cas se manifester ces transports mutuels *Neomyrma-Myrmica*, qui revêtent la même forme assez sommaire (sans posture stéréotypée « type Myrmicide »), et conduisent dans les deux cas au même résultat : éloigner les *Myrmica* des *Neomyrma*. Dans les deux séries de transports mutuels on trouve la même absence de toute lésion infligée aux petites *Myrmica*, ainsi que la réaction d'immobilisation de celles-ci : faits évidemment liés, qui conditionnent et caractérisent fortement ce type de comportement.

*
**

Il est bon de souligner que le comportement manifesté ici par les *Neomyrma* ne saurait s'exercer vis-à-vis de n'importe quel Insecte. Il faut que le partenaire montre, en réponse, une réaction particulière : précisément l'immobilisation-réflexe. De petits Coléoptères, Staphylinides par exemple, que j'ai vus traverser le même territoire, ne déclenchaient rien de tel. Et ils ne sont sans doute pas aptes à réagir comme le font ici les *Myrmica*¹¹.

11. Il est des Coléoptères myrmécophiles qui pratiquent et utilisent l'immobilisation-réflexe. J'en ai observé (LE MASNE, 1965 b). Mais la situation est alors différente : ces Myrmécophiles vivent dans le nid des Fourmis-hôtes.

Dans les transports mutuels étudiés, ce sont bien des *schémas de comportement propres aux Fourmis*, et *communs aux deux espèces*, qui sont mis en jeu, et autorisent précisément le déroulement de l'acte, depuis la capture de la *Myrmica* jusqu'à sa libération à quelque distance.

*
**

Je ne pense donc pas que ces comportements puissent conduire à la réalisation d'une association durable entre sociétés d'espèces différentes, ni représenter une véritable étape vers les sociétés mixtes. Il faut y voir seulement un *type particulier de rapports inter-individuels entre Fourmis d'espèce différente*, une *forme élémentaire de relations entre espèces sociales*, — relations entre deux espèces de Fourmis qui possèdent les mêmes aptitudes comportementales, mais aussi occupent le même territoire, exploitent les mêmes ressources, et dont l'une sans doute tente d'utiliser les débris rejetés par l'autre.

Ces rencontres et ces transports mutuels ne se produisent, très probablement, qu'en certains points de l'aire de répartition des deux espèces. Ces transports inter-spécifiques ne paraissent pas faire obligatoirement partie du comportement des deux espèces, — chacune peut fort bien vivre sans les manifester; mais ils mettent en œuvre des *aptitudes de comportement bien spécifiques*, inscrites dans le « patrimoine éthologique » des deux espèces.

C'est la communauté des schémas et des aptitudes de comportement qui autorise ces transports mutuels. Et leur cause immédiate — l'occasion qui les fait apparaître — réside dans la cohabitation des deux espèces en une même station. Plus, sans doute, la tendance des *Myrmica* à rechercher les déchets que rejettent les *Neomyrma*.

Relations entre espèces qui occupent un même biotope et *font partie d'une même biocénose*; relations entre individus (très brèves mais en somme étroites) avec manifestation d'un *comportement spécifique commun aux deux espèces*. Nous sommes là dans le domaine commun à l'Éthologie ou à la Psychophysiologie d'une part, à l'Écologie des biocénoses d'autre part, — domaine commun qui est fort étendu, et dont l'étude est si attachante.

RÉSUMÉ

L'observation, dans la nature, du comportement spontané des Fourmis, autour des nids de *Neomyrma rubida* Latr., a permis de mettre en évidence des transports d'ouvrières de *Myrmica scabrinodis* Nyl. par des ouvrières de *Neomyrma rubida*.

Au cours de ces transports, les *Myrmica* manifestent la même immobilisation que l'on observe dans tous les transports de Fourmis adultes, mais non la posture qui caractérise les transports intra-spécifiques typiques chez les Myrmicidés.

Il y a là un type nouveau de relations inter-spécifiques, dont la signification est discutée, par comparaison avec le comportement des Fourmis parasites ou esclavagistes.

SUMMARY

Observation, under natural conditions, of the free behaviour of Ants, about the nests of *Neomyrma rubida* Latr., has shown carriages of *Myrmica scabrinodis* Nyl. workers, by workers of *Neomyrma rudiba*.

By these carriages, *Myrmica* exhibit the immobilisation pattern observed by every mutual carriage of adult Ants, but not the posture peculiar to Myrmicids when carried.

Here we have a new type of inter-specific relation, the significance of which is discussed with reference to the behaviour of parasitic and slavemaking Ants.

BIBLIOGRAPHIE

- BRUN (R.), 1913 : Beobachtungen in Kempthaler Ameisengebiete. *Biol. Centralbl.*, vol. 33, p. 17-29.
- FOREL (A.), 1874 : *Les Fourmis de la Suisse*. Zürich, 452 p. — 1920 : *Id.*, 2^e édition, La Chaux-de-Fonds, 333 p.
- LE MASNE (G.), 1951 : Echanges de nourriture, trophallaxie et transports mutuels chez les Fourmis. *Traité de Zoologie*, sous la dir. de P.-P. GRASSÉ, Masson, Paris, vol. 10, fasc. 2, pp. 1104-1119. — 1953 : Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11^e sér., vol. 15, pp. 1-56; et *Bull. Sect. Franç. U.I.E.I.S.*, vol. 1, pp. 1-56. — 1965 a : La fondation des sociétés avec approvisionnement répété chez la Fourmi *Neomyrma rubida* Latr. (à paraître prochainement). — 1965 b : Le comportement de *Dichillus minuta* (Col. Tenebrionidae), hôte de la Fourmi *Pheidole pallidula* : la Myrmécophilie facultative (à paraître prochainement).
- PLATEAUX (L.), 1960 : Adoptions expérimentales de larves entre des Fourmis de genres différents. *Insectes sociaux*, vol. 7, pp. 163-170, 221-226, 345-348.
- WEBER (E.), 1936 a : Durch Brutraub entstandene Mischkolonien bei *Myrmica*. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, vol. 16, pp. 652-657. — 1936 b : Allianzversuche mit Myrmicinen. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, vol. 16, pp. 684-691.
- WILSON (E. O.), EISNER (T.), WHEELER (G. C.), WHEELER (J.), 1956 : *Aneuretus simoni* Emery, a major link in Ant evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 115, pp. 81-99.

Interventions de M. LECOMTE.

1^o Je voudrais d'abord poser une question à M. LE MASNE. L'ouvrière de *Neomyrma* se saisit-elle brusquement de la petite *Myrmica* ou y a-t-il une phase d'exploration antennaire préalable.

2^o Ensuite, je voudrais faire remarquer qu'il me semble y avoir un certain parallélisme entre le comportement que vous venez de décrire et ce que l'on observe chez l'abeille domestique. Dans certains cas, quand une ouvrière atterrit par erreur à l'entrée d'une ruche étrangère, elle adopte dès la première rencontre avec une gardienne, une posture pseudo-cadavérique qui inhibe l'activité de cette dernière et induit un comportement de transport.

Réponses de M. LE MASNE.

1^o Il y a parfois exploration antennaire préalable, durant un petit nombre de secondes. Mais, le plus souvent, au contact antennaire succède, en une fraction de seconde, la « saisie » de la *Myrmica* par la *Neomyrma*.

2^o La comparaison est très intéressante et montre donc que d'autres Hyménoptères que les Fourmis sont aptes à cette réaction d'immobilisation, réaction qui dans les deux cas assure la survie de l'« intruse ».

Intervention de M. SOULIÉ.

Les manifestations d'hostilité « atténuée » des *Neomyrma* envers les *Myrmica* ont-elles pu être observées vis-à-vis d'autres pseudo-agresseurs ? (soit fourmis, soit autres insectes). Est-ce une réaction « spécifique » vis-à-vis de *Myrmica scabrinodis* ou non ?

Réponse de M. LE MASNE.

Les essais que vous proposez seraient de grand intérêt : ils sont au programme pour les semaines qui viennent :

a) essais avec des *Myrmica scabrinodis* prélevées dans des nids éloignés : j'attends beaucoup de ces essais, aptes à montrer si les *Neomyrma* sont habituées aux *Myrmica* du nid voisin du leur.

b) essais avec des Fourmis d'espèces différentes des *Myrmica scabrinodis* : mais j'attends peu de résultats du dépôt de *Formica* (par exemple) près des trous de *Neomyrma*.

c) essais avec d'autres insectes, soit des Coléoptères aptes à l'immobilisation réflexe, soit des Insectes (petits Grillons par exemple) peu aptes à des réactions et immobilisés de manière variable; j'attends beaucoup de cette 3^e série d'essais.

Interventions de M. GERVET.

1^o Y a-t-il transport mutuel chez les ouvrières de cette espèce de *Myrmica* ?

2^o En somme l'immobilisation citée, est-elle une réponse spécifique au contact des *Neomyrma* ou une réponse banale à un grand nombre de contacts ?

Réponses de M. LE MASNE.

1^o Oui, les *Myrmica (scabrinodis)* en particulier) pratiquent le portage mutuel, mais avec des gestes préliminaires des deux partenaires porteuse et portée) et des positions réciproques bien déterminées et stéréotypées.

Les *Myrmica* ont donc la réaction d'immobilisation inscrite dans leur comportement spécifique, sans doute inné. Mais ici (portage *Neomyrma-Myrmica*) la position de la portée est quelconque et variable.

2° La réaction est une réponse semi-spécifique, on ne l'obtient pas en saisissant une *Myrmica* dans les doigts, ou dans les pinces, mais elle est obtenue par les *Neomyrma* comme par des *Myrmica*. Il sera intéressant, avec des pinces, de tenter de retrouver la stimulation efficace.

Intervention de M. KNEITZ.

1° Avez-vous trouvé un transport intra-spécifique à *Neomyrma rubida* Latr. ?

2° Ce transport est-il une réaction avec un cycle saisonnier ou en relation avec une division du travail dans le nid de *Myrmica scabrinodis* ?

Réponses de M. LE MASNE.

1° Je n'ai pas observé le transport mutuel intra-spécifique chez *Neomyrma*. Mais j'ai encore peu étudié la vie des *Neomyrma* à l'intérieur du nid et en élevage (condition la plus facile pour l'étude expérimentale des transports mutuels des Fourmis). Je suppose que les *Neomyrma* doivent pouvoir présenter ce comportement, mais il reste à l'observer.

2° Je n'ai pas vu de rythme saisonnier. Mais je n'étudie ces *Neomyrma* dans la nature, qu'entre le début de juillet le milieu de septembre. Par contre, il semble qu'il y ait un rythme journalier : les transports sont plus nombreux vers la fin de l'après-midi. Quant à la division du travail, il ne s'agit là, bien sûr, que des ouvrières pourvoyeuses.

Intervention de M. TOROSSIAN.

Ne pensez-vous pas qu'un élevage expérimental avec les deux colonies dans une enceinte commune, apporterait des données intéressantes, et faciliterait les observations ?

Réponse de M. LE MASNE.

Peut-être, mais il est difficile de mettre en route de beaux élevages de *Neomyrma*, d'autre part, il est douteux que ce comportement extérieur au nid se réalise bien en élevage.

Intervention de M. NOÏROT.

Quel est le régime alimentaire des deux espèces en présence ?

Réponse de M. LE MASNE.

Je connais mieux celui des *Myrmica* que celui des *Neomyrma*, mais il est plus que probable, qu'il s'agit dans les deux cas d'un régime carnivore, auquel s'ajoute un régime détritivore (c'est-ce ce qui apparaît dans le comportement de récolte des débris par les *Myrmica* autour des nids des *Neomyrma*). Je ne pense pas qu'il s'y ajoute d'autres ressources alimentaires (Homoptères, graines).

ÉTUDES SUR LA FONDATION DES NIDS CHEZ LES FOURMIS.
III) ÉLEVAGE ARTIFICIEL D'UNE LARVE
DE *TETRAMORIUM CAESPITUM* L.

Dr. Bruno POLDI
Mantova

AVANT-PROPOS

Dans ses recherches précédentes (1961 a, 1961 b) l'auteur a étudié — dans le *Tetramorium caespitum* L. — le départ des ailés pour le vol nuptial, la fondation des nouvelles sociétés jusqu'à l'éclosion des ouvrières, les fondations échouées.

Des différents points aujourd'hui en cours d'examen, on va considérer brièvement l'élevage artificiel d'une larve, du moment de l'éclosion de l'œuf jusqu'à l'état d'imago.

On soit depuis longtemps que les fourmis pratiquent l'oviphagie particulièrement pendant la fondation des nids. Au sujet des fourmis *Atta* le phénomène éclatant avait déjà été mis en vue par HUBER (1905) et souligné par EIDMANN (1935), et examiné à fond par AUTUORI (1940).

A ce dernier chercheur on doit attribuer le mérite d'avoir clairement repéré les deux types d'œufs déposés par les ♀♀ de *Atta sexdens rubropilosa* For. et leurs différentes fonctions. Il établit que les œufs les plus gros (jusqu'à 0,65 mm de long et 0,45 de large) avec chorion très délicat, sont destinés à la nourriture de la femelle et de la nichée, et que les œufs les plus petits (qui présentent la moitié environ des dimensions susdites) avec chorion d'épaisseur normale, sont fertiles : destinés donc à assurer la continuité de l'espèce. AUTUORI appela les premiers : « ovos de alimentação » et les seconds : « ovos de criação ».

Les deux types d'œufs paraissent aussi dans les pontes du *Tetramorium* (comme d'ailleurs chez d'autres espèces de formicides : voir BAZIRE, GOESSWALD, LE MASNE, WEIR, WILSON et autres) mais il est bien difficile de les reconnaître car on n'apprécie pas des différences de dimensions.

Le phénomène peut pourtant être mis en vue moyennant la culture artificielle (en chambre humide, sur des lames de matière plastique plutôt que sur verre, sur agar avec antibiotiques et antimycotiques) de groupes d'œufs pondus par une femelle fécondée. En ces conditions il est possible d'observer — au jour le jour — le développement des embryons et puis l'éclosion des larves, mais seulement en une partie des œufs, la moindre : les œufs qui restent ne présentent aucun développement.

J'ai contrôlé plusieurs fois ce phénomène, en des groupes d'œufs pondus par des ♀♀ capturées à Mantova et Ferrara : dans un groupe de 265 œufs, 59 seulement se sont révélés fertiles.

C'est un sujet extrêmement intéressant : je me réserve d'en traiter ailleurs; en cette occasion j'en fais mention seulement comme introduction à ce qui va suivre.

ÉLEVAGE ARTIFICIEL D'UNE LARVE

D'après la littérature examinée, rien ne me laisse croire qu'on ait déjà effectué l'élevage artificiel d'une fourmi depuis l'œuf jusqu'à l'état d'imago.

A cette intention, j'ai placé dans une chambre humide les œufs pondus par des ♀♀ fécondes de *Tetramorium caespitum* L. recueillies à Ferrara, et j'ai suivi le développement des larves qui en sont écloses.

TECHNIQUE. On a saisi les œufs avec une aiguille stérilisée et puis on les a répandus sur des lamelles en verre, stérilisées elles aussi, de manière qu'on pouvait les contrôler un à un. Les lamelles ont été placées ensuite dans une boîte en matière plastique, contenant à l'intérieur des bandes de papier buvard imbibées d'eau distillée. D'autres œufs ont été distribués par contre sur des lamelles en verre couvertes d'une pellicule d'agar à 2 % (dans lequel on avait dissous 500 000 U.O. de pénicilline, 3 g de streptomycine et quelques traces de nipasol en 100 cc). D'autres œufs enfin ont été répandus sur des lamelles en plastique.

La culture est résultée très difficile et j'ai constaté une très forte mortalité des larves aux premiers jours (ou heures) de vie, ce qui fait penser que la méthode appliquée n'est pas parfaite.

Toutefois, en un cas l'expérimentation a eu succès, et en quatre autres cas elle est restée inachevée — pour des causes extérieures — quand on avait déjà surmonté les difficultés des premières périodes et les larves avaient atteint des dimensions notables.

On a suivi le procédé que voici : on a placé à côté de chaque larve nouveau-née un œuf alimentaire, de manière qu'un pôle fut à la portée de ses mandibules. On a fourni successivement — et toujours un à la fois — d'autres œufs alimentaires, chaque fois déplaçant les larves pour prévenir les décubitus. On a effectué aussi chaque fois les mensurations.

On sait comment il est difficile de mesurer les formes larvales (WHEELER et WHEELER, 1960). La seule mesure d'une certaine importance et de facile vérification c'est celle du diamètre maximum de l'abdomen au quatrième segment. Par contre, il n'a pas paru facile de mesurer sur la larve la « base line » des Auteurs susdits. A titre simplement indicatif (et sous réserve de solutions plus valables) j'ai

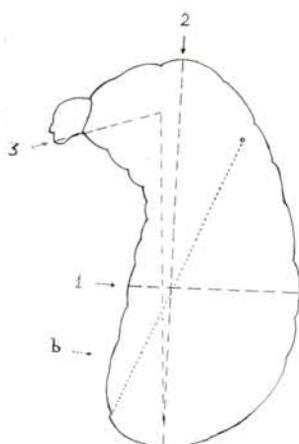


FIG. 1. — Explications : b = « base line » selon WHEELER et WHEELER
 1 = « largeur » de l'abdomen de la larve
 2 = « hauteur » de la larve
 3 = « longueur totale » de la larve

procédé — sur la larve vue de côté (voir *fig. 1*) — aux vérifications suivantes :

- 1) diamètre maximum de l'abdomen au niveau du quatrième segment (largeur de l'abdomen de la larve),
- 2) distance entre l'extrémité caudale et le point le plus relevé du mésotergite (« hauteur de la larve »),
- 3) somme des distances entre l'extrémité caudale et le point central idéal du mésothorax, et en ce point-ci et l'extrémité gnatale (« longueur totale de la larve »).

Il s'agit là de mesures qui peuvent ne pas être parfaites — particulièrement par rapport aux points 2 et 3 — étant donné le manque d'aires sclérifiées; les données obtenues sont pourtant suffisantes pour une première représentation du développement de la larve.

Dans le tableau 1 on représente justement (pour chaque type de mesure) l'accroissement dans le temps de l'unique larve élevée artificiellement. Le graphique présente une ligne clairement ascendante pour la « longueur totale » et la « hauteur » de la larve (pratiquement, allométrie positive) alors qu'à un certain point on remarque presque une dissociation avec la croissance de l'abdomen en largeur.

Par les mêmes données disponibles, on peut composer un autre tableau (2) illustrant — pour chaque mensuration — la croissance de la larve du moment de l'éclosion au stade de eo-pupa (pré-nymphé) en fonction des œufs consommés. On y pourra indiquer aussi les subdivisions des différents « stades » larvaires, suivant les conceptions exposées par WEIR (1959) dans *Myrmica*.

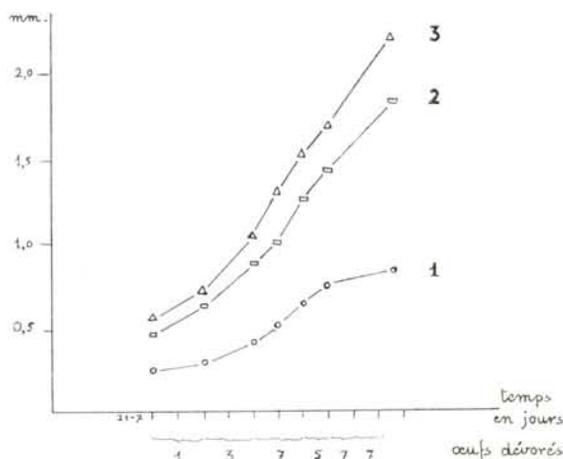


TABLEAU I. — Accroissement dans le temps de l'unique larve élevée artificiellement. Explications comme à fig. 1.

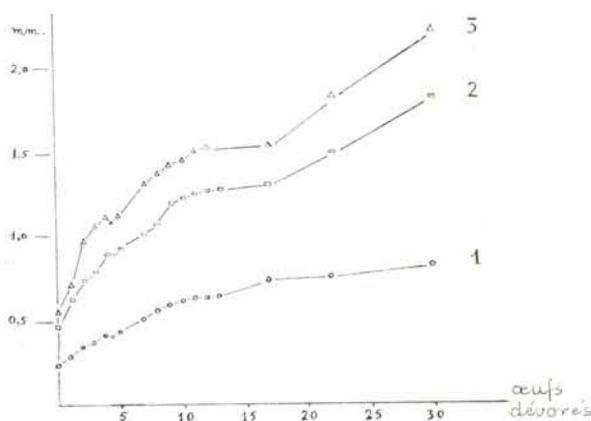


TABLEAU II. — Croissance de la larve du moment de l'éclosion au stade de éo-pupa (prénynphe) en fonction des œufs consommés. Explications comme à fig. 1.

La larve nouveau-née ne présente pas de pilosité hérissée (sauf quelquefois un ou deux petits poils sur le crâne) et les trachées ne sont pas pleines d'air (« stade » IA) : le premier œuf est consommé en deux jours. Puis les trachées s'étendent, car elles se remplissent d'air et sur la tête et sur le dos paraissent de courts poils hérissés (« stade » IB) : la larve consomme trois œufs en deux jours. (A ce point j'ai remarqué une interruption pendant une journée presque de toute activité d'alimentation chez la larve, qui paraissait inerte,

l'abdomen ballonné, dans lequel on remarquait des lents mouvements péristaltiques; les mensurations effectuées portent à croire à une faible diminution des dimensions larvales).

Après la consommation du cinquième œuf, on voit l'apparition des caractéristiques poils à ressort, terminant par deux crochets (« stade » II, préocc.). Enfin (« stade » III) le développement de la pilosité se complète : beaucoup de poils à ressort, de séries bien régulières de longs poils droits (0,16 mm), de nombreux poils courts (0,05 mm) souvent bifurqués, dentelés. Pendant ces périodes se consomment vingt-cinq autres œufs en cinq jours.

Température dans le Laboratoire : de 25° (la nuit) à 27° - 28,3 (l'après-midi).

L'exemplaire étudié se transforma ensuite en puppe (nymphe) quatre jours après, et douze autres jours après en insecte parfait.

La petite fourmi nouvelle-éclosée se nourrit encore avec quatre œufs, atteignant la couleur caractéristique brun de poix du tégument et la sûreté des mouvements.

CONCLUSIONS

L'expérience ci-dessus rapportée apparaît intéressante soit en vue d'autres applications dans l'étude de l'éthologie des insectes sociaux, soit comme preuve qu'une larve de *Tetramorium caespitum* L. en des conditions favorables de milieu et en présence d'œufs alimentaires, est à même de pourvoir toute seule à sa propre alimentation, jusqu'à atteindre l'état adulte (cela, au moins, dans la fondation du nid).

RÉSUMÉ

L'auteur, après avoir relaté au sujet de la présence auprès du couvain du *Tetramorium caespitum* L. d'œufs fertiles et d'œufs de nourriture, rapporte l'heureuse culture artificielle d'une ouvrière de cette espèce, de l'œuf à l'état d'imago. La larve a été nourrie exclusivement d'œufs de nourriture, et en a consommé trente pour arriver à l'état adulte. L'ouvrière nouveau-née, avant d'acquérir la couleur caractéristique brun de poix du tégument et la sûreté des mouvements a dévoré quatre œufs encore.

SUMMARY

The author — after relating his finding out of fertile and feeding eggs in the *Tetramorium caespitum* L. species too — informs he succeeded in breeding artificially a worker of this species from the condition of egg to the one of imago. The larva was fed only on

feeding eggs and it ate 30 before reaching its grown-up state. The newly-opened worker, before getting the characteristic pitch-black colouring of the tegument and a self-confident behaviour, devoured four more eggs

BIBLIOGRAPHIE

- AUTUORI (M.), 1940 : Algumas observações sobre formigas cultivadoras de fungo. *Rev. de Entomologia*, vol. 11, pp. 223-225.
- BAZIRE-BENAZET (M.), 1957 : Sur la formation de l'œuf alimentaire chez *Atta sexdens rubropilosa* For. *C. R. Acad. Sci.*, t. 244, pp. 1277-1280.
- GRANDI (G.), 1950 : Introduzione allo studio dell'Entomologia. *Edizioni Agricole*, Bologna, vol. 2.
- LE MASNE (G.), 1953 : Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. *Ann. Sc. Nat. Zool. Biol.*, II^o, 15, pp. 1-56.
- POLDI (B.), 1961 : Studi sulla fondazione dei nidi nei Formicidi. I^o *Tetramorium caespitum* L. Atti IV Congr. U.I.E.I.S. *Symp. Gen. Biol. It.*, 12, pp. 132-199.
- WHEELER (G. C.), WHEELER (J.), 1960 : The ant larvae of the Subfamily Myrmicinae. *Ann. Entomol. Soc. of Amer.*, 53. I^o. pp. 98-110.
- WEIR (J. S.), 1959 : Egg masses and early larval growth in *Myrmica*. *Ins. Soc.*, VI^o, p. 189.

Interventions de M. LE MASNE.

1^o Il faut souligner le caractère remarquable de la performance de M. POLDI, compte tenu de l'extrême difficulté que l'on a à se substituer aux ouvrières nourrices, en particulier dans le nettoyage de larves après chaque repas.

2^o En ce qui concerne le comportement, avez-vous observé, chez les larves de *Tetramorium* nourries par vous, un rythme alimentaire avec périodes alternantes d'acceptation et de refus de la nourriture (rythme que j'ai mis en évidence par l'élevage sans ouvrière comme par l'observation chez plusieurs genres de Fourmis; rythme que BRIAN a retrouvé chez *Myrmica* et dont il a confirmé l'importance quant à l'inefficacité relative du nourrissage, par suite de leur incapacité à reconnaître les larves réceptives et les larves non réceptives ?). Avez-vous pu, mieux que moi (ou que les ouvrières de Fourmis...) déceler à quelque signe si les larves de *Tetramorium* vont accepter, ou non, l'œuf alimentaire offert ?

Réponses de M. POLDI.

1^o En effet, j'ai eu beaucoup d'échecs : j'ai expérimenté avec des dizaines et dizaines de larves pendant deux été, je crois pourtant que les œufs les premiers pondus dans le cas de la fondation du nid, sont ceux qui ont le plus de chance de se développer régulièrement (sans doute, plus riches en composants nobles). Le problème du nettoyage a eu une solution très simple : les larves dévorent tout l'œuf, même le chorion. Plusieurs fois, dans le cas des larves jeunes, j'ai emporté avec une aiguille très fine, les débris du chorion : je ne peux encore dire si j'ai fait bien ou mal.

2° La larve nouvelle-née tourne la tête et la partie supérieure du corps, les mandibules s'agitent, on voit les mouvements des muscles de la capsule céphallique pendant la déglutition. Je n'ai pas réussi à apercevoir des indices sur des recherches d'alimentation. Ma technique, du reste, était très simple : lorsqu'un œuf était dévoré, il était remplacé immédiatement par un autre. Dans ces conditions, les larves pouvaient s'alimenter à volonté.

**SUR LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES GENRES
DE LA TRIBU DES CREMASTOGASTRINI
DANS LA FAUNE ÉTHIOPIENNE ET MALGACHE
(HYMENOTERA - FORMICOIDEA)**

par J. SOULIÉ

Laboratoire de Biologie animale, Université d'Abidjan

Sept genres (anciens sous-genres élevés au rang générique) de *Cremastogastrini* sont représentés dans la faune éthiopico-malgache. Les divisions biogéographiques adoptées pour cette étude sont les suivantes : sous-région malgache (indivise); sous-région éthiopienne orientale comprenant trois Provinces : Province soudanaise, Province du Nord-Est africain, Province de l'Est et du Sud africain; sous-région éthiopienne occidentale, avec aussi trois Provinces : Province des Savannes guinéennes, Province du Bloc forestier guinéen, Province du Bloc forestier congolais.

Genus Orthocrema : répartition sud-orientale atteignant la zone malgache et ayant commencé son extension à travers le Bloc forestier congolais.

G. Atopogyne : répartition éthiopienne occidentale avec faible extension vers le Sud africain.

G. Acrocclia : répartition éthiopienne proprement dite (y compris la sous-région malgache). La densité la plus grande d'espèces et variétés se trouve cependant dans le Bloc forestier congolais.

G. Sphaerocrema : répartition forestière congolaise avec extension vers le Bloc forestier guinéen, le Nord-Est africain, le Sud et l'Est africain.

G. Oxygyne : répartition malgache et éthiopienne occidentale avec une tache isolée (?) dans l'extrême Sud (région bio-géographique du Cap ?).

G. Nematocrema : répartition limitée aux Blocs forestiers de la sous-région éthiopienne occidentale.

G. Decacrema : répartition sud-orientale, surtout bordure maritime de la Province avec forte extension vers la sous-région malgache et faible irradiation vers la sous-région occidentale.

Dans l'état actuel de nos connaissances, toutes ces données ne peuvent encore être considérées que comme des hypothèses de travail. Si le nombre d'espèces ou variétés récoltées, traduit peut-être la réalité d'une répartition dans des régions très prospectées (Europe, Amérique du Nord), en Afrique, il n'en est pas de même. Il intervient un facteur d'incertitude tenant à la plus ou moins grande fréquence des explorations dans une région donnée, au type de ces explorations, à la compétence des explorateurs en matière de myrmécologie et au soin apporté aux récoltes.

Intervention de M. NOIROT.

Pouvez-vous faire la part des facteurs proprement bio-géographiques (origine des différents genres) et des facteurs écologiques (savane, forêt...)?

Réponse de M. SOULIÉ.

Absolument pas pour l'instant. On ne peut même pas, dans l'état actuel de l'inventaire des espèces de *Crematogastrini* en Afrique, tirer de conclusions, même fragmentaires, de la distribution strictement géographique.

Intervention de M. GASPARD.

Monsieur SOULIÉ, avez-vous donné des coups de sonde et demandé des échantillons de missions ou des musées?

Réponse de M. SOULIÉ.

Seulement pour la Côte d'Ivoire (et encore très fragmentairement). Le travail futur consistera en un inventaire et une étude approfondie de la répartition dans les limites d'une aire restreinte (Côte d'Ivoire).

ÉTHOLOGIE DE QUELQUES ARAIGNÉES SOCIALES L'INTERATTRACTION, LA CONSTRUCTION ET LA CHASSE

par Roger DARCHEN

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, 105, bd Raspail, Paris (6^e)

A Makokou et à Bélinga (Gabon), nous avons eu l'occasion d'observer trois espèces d'araignées manifestant des comportements sociaux évidents. Deux ont été déterminées par DENIS et une par BENOÎT. Toutes les trois sont nouvelles : la première, *Angelena consociata* Denis, a été découverte par CHAUVIN (1963), les autres, *Achaearanea disparata* Denis et *Macrothele darcheni* Benoît par moi-même (1964 et 1965).

Cette conférence présente donc les comportements comparés d'interattraction, de construction et de chasse des trois espèces suivantes :

TABLEAU I

ESPÈCES	GENRES	FAMILLES
Macrothele darcheni Benoît	Macrothele	Barychelidae
Achaearanea disparata Denis	Achaearanea	Therididae
Agelena consociata Denis	Agelena	Agelenidae

*
**

MACROTHELE DARCHENI BENOÎT

Le biotope et le nid.

On découvre le nid de cette araignée assez difficilement dans la forêt secondaire au ras du sol ou dans des cavités de la terre. Les toiles sont accrochées aux feuilles pendantes de plantes hautes de 60 cm, ou bien aux parois de terres des cavités.

Le nid est composé de plusieurs nappes soyeuses horizontales plus ou moins anastomosées sur lesquelles se promènent les araignées qui regagnent la touffe centrale formée par les feuilles à la moindre alerte. Les toiles du *seul* nid que j'ai vu s'étendaient sur un cercle d'environ 1 m de diamètre.

Dans cette position, la température et l'hygrométrie du nid sont presque stationnaires : la première oscille à peine autour de 23° C, la deuxième est presque toujours à son maximum de 90 %.

Le nid n'était habité que par une vingtaine d'individus de tous âges mais subadultes en général.

Pour toutes les raisons précédentes, espèces de Mygales, faible taille du nid, nombre réduit d'animaux, il semblait presque impossible que cette araignée pût manifester un comportement social : on ne signale pas de Mygales sociales, les nids des espèces sociales trouvées jusqu'ici atteignent de très grandes dimensions, le nombre d'individus des araignées sociales est très grand. N'y aurait-il donc pas simplement dans ce cas une réunion d'animaux relativement peu nombreux dans une loge écologique favorable ?

Nous étions malheureusement dans l'impossibilité d'observer longtemps sur place ce nid unique puisque l'obscurité était très grande dans cette forêt touffue et que la saison des pluies battait son plein. Seuls, huit individus purent être attrapés et rapportés au laboratoire.

Études sur l'interattraction.

1) Les premières expériences ont été effectuées dans un cylindre en matière plastique de 30 cm de diamètre et de 60 cm de hauteur. A l'intérieur, une branche d'arbrisseau, flanquée de 8 branchettes à différents niveaux, trempait dans un bocal rempli d'eau. L'ensemble était recouvert d'une plaque de verre. On arrosait journallement les feuilles de la plante.

Comme dans les conditions naturelles, les araignées tissèrent des toiles horizontales reliées entre elles par des fils obliques et verticaux. Aucune niche de refuge n'a été formée. Les 8 araignées se tenaient généralement 2 par 2 en contact par les pattes antérieures. Chaque couple était à peu près à 3 cm l'un de l'autre. Tous se retrouvaient près des branchettes supérieures.

Les araignées sont peu actives et ne se déplacent que le soir pour restaurer leur toile ou pour chasser sauf au moment des expériences décrites dans le paragraphe suivant.

2) Les 8 individus précédents furent déposés ensuite dans un cristalliseur de verre de 50 cm de diamètre et de 20 cm de haut recouvert par une plaque de verre. L'ensemble fut logé dans une grande caisse en carton profonde et sous couvercle.

Les araignées ne tissèrent alors qu'une seule nappe soyeuse concave et circulaire. Les animaux pouvaient donc circuler à volonté au-dessus de la toile et tout autour sous la toile près de la paroi verticale de verre. Les araignées séjournèrent généralement sous la toile dans le tunnel circulaire.

Dès le début de leur installation dans le récipient, les araignées se retrouvèrent souvent l'une près de l'autre pattes contre pattes.

J'ai placé alors un petit « toit » de carton de 15 cm de long, de 2 cm de large et de 2 cm de haut ouvert aux deux extrémités le long de la paroi verticale. Dans les heures qui suivirent cette opération, 3 se tinrent sous le toit, 2 dessus et 3 ailleurs. Quelques jours plus tard, 4 habitaient continuellement à l'intérieur, 2 à l'extérieur et 2 se réunissaient dans un endroit fixe du tunnel décrit plus haut. Les araignées étaient les unes contre les autres.

Je n'ai observé ni bataille, ni lutte entre les individus, ni araignées mutilées.

La construction du nid. La chasse. Le transport des proies. La prise de nourriture.

Dans nos expériences, la toile est construite par tous les individus. Elle forme d'ailleurs un nid d'une structure « simple » comparée à celle que j'ai appelée « composée » ou « en tapisserie » parce que dans l'ensemble de l'édifice un motif du nid typique est reproduit en plusieurs exemplaires. Je n'ai jamais mis en évidence une niche-refuge (retraite des spécialistes).

Après plusieurs jours d'efforts infructueux, j'ai trouvé le moyen infaillible de rendre la proie prisonnière d'une araignée quelques secondes après son introduction dans le cristalliseur. Il suffit en effet de glisser l'insecte vivant qui sert de victime sous le tunnel près de la paroi verticale à n'importe quelle place. Dès les premiers mouvements de la toile, 2 ou 3 araignées, généralement les plus proches, se dirigent vers l'épicentre des vibrations. La plus hardie, peut-être la plus affamée..., saisit la proie en esquissant auparavant quelques mouvements de fuite, puis s'en retourne d'où elle est venue pour la dévorer. Quelquefois, un individu traverse totalement le cristalliseur sur la toile pour aller extraire la proie du tunnel même si 2 ou 3 consœurs hésitantes se tiennent à côté prêtes à la saisir.

*
**

ACHAEARANEA DISPARATA DENIS

Le biotope et le nid.

On trouve de nombreux nids d'*Achaearanea disparata* le long d'une piste tracée dans la forêt primaire sur la crête sud (route de Massa) de la montagne de Bélinga.

Cette araignée semble préférer les espaces assez dégagés mais suffisamment ombragés pendant une partie de la journée. Ils sont tous accrochés aux feuilles et aux branches des arbres et des arbustes. Tissés dès le sol, les nids peuvent s'élever facilement jusqu'à une hauteur de 5 m. Leur largeur peut avoir la même dimension.

Le nid est composé de plusieurs dizaines d'éléments primaires reliés entre eux par des fils obliques, verticaux et horizontaux. Chaque élément a généralement la structure particulière suivante : 1) une toile soyeuse horizontale, légèrement convexe, tendue par les fils précédents et atteignant parfois 30 cm : elle sert de piège à insectes ou de filet pour recueillir les proies brusquement arrêtées par les fils qui la maintiennent en position; 2) une niche ou retraite, au-dessus à 30 cm du milieu de la toile, réunit avec les cocons et les proies prisonnières tous les individus d'une même colonie, jeunes et adultes. Cette niche n'est autre qu'une feuille roulée et pendante verticalement. Elle est fixée par quelques fils s'éloignant dans toutes les directions. Ces feuilles, tombées des arbres en surplomb, sont utilisées sur place par les araignées au moyen de quelques déplacements ou transportées à un endroit plus favorable. Ces feuilles sont sèches et recroquevillées à l'origine de leur utilisation ou bien vertes et façonnées par les arachnides avant leur dessiccation. Vers le haut, de nombreux fils relient les lèvres de la feuille tordue. L'habitacle est ainsi parfaitement protégé des intrus, des vents et des pluies violentes.

L'interattraction.

1) Dans le biotope naturel, au toucher d'une niche, plusieurs dizaines d'araignées quelquefois descendent sur la nappe soyeuse. Elles rejoignent leur feuille après une période d'accalmie. Parmi tous ces individus, on distingue des mâles, des femelles et de nombreuses larves. A l'intérieur de la niche, en plus de la proie, 7 à 8 cocons marrons peuvent être attachés aux soies qui tapissent la feuille. Chacun peut contenir 30 œufs ou 20 larves. C'est dire qu'au moment des éclosions, les niches doivent être bourrées d'araignées.

Lorsqu'on secoue, sur une nappe soyeuse, au-dessous de trois petites feuilles, contenant un nombre connu d'individus, deux ou trois dizaines d'araignées extraites d'éléments lointains différents, on assiste à un regroupement au hasard des animaux sous ces 3 abris. Nous n'avons pas suivi l'évolution de ces nouvelles colonies durant les jours suivants.

2) Secouées dans un cristalliseur (50 cm de diamètre et 20 cm de haut), plusieurs dizaines d'araignées d'éléments de nids différents tissent une toile commune surplombant de nombreux fils en tous sens près du couvercle de verre. Elles ne se menacent ni ne se combattent. Elles tendent à se répartir dans un même secteur et sur une épaisseur de 6 à 7 cm. Elles ne se touchent que très rarement.

3) Déposées dans un espace libre sur la paillasse d'un laboratoire, même en présence de soies ou de feuilles recroquevillées, ces araignées se dispersent en différents points du plafond.

La construction et la reconstruction d'un élément de nid.

En plein air, la reconstruction des nids par les araignées est très rapide pendant les périodes d'activité qui se situent le soir et la nuit : tous les individus travaillent à cette fin.

Nous avons remarqué ensuite que la feuille-niche a une position déterminée par rapport à la toile sous-jacente. Elle doit avant tout former une sorte de toit. Généralement, ces feuilles sont fixées verticalement par les araignées. Or puisque ces dernières tombent au hasard sur le nid, les araignées doivent les adapter à leurs besoins. Il leur faut donc couper des fils, en tirer et en tisser de nouveaux.

Dans ces conditions, il est aisé d'expérimenter avec les éléments des nids et en particulier avec leur niche. Il suffit de déplacer une feuille habitée, de la fixer horizontalement, à l'envers pour voir des araignées s'évertuer à couper les fils qui maintiennent la feuille en position anormale, à coller des fils de traction pour la tirer... Quelle est l'ampleur de la collaboration ? Il est assez difficile de la déterminer encore car les observations et les expériences sont trop peu nombreuses en ce domaine. Elle apparaîtra davantage dans le chapitre suivant.

La chasse. Le transport des proies. La prise de nourriture.

1) Lorsqu'une grosse proie vivante (papillon, sauterelle...) est déposée dans le cristalliseur qui contient des araignées de tous âges, une quinzaine d'individus se précipitent sur l'insecte qui essaye de se dégager de la toile. Certaines saisissent les ailes, d'autres les pattes. Ces araignées sont moins hardies qu'*Agelena consociata*. Aux vibrations, elles se sauvent et attendent un ralentissement de l'activité de la future victime pour s'approcher subrepticement et la saisir : certaines s'agrippent aux ailes, d'autres aux pattes. Quelques-unes se tiennent cramponnées aux fils de soie près de l'insecte captif et semblent les immobiliser pour éviter les déchirures ou les mouvements trop amples de la toile. Une fois l'insecte mort, les araignées de tous âges le dévorent sur place. Ce dernier comportement est anormal comme nous allons le voir immédiatement.

2) Dans leur nid d'origine, les araignées font précéder le comportement de nourrissage par celui du transport de la victime. Jetons en effet sur une nappe de soie d'un élément de nid une grosse proie. Immédiatement 10 araignées se précipitent sur elle et l'immobilisent. Elles la transportent ensuite vers la niche.

Si une seule araignée est capable d'agir seule, les autres se retirent. Elle fixe alors sur le corps de la proie un fil de traction et la monte en direction de la niche par le chemin le plus court. Elle arrive ainsi à tirer des insectes qui représentent plusieurs fois son poids. Elle essaye de trainer sa victime derrière elle en escaladant les fils. Elle se retourne quelquefois pour l'amener vers elle au moyen de ses pattes antérieures. Cependant, à un moment ou à un autre, la proie est toujours immobilisée par de nombreux fils. L'araignée attache alors son fil de traction à l'endroit où elle se trouve, s'en sépare et descend vers les fils qui enserrant l'insecte pour les couper... Elle recommence alors son manège autant de fois qu'il est nécessaire pour le fixer un peu au-dessus de l'extrémité inférieure de la niche.

Assez souvent la proie est trop grosse et plusieurs araignées sont obligées de conjuguer leurs efforts pour transporter la proie. Chacune d'entre elles peut utiliser les techniques précédentes si bien que l'on peut en voir 2 ou 3 à qui mieux mieux en train de halier l'insecte prisonnier, fixer leur fil de traction, descendre pour couper ceux qui, tendus par les déplacements, se trouvent autour de l'animal, attacher un nouveau fil, remonter en tissant... Mais, phénomène encore plus extraordinaire, certaines arrivent à se spécialiser dans la traction et d'autres dans le sectionnement. Il y a quelquefois une douzaine d'araignées au travail !



AGELENA CONSOCIATA DENIS

Quelques aspects de la biologie et de l'éthologie de cette araignée ont déjà été présentés dans un mémoire important paru dans *Biologica gabonica*. Après une description sommaire du biotope et du nid de cette araignée, nous nous contenterons donc de rapporter les principaux résultats des expériences concernant les problèmes qui nous intéressent.

Le biotope et le nid.

Le nid d'*Agelena consociata* se trouve généralement dans des lieux ombragés et humides de la forêt secondaire ou bien le long des sentiers assez peu ensoleillés de la forêt primaire.

Le nid mesure quelquefois 5 à 10 m de large et autant de haut. Il est composé de trois parties que nous appelons provisoirement la nappe de soie, les fils verticaux ou obliques et la niche (retraite). La nappe de soie très dense, s'étale généralement sur les sommets des herbes ou des arbrisseaux à une hauteur d'environ 50 cm. Elle est tissée aux périodes d'activité, à l'aube surtout, par tous les individus, larves et adultes des colonies. Il n'y a qu'une seule toile pour plusieurs colonies qui habitent « séparément » dans des niches-refuges plus ou moins éloignées les unes des autres. Chaque colonie contient des larves de tous âges, plusieurs mâles et plusieurs femelles (PAIN). Il y a malgré tout des échanges de sujets entre les diverses colonies. A cause de tous ces faits, on pourrait appeler « callie » chaque communauté. Enfin de nombreux fils relie la nappe aux arbres et aux arbustes environnants. Ils ne servent certainement pas de soutien à la toile horizontale mais plutôt de piège à insectes qui s'y empêtrent et tombent ensuite sur les fils de soie horizontaux pour y être dévorés.

L'interattraction.

Déposées dans une grande boîte, 45 araignées de tous âges se regroupent d'abord en 3 nodules d'environ 15 individus. Après 24 heures, elles sont toutes réunies dans le même trièdre supérieur de l'habitable. Des larves de tous les stades se regroupent de la même manière. Enfin, même 2 araignées manifestent la même tendance au regroupement dans un cristalliseur.

Des morceaux de toile de soie et les cocons favorisent l'expression de l'interattraction.

Une araignée, lâchée dans un cristalliseur, se réfugie dans ou contre un petit tube de verre transparent séjournant à l'intérieur du récipient où elle se trouve. Malgré tout, lorsque plusieurs individus, vivant dans le même habitacle, ont à leur disposition plusieurs tubes semblables, ils se retrouvent tous dedans ou derrière l'un d'entre eux.

La construction et la reconstruction du nid.

Tous les individus, adultes ou larves, femelles ou mâles, travaillent à la construction du nid. Ils ne tolèrent pas de solution de continuité à l'intérieur de la nappe soyeuse horizontale : ils réparent donc tous les orifices expérimentaux qu'ils y rencontrent au moment des périodes d'activité de construction.

Les araignées semblent travailler indépendamment les unes des autres tout en sachant utiliser le travail de leurs compagnes.

La chasse. Le transport des proies. La prise de nourriture.

PAIN d'abord et moi-même ensuite, avons décrit le comportement de chasse et de prise de nourriture d'*Agelena consociata*.

Sachons seulement ici que ces comportements sont essentiellement sociaux. Évidemment, lorsque la proie est petite et qu'une seule araignée peut l'immobiliser et la tuer, ses compagnes se tiennent à quelques centimètres prêtes à lui venir en aide. Mais, lorsque la proie est grosse, un grand nombre d'araignées, celles qui se tiennent aux aguets sur plusieurs centimètres autour des niches, se dirigent vers l'épicentre des vibrations pour s'atteler à la tâche de réduire à néant les efforts de la proie pour fuir la toile. Les unes se saisissent des antennes, les autres des pattes, tandis que certaines se ruent vers le dos de la proie pour la piquer. Notons que l'araignée qui saisit une patte par exemple ne tente pas de l'abandonner pour aller piquer la victime : elle y reste attachée aussi longtemps que l'animal remue.

Une fois la proie immobilisée, l'une ou l'autre des araignées tente de la déplacer en direction de la niche. En général, elle n'y arrive pas et aucune compagne ne vient à son aide. On assiste alors à la curée : des dizaines d'individus viennent ensemble chercher leur part de repas et se regroupent sur la victime.

*
**

DISCUSSION

Le tableau II ci-joint résume l'exposé précédent. On y découvre immédiatement que le signe +, ou interattraction positive, recouvre des phénomènes assez différents chez chacune des 3 espèces étudiées.

TABLEAU II

ESPÈCES	INTER-ATTRAC-TION	NID	CONS-TRUCTION	CHASSE	TRANSPORT	PRISE DE NOURRITURE
<i>Macrothele Darcheni</i>	+	simple	collective	individuelle	individuel	individuelle
<i>Achaearanea Disparata</i>	+	composé	collective	collective	individuel (petites proies) collectif (grosses proies)	collective
<i>Agelena Consociata</i>	+	simple	collective	collective	individuel mais pas obligatoire	

Chez la *Mygale*, les animaux se réunissent dans une zone restreinte de l'habitable commun. Les contacts entre individus immobilisés sont fréquents. Lors d'une fuite commune, ils se réunissent dans un lieu commun qui favorise au maximum le thigmotropisme.

Chez *Achaearanea disparata*, l'interattraction est plus complexe : si l'on peut facilement réunir des individus de différents nids dans un cristalliseur sans entraîner de luttes fratricides, les araignées ne recherchent pas les contacts entre elles mais se contentent de séjourner à quelques centimètres les unes des autres dans un même secteur. Lâchées dans un même lieu, elles se dispersent. Notons toutefois qu'en pleine nature, elles se réunissent dans une même feuille recroquevillée au-dessus de la toile où elles ont été déposées.

Chez *Agelena consociata*, les individus de tous âges et de nids différents tendent toujours à se retrouver dans un même abri quelque soit le lieu où ils sont placés. Ils recherchent les contacts les plus nombreux avec les différentes parties du refuge et les contacts corporels avec leurs voisins.

Dans chacune de ces 3 espèces, les individus ne se battent pas, les menaces sont rares.

Si la pulsion d'interattraction semble plus forte chez *Agelena consociata* que chez *Achaearanea disparata*, en revanche la dernière espèce manifeste une collaboration des individus beaucoup plus étroite que la première : si les araignées des deux espèces savent chasser en équipe, seules celles d'*Achaearanea disparata* coordonnent leurs efforts pour déplacer leurs proies vers leur niche sur une distance qui peut dépasser 30 cm.

Nous avons donc affaire, sans aucun doute, à 3 types de société. Si les conditions écologiques favorables ne peuvent rendre compte du regroupement des Mygales, reconnaissons toutefois que les manifestations sociales des individus de cette espèce sont assez réduites, la construction et l'interattraction. En revanche les deux autres espèces constituent des sociétés complexes assez différentes. Lorsque les araignées d'*Achaearanea disparata* se réunissent de nouveau dans leur feuille-niche après un départ précipité, on a l'impression qu'elles recherchent plus leur refuge (*homing*) que la présence de leurs compagnes. Les individus d'*Agelena consociata* au contraire tendent toujours à se retrouver dans le lieu le plus favorable possible.

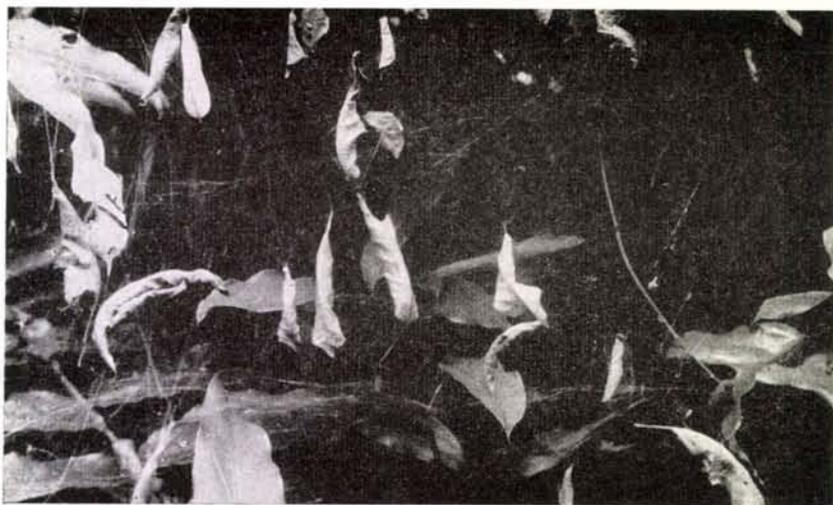


PHOTO 1. — Élément d'un nid d'*Achaearanea disparata* Denis.

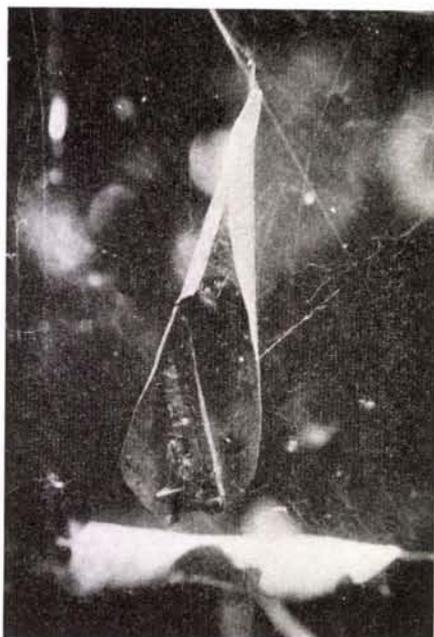


PHOTO 2. — Niche d'un élément d'un nid d'*Achaearanea disparata* Denis.

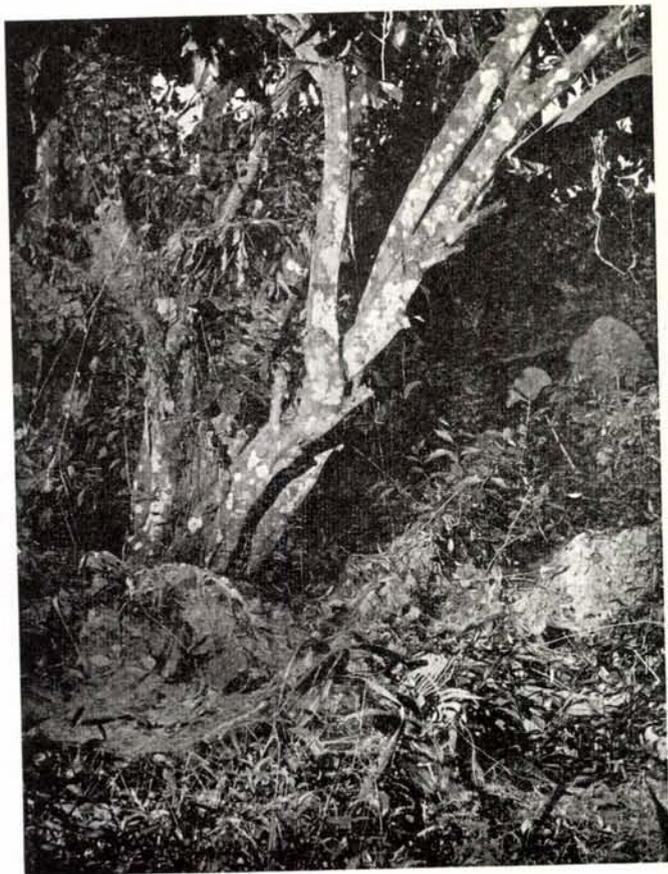


PHOTO 3. — Nid d'*Agelena consociata* Denis. (Photo A. R. Devez.)



PHOTO 4. — Les individus d'une colonie d'*Agelena consociata* Denis chassent ensemble. (Photo A. R. Devez.)

RÉSUMÉ

Nous présentons le début d'une étude comparative de l'interattraction, des comportements de construction, de chasse et de prise de nourriture de 3 espèces nouvelles d'araignées, *Macrothele darcheni*, *Achaearana disparata* et *Agelena consociata*. Elles manifestent toutes des comportements sociaux indubitables plus ou moins intégrés, plus ou moins différents. Toutes ces espèces construisent un nid en commun et sont attirées l'une par l'autre. En revanche, seules les deux dernières chassent et mangent ensemble. Enfin, seule, *Achaearana disparata* transporte sa proie en équipe.

Nous montrons que le mot « interattraction », utilisé bien souvent dans ce mémoire, cache des réalités très différentes chez les diverses espèces.

SUMMARY

This work presents the first results of a comparative study of the interattraction, the building behaviour, the hunting, the feeding of 3 new social spiders, *Macrothele darcheni*, *Achaearana disparata* and *Agelena consociata*.

All they show more or less integrated social behaviors: all they build a common nest and are attracted by one another. However the two last ones hunt and eat together; the members of a colony of *Achaearana disparata* collaborate conveying the same preys.

At last we have pointed out the word « interattraction », often used in that paper, hides very different phenomena in those 3 new species.

BIBLIOGRAPHIE

- CHAUVIN (R.), DENIS (J.), 1965: Une Araignée sociale du Gabon. *Biologia gabonica*, I, 2, pp. 93-99.
 DARCHEN (R.), 1965: Ethologie d'une Araignée sociale, *Agelena consociata* Denis. *Biologia gabonica*, I, 2, pp. 117-146.
 PAIN (J.), 1964: Premières observations sur une espèce nouvelle d'araignées sociales. *Biologia gabonica*, I, 1, pp. 47-58.

Intervention de M. LE MASNE.

Avez-vous, lors des repas collectifs des Araignées sociales, observé des signes de différences dans le comportement des individus, selon la taille par exemple ?

Réponse de M. l'Abbé DARCHEN.

Non. Les individus de tous les âges viennent simultanément se nourrir de la proie sans combats, sans menaces.

Intervention de M. GERVET.

Dans les actes qualifiés de collectifs, y a-t-il vraiment coordination ou simplement juxtaposition d'animaux indifférents (repas collectif, construction collective...).

Réponse de M. l'Abbé DARCHEN.

Il y a obligatoirement une interaction des individus les uns sur les autres, du fait de leur vie en commun. Enfin, le comportement de chasse et surtout de transport des proies démontrent sans aucun doute la coordination sociale.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE D'AGELENA CONSOCIATA

Bernard KRAFFT

Laboratoire de Psychophysologie, Strasbourg.

Les *Agelena consociata*, araignées Agélénides du Gabon découvertes par CHAUVIN et décrites par CHAUVIN et DENIS, vivent en groupe dans des nids très étendus et complexes, formés d'une niche tissée entre les feuilles des arbustes ou des buissons, de nappes horizontales et de fils verticaux.

L'élevage de ces arachnides en laboratoire s'effectue sur une table de 150 cm de côté, bordée d'une rigole remplie d'eau, de 5 cm de profondeur et de 10 cm de largeur. Cette barrière empêche la fuite des araignées. L'ensemble est placé dans une pièce sans fenêtres de la cave du laboratoire. Pour respecter les variations journalières de température et d'humidité du Gabon, la pièce est climatisée à l'aide d'un radiateur électrique et d'un humidificateur pulvérisant de l'eau distillée à certaines heures de la journée. Les enregistrements de température et d'humidité effectués dans ce local correspondent au climatogramme du Gabon de la petite saison des pluies.

Sur la table d'élevage sont placées des jardinières en terre cuite contenant des plantes touffues résistant à la température élevée de 25° C. Dans chaque pot est piquée une branche verticale de 1 m de hauteur permettant la fixation des fils verticaux. L'éclairage au-dessus du nid est assuré par un tube néon et deux ampoules de 60 W.

Dans ces conditions, les *Agelena consociata* lâchées sur les plantes, tissent des logettes de soie entre les feuilles, aboutissant rapidement à la formation d'une niche complexe. C'est une boule de soie volumineuse, constituée d'un enchevêtrement de galeries et renfermant une ou plusieurs chambres contenant la plupart des cocons tissés par les femelles de la colonie. Si les araignées sont nombreuses, elles construisent rapidement une niche sur chaque plante verte.

Leur véritable terrain de chasse est représenté par les nappes horizontales s'étendant autour des niches et les reliant les unes aux autres. Cette disposition se retrouve dans la nature.

De la niche et des nappes partent des fils suspendus aux supports verticaux plantés dans les pots de terre. Ces fils verticaux très denses constituent le véritable piège de la toile. Ils arrêtent les insectes dans leur vol et les font tomber sur la nappe horizontale.

Pendant la période de grande activité, vers 20 heures, certaines araignées se tiennent à l'affût à l'entrée des galeries de la niche ou

à sa proximité sur la nappe horizontale, alors que d'autres se promènent ou grimpent aux fils verticaux. Ces dernières tissent de nouveaux fils pour réparer ou agrandir le piège. Chaque jour, la nappe horizontale comporte une couche supplémentaire très mince de soie. Comme l'a montré DARCHEN, le choc d'une proie tombant sur la toile, met les araignées en état d'alerte. Elles s'immobilisent. Les vibrations émises par l'insecte se débattant sur la toile les renseignent sur la direction à suivre pour l'attaquer. Les araignées se précipitent alors sur la proie en marquant de temps à autre un arrêt pour s'orienter. Si la proie reste immobile, elles en font autant. Il faut cependant remarquer que lors de cette phase précédant l'attaque proprement dite, il arrive que certaines araignées commettent des erreurs. Si une *Agelena consociata* se précipitant vers la proie, rencontre une tête de grillon desséchée ou un thorax de mouche, elle peut réagir vis-à-vis de ces débris comme à l'égard d'une proie vivante. C'est-à-dire qu'elle les mord en adoptant la posture caractéristique d'attaque, une ou deux pattes de la première ou de la deuxième paire dressées. Mais ces erreurs sont de courte durée; l'araignée lâche prise, et alertée par les vibrations de la proie vivante, se précipite sur elle. Il arrive que deux araignées se poursuivent, la seconde croyant courir après une proie.

L'attaque proprement dite s'effectue en groupes de 2 à 25 individus. Plusieurs araignées maintiennent la proie par ses appendices, d'autres la mordent n'importe où. Les petites proies sont généralement attaquées par un seul individu de la colonie. La fuite de la proie déclenche une poursuite acharnée de la part des araignées, mais si l'insecte en se débattant, se dirige vers les araignées, celles-ci s'enfuient et ne reprennent l'attaque que si la proie ne se déplace plus ou si elle s'éloigne.

L'insecte est maintenu assez longtemps, puis s'il n'est pas trop volumineux, il est entraîné dans une galerie de la niche.

Nous avons vu que le nid comporte plusieurs niches. Soit une toile horizontale reliant les niches A et B. Les vibrations d'une mouche, jetée au milieu de la nappe entre les deux niches, font accourir des araignées A et B qui participent toutes à l'attaque. Mordant la proie aux pattes, à l'abdomen et au thorax, les *Agelena consociata* la maintiennent pendant trois ou quatre minutes, temps nécessaire au venin pour paralyser l'insecte. Puis une araignée se place à cheval sur la mouche et écarte les autres de ses pattes. Habituellement, ces araignées lâchent prise sans protester, mais il arrive que deux d'entre elles désirent emporter la même proie. Si elles appartiennent à deux niches différentes, chacune tire l'insecte de son côté. Finalement l'une d'elles cède. Il n'y a jamais de combat. L'araignée qui reste en possession de la mouche, la tient fermement dans ses chélicères et l'emporte dans sa niche. Après la chasse toutes les araignées retour-

ment dans leur niche d'origine. Mais quelquefois, une *Agelena consociata* A poursuit l'araignée B emportant la mouche vers sa niche; dans certains cas, B abandonne sa proie et A s'en saisit, même à l'entrée de la niche B, pour l'emporter vers la niche A, ou généralement elle revient bredouille. Des expériences sont en cours pour préciser par quel phénomène certaines araignées peuvent se permettre de subtiliser la proie à leurs congénères.

La proie, traînée à l'intérieur des galeries, est mangée en commun et les jeunes participent au repas.

Ce comportement de chasse et cette compétition entre les niches en particulier, chaque araignée entraînant toujours la proie vers sa niche d'origine, fait penser à un ensemble de colonies distinctes habitant chacune une niche. Or le marquage des *Agelena consociata* nous a révélé qu'il y a de continuels échanges entre les différentes niches. D'autre part, si on jette une poignée d'araignées sur le nid, elles se précipitent dans la première niche trouvée quelle que soit leur origine.

Les vieux nids d'*Agelena consociata* ne sont pas très propres, cependant il est fréquent de voir des araignées sortir de la niche en transportant un cadavre d'insecte pour le rejeter hors du nid et souvent dans la rigole limitant leur territoire. Il y a donc un nettoyage du nid.

Les femelles de la colonie tissent leurs cocons en commun dans des chambres situées dans les niches. Ces cocons sont suspendus par des fils d'attache aux parois de la galerie et peuvent constituer des ensembles de 10 à 30 pontes. Il est cependant possible d'en trouver un ou deux accrochés dans les galeries périphériques de la niche. Si un cocon est prélevé dans une de ces chambres et placé sur le fond d'une galerie, on le retrouve le lendemain, raccroché, alors que les cocons placés sur la nappe horizontale n'intéressent pas les araignées. Il semble que seuls les cocons contenant encore des œufs ou des jeunes soient ainsi soignés.

Ces araignées chassent, mangent et vivent en commun. Or les échanges de nourriture sont fréquents chez les insectes sociaux. Nous nous sommes donc demandé s'il n'existait pas un phénomène voisin de la trophallaxie chez *Agelena consociata*. Après la capture en commun d'une proie, les araignées la dévorent en groupe. Leur digestion, partiellement externe, se fait par injection de sucs digestifs dans la victime, suivie d'une réabsorption. Cette façon de faire pourrait constituer une possibilité d'échanges par mélange de sucs digestifs.

L'expérience suivante démontre la possibilité de tels échanges. Des *Agelena consociata* (A) ayant mangé au préalable des grillons radioactifs, sont introduites dans des boîtes contenant des araignées (B) non radioactives. Si on nourrit ces groupes ainsi formés avec des grillons de taille moyenne non radioactifs, on constate, après la prise de nourriture, que les araignées (B) sont devenues fortement radioactives et renferment en moyenne 7 % de la radioactivité des arai-

gnées marquées. La répétition de cette expérience sans nourrir les araignées lorsqu'elles sont réunies, nous permet de mesurer la radioactivité transmise aux araignées (B) par contamination sous l'effet du contact. Cette série nous donne les araignées (B) témoins.

En moyenne, les araignées (B) ayant pris un repas en commun avec les araignées (A), sont devenues 50 à 120 fois plus radioactives que les araignées (B) témoins.

Cette forte radioactivité implique un échange de substance radioactive pendant la prise de nourriture, qui ne pourrait se faire sans ce mode particulier d'alimentation.

Dans la suite de nos travaux nous essayerons d'approfondir l'étude de la biologie et du comportement social de ces araignées sociales.

RÉSUMÉ

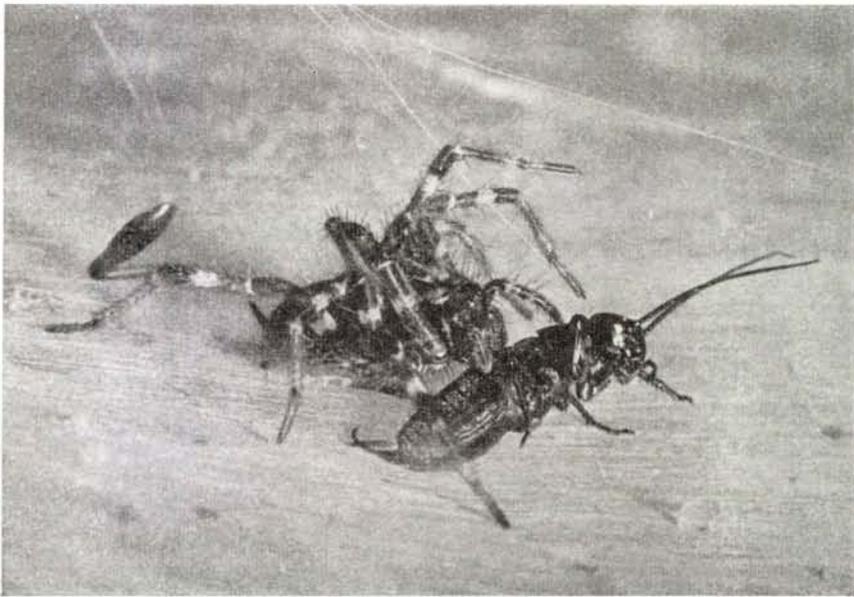
L'élevage en laboratoire d'*Agelena consociata* est possible en lâchant les araignées sur des plantes vertes posées sur des tables entourées de rigoles. En recréant les conditions climatiques correspondant à la petite saison des pluies du Gabon, ces arachnides tissent des nids identiques à ceux trouvés dans la nature et décrits par PAIN et DARCHEN, et se reproduisent normalement. Le comportement de chasse d'*Agelena consociata* présente quelques particularités. Certaines araignées s'emparent des proies au détriment de leurs congénères sans pour autant susciter de combat. Le mode de nutrition de ces arachnides constitue une possibilité d'échange de substances entre les différents individus de la colonie.

BIBLIOGRAPHIE

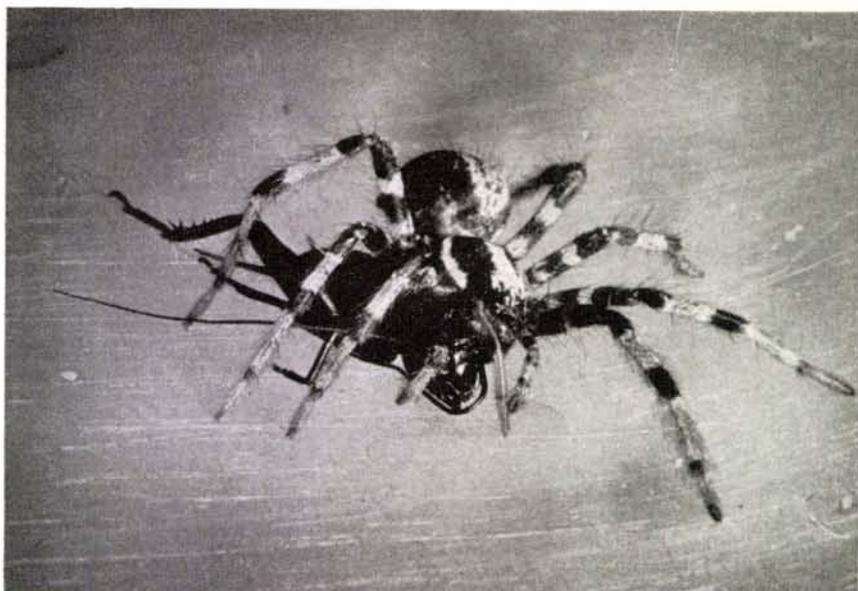
- CHUVIN (R.) et DENIS (J.): Une araignée sociale du Gabon. *Biologica Gabonica*, I, 2, 93-99, 1965.
- DARCHEN (R.): Ethologie d'une Araignée sociale *Agelena consociata* Denis. *Biologica Gabonica*, I, 2, 117-146, 1965.
- KRAFFT (B.): Sur une possibilité d'échanges de substance entre les individus chez l'Araignée sociale *Agelena consociata* Denis. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 260, 5376-5378, 1965.
- PAIN (J.): Premières observations sur une espèce nouvelle d'Araignées sociales, *Agelena consociata* Denis. *Biologica Gabonica*, I, 1, 47-58, 1964.



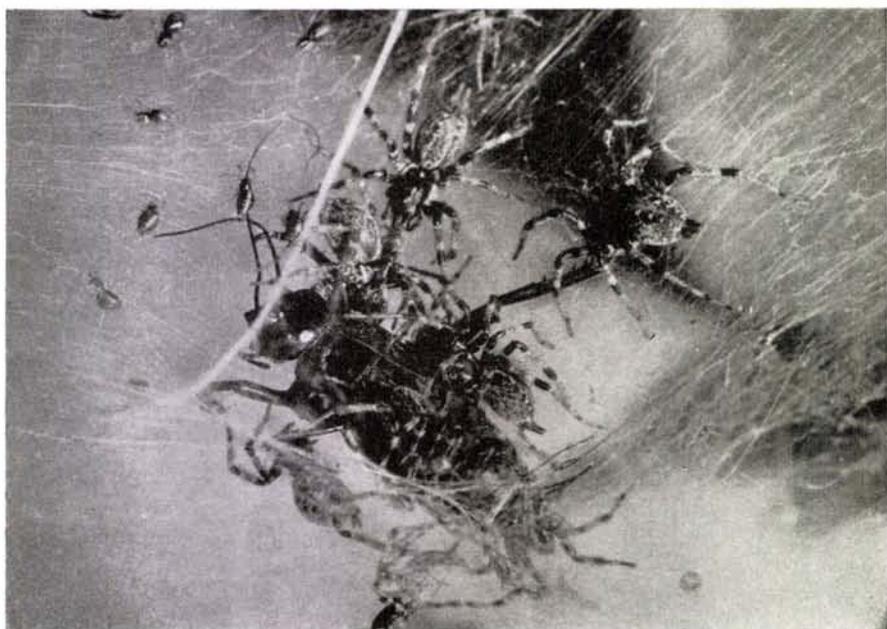
1. — Le nid d'*Agelena consociata*; niches, nappes horizontales et fils verticaux.



2. — Araignée femelle attaquant un grillon; la première paire de pattes est dressée.



3. — Transport de proie.



4.— Les jeunes *Agelena consociata* viennent participer au repas.

Intervention de M. LECOMTE.

Je pense qu'il existe une différence importante entre les intéressants phénomènes que vous venez de décrire et les échanges observés chez les *Bombus* et à fortiori les abeilles.

En effet, de vos expériences, il ressort que ce n'est pas de la nourriture qui passe d'un individu à l'autre, mais du suc digestif et peut-être d'autres substances. Même chez les Bourdons, il s'agit d'absorption de nourriture ayant transité par un individu et il est peut-être plus légitime de parler alors de trophallaxie bien que le rôle du phénomène que vous observez soit peut-être le même que celui joué par un échange de nourriture.

Réponse de M. KRAFFT.

Quand je parle d'échanges ayant peut-être un rôle actif, je pense à une substance ayant caractère d'hormone social.

**COMPLÉMENTS A L'ÉTUDE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE
DE LA TRANSMISSION SYNAPTIQUE
AU NIVEAU DU SIXIÈME GANGLION ABDOMINAL
D'UNE BLATTE *PERIPLANETA AMERICANA* L.**

par Yves PICHON et Jacques BOISTEL

(Laboratoire de Physiologie animale, Faculté des Sciences de Rennes)

Le 6^e ganglion abdominal de la blatte est un matériel de choix pour l'étude de la transmission synaptique chez les insectes. PUMPHREY et RAWDON-SMITH (1937), puis ROEDER (1948) ont étudié certaines des caractéristiques des réponses des fibres géantes à une stimulation des nerfs cercaux, les électrodes étant placées sous les connectifs abdominaux. Plus récemment, et par une technique analogue, BERNARD, GAHÉRY et BOISTEL (1964) ont pu montrer qu'un abaissement brusque de la température du ganglion provoque une baisse des seuils d'excitabilité suivie de la mise en activité d'un grand nombre de fibres; une augmentation lente de la température entraîne au contraire une diminution de l'activité spontanée. GAHÉRY et BOISTEL (1964) ont d'autre part précisé l'action, au niveau de ce même ganglion, de substances pharmacologiques.

YAMASAKI et NARAHASHI (1960) ont étudié les mécanismes fins de la transmission synaptique au niveau de ce ganglion. Tout récemment, l'insertion de microélectrodes dans le ganglion a permis l'analyse précise de certaines caractéristiques de la transmission et, en particulier, la localisation de plusieurs zones synaptiques (CALLEC et BOISTEL, 1964, 1965).

Enfin, nous avons pu montrer que des concentrations élevées en potassium, ainsi que la polarisation électrique, modifient profondément l'activité de ce ganglion enregistrée au niveau des connectifs soit par électrodes externes, soit encore par microélectrodes insérées dans les fibres géantes (PICHON et BOISTEL, 1965).

L'enregistrement de l'activité ganglionnaire par électrodes externes ne permet ni une analyse à l'échelon unitaire de la réponse synaptique, ni une évaluation précise des seuils. Par contre, grâce à la technique des microélectrodes, il est possible d'enregistrer l'activité de l'une des fibres géantes qui font relai au niveau du 6^e ganglion abdominal et de déterminer plus finement les variations des seuils synaptiques. Nos résultats obtenus principalement par cette technique concernent tout d'abord l'étude de la réponse synaptique à une stimulation électrique des nerfs cercaux; ils ont trait d'autre part à l'étude des variations de l'excitabilité synaptique qui accompagnent les modi-

fications de l'activité électrique issue du ganglion. Ces modifications sont soit spontanées, soit induites par une polarisation électrique du ganglion, ou encore par l'application au niveau de celui-ci de solutions hyperpotassiques.

TECHNIQUES

Nous avons utilisé des individus mâles élevés à des températures comprises entre 26 et 28° C. La préparation comprend les 4 derniers ganglions abdominaux, les nerfs cercaux et les cerques. La gaine conjonctive entourant chaque connectif est réséquée entre le 4^e et le 5^e ganglion abdominal selon la technique mise au point par BOISTEL et CORABŒUF (1954). La préparation est ensuite placée dans une chambre humide constamment oxygénée.

Dans celle-ci, le 6^e ganglion est déposé dans une petite cavité au niveau de laquelle il est possible de changer le liquide de perfusion sans déplacer le ganglion. Deux paires d'électrodes d'argent chloruré disposées sous les nerfs cercaux permettent la stimulation et l'enregistrement des potentiels cercaux; une paire d'électrodes du même type, disposée sous les connectifs entre les 3^e et 4^e ganglions, permet soit l'enregistrement de l'activité provenant du 6^e ganglion, soit la stimulation antidromique des fibres géantes. La portion de la chaîne comprise entre le 4^e et le 5^e ganglion baigne dans du liquide physiologique; c'est à ce niveau que l'on introduit une microélectrode dans une des fibres géantes. La polarisation électrique a lieu entre la cavité où baigne le ganglion d'une part, et soit l'extrémité de la chaîne préalablement lésée, soit les cerques d'autre part (fig. 1).

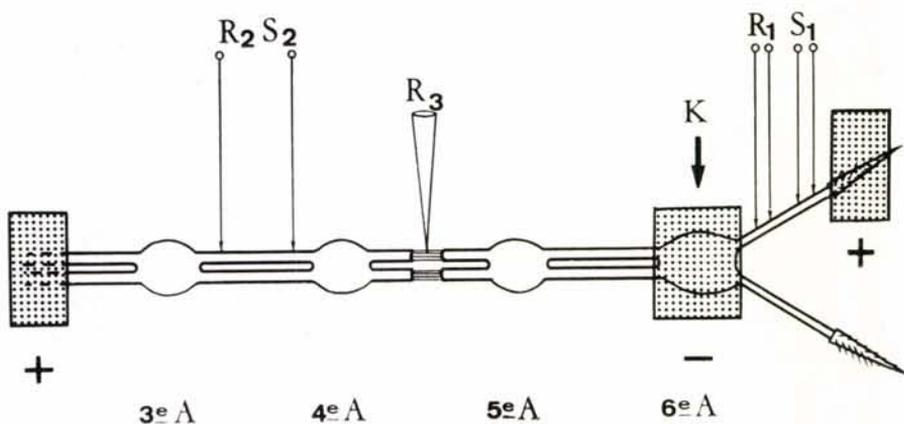


FIG. 1. — Schéma de la chaîne ganglionnaire abdominale une fois disséquée. La stimulation est effectuée soit synaptiquement en S1, soit antidromiquement en R2 S2. Les réponses électriques des nerfs cervaux et de la chaîne sont enregistrés respectivement en R1 et R2 S2. L'activité d'une fibre géante est enregistrée par microélectrode en R3. Les solutions hyperpotassiques (K) sont appliquées au niveau du 6^e ganglion. La polarisation électrique est effectuée entre le 6^e ganglion (6eA) d'une part et soit l'extrémité de la chaîne préalablement lésée, soit les cerques d'autre part. (rectangles pointillés). La distance moyenne entre 2 ganglions est de 4 mm.

Le dispositif utilisé dans le cas d'électrodes externes comprend un oscillographe à deux canaux, un amplificateur différentiel et un intégrateur électronique. Il permet d'enregistrer simultanément l'activité spontanée et l'intégration de celle-ci. Un magnétophone et un « physiophone »^e reliés à l'oscillographe et à l'intégrateur rendent possible l'analyse détaillée des phénomènes. Dans le cas d'un enregistrement à l'aide d'une microélectrode, celle-ci est reliée à l'entrée de l'oscillographe par l'intermédiaire d'un « cathode follower » à capacité négative. Un stimulateur permet d'appliquer à la préparation deux chocs réglables indépendamment en durée et en amplitude et décalables dans le temps l'un par rapport à l'autre.

Les microélectrodes que nous avons utilisées avaient, une fois remplies de KCl 3M, une résistance comprise entre 20 et 30 M Ω .

Le liquide physiologique était celui que préconisent YAMASAKI et NARAHASHI (1959 a). Les solutions hyperpotassiques correspondaient aux teneurs les plus élevées de l'hémolymphe en cet ion (26 et 52 mEq de K⁺). Elles ont été obtenues en remplaçant une partie des ions Na⁺ par des ions K⁺.

RÉSULTATS

a) Analyse de la réponse synaptique.

L'enregistrement de l'activité électrique des fibres géantes effectué à l'aide d'électrodes externes selon la méthode de ROEDER (1948) donne les résultats suivants : une stimulation électrique des nerfs cerceaux provoque, à partir d'un certain seuil, une réponse unique dont le délai d'apparition est de l'ordre de 5 à 8 ms pour une température de 18° C. Une augmentation de l'intensité de la stimulation entraîne d'une part une diminution du délai entre l'instant de stimulation et le début de la réponse, d'autre part une augmentation de la réponse en amplitude et en durée (*fig. 2, A, B et C*). Pour une intensité de stimulation encore plus élevée, une réponse de grande amplitude apparaît juste après l'artéfact de stimulation alors que la réponse synaptique demeure maximale (D). Il s'agit là d'une réponse correspondant à la stimulation directe des fibres géantes.

Dans le cas d'un enregistrement par microélectrodes, il est possible, d'après les caractéristiques des réponses, de distinguer deux sortes de fibres (*fig. 3*). Une première catégorie de fibres répond à une stimulation présynaptique juste supra-liminaire, après un délai supérieur à 3 ms à 18°C ($3,1 \pm 0,056$ ms), par un potentiel d'action unique de 80 à 90 mv d'amplitude (A). Si l'on augmente légèrement l'intensité de la stimulation, un deuxième potentiel apparaît fréquemment à moins de 2 ms du premier ($1,7 \pm 0,06$); ce potentiel est d'amplitude plus faible (60 à 70 mv) (*fig. 3, B*); ceci vraisemblablement parce qu'il se situe dans la période réfractaire relative du premier potentiel.

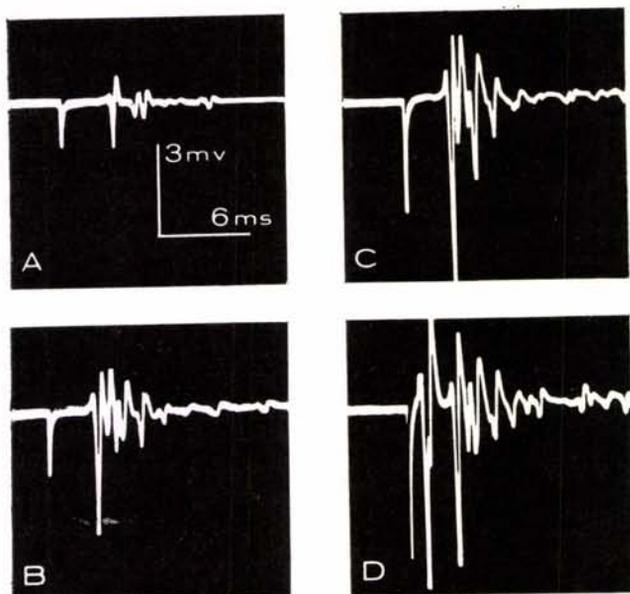


FIG. 2. — Enregistrement par électrodes externes de la réponse des fibres géantes à une stimulation électrique des nerfs optiques. Les intensités de stimulation croissent de A à D. Noter en D l'existence d'une réponse de grande amplitude, sans délai synaptique.

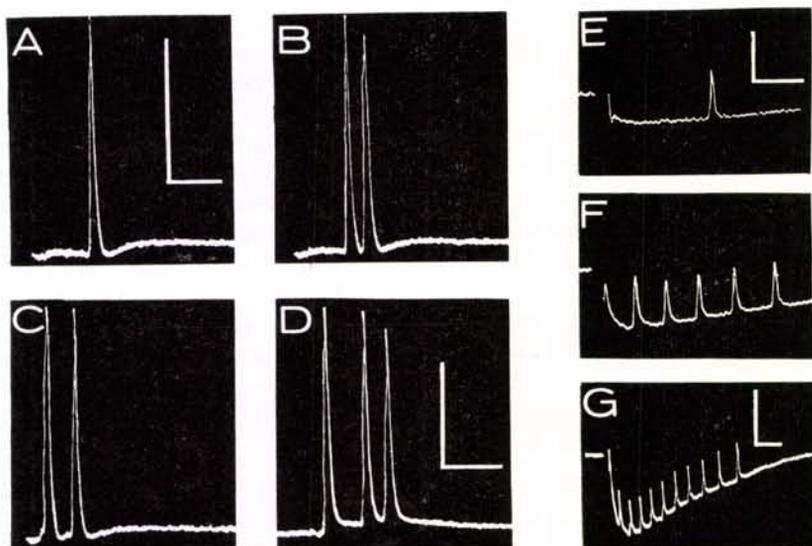


FIG. 3. — Enregistrement par microélectrodes de la réponse des fibres géantes à une stimulation électrique des nerfs optiques. Echelle des temps : de A à D : 4 ms ; de E à G : 10 ms. Echelle des amplitudes : de A à D : 50 mv ; de E à G : 30 mv. En B et C, mêmes étalonnages qu'en A ; en F, mêmes étalonnages qu'en E.

Pour une intensité de stimulation encore plus forte, une réponse « directe », sans délai synaptique, fait son apparition (C); on note alors le plus souvent une légère diminution de l'amplitude du potentiel d'action synaptique; le délai séparant cette réponse « directe » de la réponse synaptique est inférieur à 3 ms ($2,8 \pm 0,11$). Les trois types de réponses peuvent coexister (D). Dans le cas de ces fibres on n'obtient que très rarement une activité électrique répétitive à la suite d'une stimulation présynaptique d'intensité élevée. Les fibres qui sont à l'origine de telles réponses sont très vraisemblablement de grand diamètre; en effet il est facile d'y introduire une micro-électrode et de l'y maintenir sans modifications importantes des potentiels de repos et d'action.

Les fibres de la deuxième catégorie ne répondent à une stimulation présynaptique liminaire qu'après un délai important (pouvant atteindre 20 ms à 18° C) (E). Si on augmente l'intensité de la stimulation, le délai diminue; de plus, la réponse devient répétitive (F et G). Ces fibres sont sans doute de plus petit diamètre que les précédentes, car une micro-électrode y pénètre difficilement, de plus leurs potentiels de repos et d'action sont de faible amplitude.

b) Variations du seuil synaptique.

L'activité électrique issue du 6^e ganglion demeure généralement stable en l'absence de stimulation. Parfois, cependant, elle présente des oscillations rythmiques, en particulier lorsque la préparation a été soumise à des stimulations importantes. Différents procédés permettent de modifier considérablement cette activité: on peut en particulier appliquer au niveau du ganglion des solutions hyperpotassiques, ou encore polariser électriquement celui-ci.

Nous avons déterminé les variations du seuil synaptique lors de ces modifications d'activité. Dans ce but, nous avons mesuré d'une part le seuil de la réponse minimale obtenue par électrodes externes, d'autre part le seuil de la réponse d'une fibre géante enregistrée par micro-électrode intracellulaire. Le niveau d'activité est donné par intégration électronique des potentiels d'action obtenus à l'aide d'électrodes externes. A une augmentation de la fréquence et de l'amplitude des potentiels d'action spontanés correspondent un abaissement du seuil synaptique et une diminution de l'amplitude du potentiel d'action cercal requise pour obtenir la réponse synaptique. Lorsque l'activité diminue, le seuil synaptique s'élève (*fig. 4*).

Une polarisation négative du ganglion (catélectrotonus) entraîne une augmentation de l'activité issue du ganglion; une polarisation positive (anélectrotonus) provoque au contraire une diminution de l'activité ganglionnaire. Le seuil de la réponse synaptique est également modifié par une polarisation électrique (*fig. 5*). Un catélectrotonus abaisse le seuil; lorsque l'intensité de la dépolarisation est suffi-

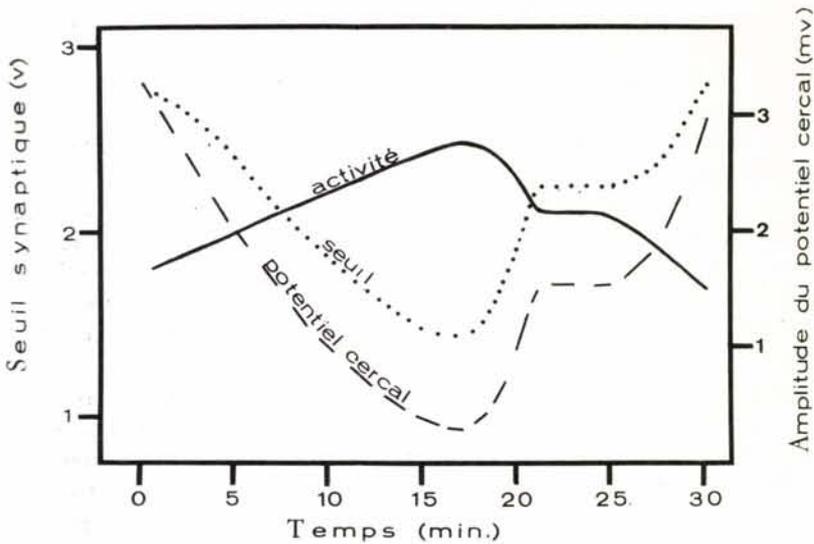


FIG. 4. — Représentation graphique des variations de l'excitabilité synaptique au cours d'une oscillation spontanée de l'activité. Le niveau de l'activité est obtenu par intégration électronique des potentiels d'action; à une augmentation d'activité correspond une déflexion vers le haut.

sante pour réduire le seuil à 50 % de sa valeur initiale, une activité répétitive de longue durée de la fibre étudiée fait son apparition; toute évaluation du seuil est alors impossible. Un anélectrotonus appliqué au ganglion entraîne au contraire une élévation du seuil synaptique.

Si on remplace le liquide physiologique baignant le 6^e ganglion par une solution saline hyperpotassique contenant 52 mEq de K^+ , on peut enregistrer sur la chaîne nerveuse abdominale une modification complexe de l'activité (fig. 6). A une légère diminution de la fréquence des influx fait suite une période d'hyperactivité caractérisée par le recrutement progressif d'un nombre de plus en plus grand de fibres. Cette période est suivie d'une diminution brutale du rythme et de l'amplitude des potentiels qui ne réapparaissent qu'après retour au liquide physiologique normal. Ce phénomène est parfaitement réversible et peut être reproduit plusieurs fois sur la même préparation.

A ces modifications correspondent également des variations du seuil de la réponse synaptique. Celui-ci s'élève tout d'abord alors que l'activité diminue; il s'abaisse ensuite progressivement jusqu'à ce qu'apparaisse l'activité spontanée de la fibre étudiée (B). Il n'est plus possible alors d'obtenir de réponse synaptique quelle que soit l'intensité de la stimulation. Cette réponse réapparaît lorsque la solution hyperpotassique est remplacée par du liquide physiologique normal; le seuil s'abaisse alors parallèlement à l'augmentation de l'activité

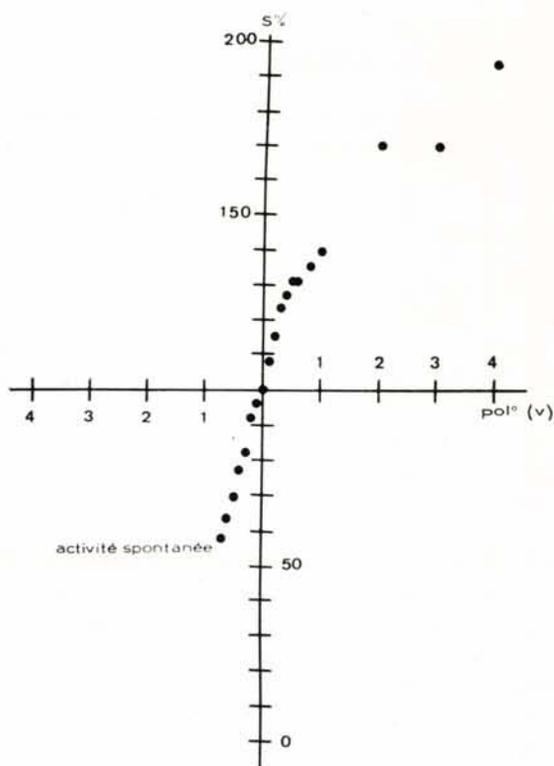


Fig. 5. — Représentation graphique des modifications de l'excitabilité synaptique en fonction de l'intensité de la polarisation électrique appliquée au 6^e ganglion. Noter qu'un catélectrotonus abaisse le seuil de près de 50 % avant de déclencher une activité de longue durée.

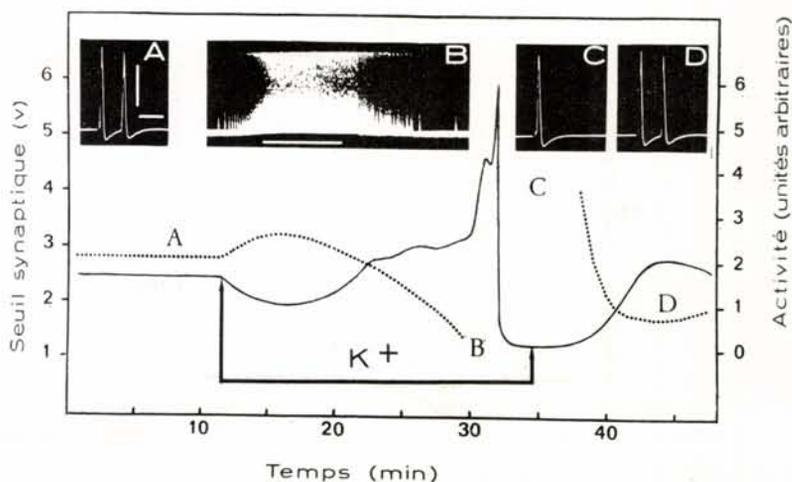


Fig. 6. — Représentation graphique des modifications de l'excitabilité synaptique induites par l'application, au niveau du 6^e ganglion, d'une solution saline contenant 52 mM de KCl. La courbe continue représente le niveau de l'activité obtenu par intégration électronique des potentiels d'action. La courbe en pointillés indique le seuil de la réponse synaptique d'une fibre géante. Les tracés supérieurs sont des enregistrements par microélectrode soit de la réponse de la même fibre géante à une stimulation supraliminaires des nerfs cercaux aux instants repérés sur la courbe des seuils par les lettres correspondantes (A, C et D), soit de l'activité induite par le potassium (point B de la courbe des seuils). Echelle des amplitudes : 50 mv; échelle des temps : 4 ms pour A, C et D, 500 ms pour B.

spontanée. Il faut noter qu'il est toujours possible, même en l'absence de réponse synaptique, d'obtenir la réponse « directe » décrite précédemment (C).

c) Période réfractaire.

L'existence de réponses synaptiques doubles dont le deuxième potentiel est très rapproché du premier nous a incité à déterminer la période réfractaire de la fibre stimulée soit synaptiquement soit antidromiquement. La période réfractaire obtenue par stimulation des nerfs cercaux, donc par voie synaptique, semble être en tous points égale à celle qui correspond à la réponse antidromique de la même fibre. On peut en déduire que les périodes réfractaires cercales et synaptiques sont au plus égales et peut-être inférieures à la période réfractaire de la fibre. Déterminée par la méthode des seuils, la période réfractaire absolue semble être supérieure à 1,4 ms à 18° C. Par contre, l'intervalle de temps minimum qui sépare deux réponses successives est de l'ordre de 2 ms, valeur supérieure à celle que nous avons obtenue dans le cas d'une réponse synaptique double (1,7 ms). A cette même température, la période réfractaire relative est d'environ 5 ms.

Si l'on reporte sur la même figure (*fig. 7*) d'une part un potentiel d'action, d'autre part les périodes réfractaires absolue et relative de ce même potentiel, on peut noter une étroite correspondance entre

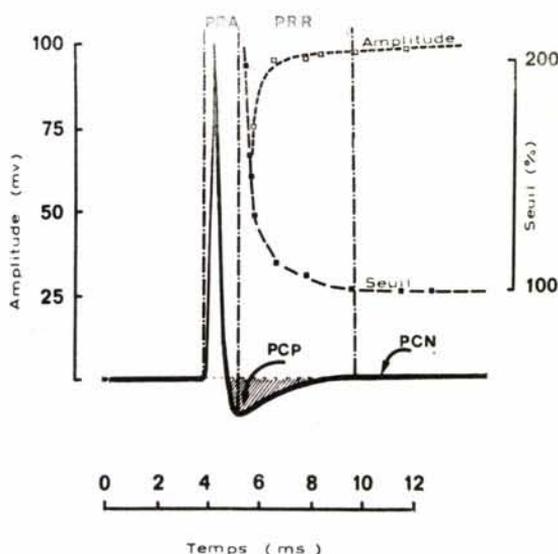


FIG. 7. — Correspondance entre le decours du potentiel d'action et les periodes refractaires absolues (PRA) et relative (PRR). PCP = Potentiel consecutif positif, PCN = potentiel consecutif negatif.

le décours du potentiel d'action et les durées respectives des périodes réfractaires. La période réfractaire absolue semble correspondre à la phase brève du potentiel d'action et à la partie descendante du potentiel consécutif positif. La période réfractaire relative se situerait au niveau de la partie ascendante du potentiel consécutif. Dans certains cas, on observe une disparition presque complète de la période réfractaire relative, ce phénomène semble lié à une réduction de la durée du potentiel consécutif positif.

DISCUSSION

En première approximation, la réponse synaptique enregistrée par électrodes externes doit donc pouvoir être subdivisée en deux parties : une première composante, de grande amplitude, correspondrait à la réponse des différentes fibres de grand diamètre; une deuxième composante, moins ample, mais de durée plus grande, correspondrait aux réponses répétitives des fibres de petit diamètre.

S'il est facile d'interpréter la réponse directe obtenue par micro-électrodes et par électrodes externes, il semble beaucoup plus difficile d'expliquer le deuxième potentiel qui suit la réponse synaptique à moins de 2 ms; il est cependant possible de l'imputer à la nature pluricellulaire de l'origine des fibres géantes (ROEDER, 1948) : pour une intensité de stimulation suffisante, deux jonctions synaptiques différentes, en relation avec la même fibre géante, répondraient à une stimulation présynaptique supraliminaire par un potentiel d'action propagé. C'est la combinaison de ces deux réponses qui constituerait la réponse double.

La réponse de faible amplitude, provenant de fibres de diamètres inférieurs à ceux des précédentes et n'apparaissant qu'après un délai important, doit correspondre à la mise en jeu de circuits polysynaptiques. Au fur et à mesure que l'on augmente l'intensité de la stimulation, un nombre de plus en plus grand d'interneurones se trouve court-circuité, la réponse devenant monosynaptique pour une intensité de stimulation élevée. Ceci doit permettre de rendre compte de la diminution de délai observée dans ce cas. Il n'est pas possible de déterminer si les réponses répétitives présentées par ces fibres sont liées à la mise en jeu d'interneurones ou si elles sont dues aux propriétés rythmiques du neurone postsynaptique lui-même.

Les variations du seuil synaptique sont parallèles aux modifications de l'activité. Ceci confirme l'opinion de ROEDER (1953) selon laquelle l'activité spontanée du système nerveux isolé correspondrait à la manifestation, en l'absence de stimulation, d'un « facteur intrinsèque » qui contribuerait à l'état d'excitation des fibres postsynaptiques. Il semble que ce « facteur intrinsèque » puisse être lié, d'après nos

observations, à une polarisation électrique du ganglion. En effet, nous avons constaté que la dépolarisation d'une fibre postsynaptique produit successivement, pour des intensités croissantes, les modifications suivantes : un abaissement du seuil synaptique, l'apparition d'une activité autoentretenu, l'accroissement du rythme de cette activité, et enfin la disparition à la fois de l'activité et de la réponse synaptique.

Le fait que le seuil synaptique, comme l'activité spontanée, soient modifiés dans le même sens par la dépolarisation électrique et par le potassium sont en accord avec l'hypothèse selon laquelle cet ion agirait au niveau du ganglion en y produisant une dépolarisation (PICHON et BOISTEL, 1965).

Nos déterminations de la période réfractaire confirment les résultats obtenus par BERNARD, BOISTEL et HAMON (1961) pour différentes températures. Le fait que l'intervalle de temps minimum qui sépare deux potentiels soit de l'ordre de 2 ms pour une période réfractaire absolue de 1,4 ms doit pouvoir être interprété par une réduction de vitesse de conduction du deuxième potentiel; celui-ci se trouve en effet situé dans la période réfractaire relative du premier.

La correspondance étroite qui semble exister entre la période réfractaire relative et le potentiel consécutif positif est en accord à la fois avec la théorie ionique de l'activité nerveuse de HODGKIN (1951) et avec les interprétations du potentiel consécutif positif de la blatte données par YAMASAKI et NARAHASHI (1959 b). Ils correspondraient l'un et l'autre à un maintien de la perméabilité accrue au potassium qui apparaît à la fin de la phase ascendante du potentiel d'action; cette perméabilité accrue est associée à une inactivation du système transporteur du sodium. L'enregistrement de la période réfractaire au niveau du point de stimulation devrait permettre d'obtenir cette correspondance de manière encore plus étroite.

Un certain nombre de problèmes restent en suspens. En particulier, il faudrait préciser la nature du lien qui existe entre l'activité spontanée et la réponse synaptique elle-même; dans cette perspective, une localisation précise des zones où apparaît l'activité des fibres postsynaptiques se révèle indispensable; l'injection à ce niveau de différentes substances permettrait sans doute alors une analyse plus fine des mécanismes de la transmission synaptique. Il serait indispensable, d'autre part, d'analyser par la technique des microélectrodes la réponse ganglionnaire à une stimulation mécanique des cerques, ceci de préférence sur l'insecte entier. Des expériences, actuellement en cours, ont d'ores et déjà donné quelques résultats prometteurs.

ZUSAMMENFASSUNG

1) Die Reaktion der Riesenfasern der Ganglienketten des Hinterleibes von *Periplaneta americana* wurde mit Hilfe der Mikroelektroden-Methodik studiert.

2) Je nach Art der Antworten ist es möglich, zwei Fasertypen zu unterscheiden.

3) Die Fasern des ersten Typen antworten auf einen praesynaptischen Reiz mit einem Aktionspotential von grosser Amplitude (80 bis 90 mv) nach 3 ms bei 18° C. Diesem Potential folgt manchmal weniger als 2 ms später ein zweites Potential von kleinerer Amplitude (60 bis 70 mv).

4) Die Faser des zweiten Typen von wahrscheinlich kleinerem Durchmesser antworten nur nach einer Zeit bis 20 ms und mit einem Aktionspotential von kleiner Amplitude (30 mv). Eine Erhöhung der Reizintensität führt zu einer Verkürzung dieser Zeit, sowie zur Erscheinung von wiederholten Aktionspotentialen.

5) Eine Schätzung der synaptischen Reizschwellen während der induzierten oder unmittelbaren Variationen der elektrischen Ganglienaktivität lässt uns an eine Verbindung dieser zwei Phänomene denken.

6) Die absolute Refraktanzzeit der Riesenfaser, welche durch einen synaptischen Reiz oder durch einen antidromischen Reiz determiniert, ist länger als, 1,4 ms bei 18° C. Die stark variierende relative Refraktanzzeit scheint an die Existenz einer wohlmarkierten positiven darauf folgenden Spannung gebunden.

SUMMARY

1) The response of giant fibers of the abdominal nerve cord of the cockroach, *Periplaneta americana*, has been studied by means of microelectrodes.

2) From the shape of the response, it is possible to divide the fibers in two groups.

3) The fibers of the first group answer to a presynaptic stimulation by a large action potential (80 to 90 mv) after a delay of 3 ms at 18° C. This potential is sometimes followed after less than 2 ms by another action potential which is smaller (60 to 70 mv).

4) The fibers of the second group, smaller in diameter, answer only after a delay attaining 20 ms by small action potential (30 mv). Increasing the stimulation reduces the delay and gives rise to repetitive action potentials.

5) Measuring the threshold of the synaptic response, when there are spontaneous or induced variations of the electrical activity of the ganglion, suggests that these two phenomena are linked.

6) The absolute refractory period of the giant fibers, determined by trans-synaptic stimulation or by antidromic stimulation is more than 1,4 ms at 18° C. The relative refractory period, of variable duration, seems to be associated with the existence of a distinct positive afterpotential.

RÉSUMÉ

1) La réponse des fibres géantes de la chaîne ganglionnaire abdominale de *Periplaneta americana* a été étudiée par la technique des microélectrodes.

2) D'après la forme des réponses, il est possible de distinguer deux catégories de fibres.

3) Les fibres de la première catégorie répondent à une stimulation présynaptique par un potentiel d'action de grande amplitude (80 à 90 mv) après un délai de 3 ms à 18° C. Ce potentiel est parfois suivi à moins de 2 ms par un deuxième potentiel d'amplitude plus faible (60 à 70 mv).

4) Les fibres de la deuxième catégorie, vraisemblablement de plus petit diamètre, ne répondent qu'après un délai pouvant atteindre 20 ms et par un potentiel d'action de faible amplitude (30 mv). Une augmentation de l'intensité de la stimulation entraîne un raccourcissement de ce délai ainsi que l'apparition de potentiels d'action répétitifs.

5) Une évaluation des seuils d'excitabilité synaptique lors des variations spontanées ou induites de l'activité électrique ganglionnaire permet de penser que ces deux phénomènes sont liés.

6) La période réfractaire absolue de la fibre géante, déterminée soit par stimulation synaptique, soit par stimulation antidromique est supérieure à 1,4 ms à 18° C. La période réfractaire relative, de durée variable, semble liée à l'existence d'un potentiel consécutif positif accusé.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD (J.), BOISTEL (J.), HAMON (M.), 1961 : Modifications de l'activité électrique de la fibre nerveuse d'insecte sous l'effet de variations de température. *XI Internationaler Kongress für Entomologie*, Wien, 1960, I, 639-643.
- BERNARD (J.), GAHERY (Y.), BOISTEL (J.), 1964 : The effects of temperature changes applied to the cercal nerves and to the sixth abdominal ganglion of the cockroach (*Blattella germanica* L.). *XXth International Congress of Entomology*, London, 1964, sous presse.

- BOISTEL (J.), CORABCEUF (E.), 1954 : Potentiel de membrane et potentiels d'action de nerf d'insecte recueillis à l'aide de microélectrodes intracellulaires. *C. R. Acad. Sci.*, 238, 2116-2118.
- CALLEC (J. J.), BOISTEL (J.), 1964 : Analysis with microelectrodes of the synaptic transmission at the level of the sixth abdominal ganglion of the cockroach, *Periplaneta americana*. *XIIIth International Congress of Entomology*, London, 1964, sous presse.
- CALLEC (J. J.), BOISTEL (J.), 1965 : Essais de localisation à l'aide de microélectrodes de zones synaptiques au niveau du 6^e ganglion abdominal d'un insecte (cas particulier de *Periplaneta americana*). *J. Physiol.*, Paris, 57, n° 1, 233-234.
- GAHERY (Y.), BOISTEL (J.), 1964 : Study of some pharmacological substances which modify the electrical activity of the sixth abdominal ganglion of the cockroach, *Periplaneta americana*. *XIIIth International Congress of Entomology*, London, 1964, sous presse.
- HODGKIN (A. L.), 1951 : The ionic basis of electrical activity in nerve and muscle. *Biol. Rev.*, 26, 339-409.
- PICHON (Y.), BOISTEL (J.), 1965 : Etude comparative des effets du potassium et de ceux de la polarisation électrique sur le sixième ganglion abdominal de la blatte *Periplaneta americana*. *33^e Réunion des Physiologistes*, Louvain, 1965, sous presse.
- PUMPHREY (R. J.), RAWDON-SMITH (A. F.), 1937 : Synaptic transmission of nervous impulses through the last abdominal ganglion of the cockroach. *Proc. roy. Soc., B*, 122, 106-118.
- ROEDER (K. D.), 1948 : Organization of the ascending giant fiber system in the cockroach (*Periplaneta americana*). *J. exp. Zool.*, 108, 243-261.
- ROEDER (K. D.), 1953 : Electrical activity in nerves and ganglia. In « *Insect Physiology* », pp. 423-462 (ed. ROEDER K. D.). John Wiley & Sons, New York.
- YAMASAKI (T.), NARAHASHI (T.), 1959 a : The effect of K and Na ions on the resting and action potentials of the cockroach giant axon. *J. Ins. Physiol.*, 3, 146-158.
- YAMASAKI (T.), NARAHASHI (T.), 1959 b : Electrical properties of the cockroach giant axon. *J. Ins. Physiol.*, 3, 230-442.
- YAMASAKI (T.), NARAHASHI (T.), 1960 : Synaptic transmission in the last abdominal ganglion of the cockroach. *J. Ins. Physiol.*, 4, 1-13.

Intervention de M. DELIGNE.

A-t-on suggéré ou pouvez-vous suggérer une signification biologique à l'existence de ces deux types de fibres, différant par leur diamètre et leurs caractéristiques électriques ?

Réponse de MM. PICHON et BOISTEL.

Ces deux catégories de fibres faisant synapse au niveau du 6^e ganglion sont mises en jeu lors de la réaction de fuite de la Blatte. Il semble que l'on ne puisse pas, tout au moins dans l'état actuel de nos recherches, donner une signification biologique particulière à l'existence de ces deux types de fibres.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE DE L'OLFACTION CHEZ DEUX ESPÈCES D'INSECTES :

BLABERA CRANIIFER et *GEOTRUPES SYLVATICUS*

par Jean-Claude GUILLET et Jacques BOISTEL

(Laboratoire de Physiologie Animale, Faculté des Sciences de Rennes, France)

Le message nerveux, émis par les récepteurs olfactifs, renseigne les centres non seulement sur l'intensité et la durée de la stimulation, mais aussi sur la qualité d'une odeur déterminée. Il est donc intéressant d'étudier selon quel processus ce message est élaboré au niveau des récepteurs et d'examiner les facteurs susceptibles de le modifier. Les insectes, dont on connaît la très grande sensibilité vis-à-vis des odeurs, se prêtent bien à une étude électrophysiologique. Il est en effet possible d'enregistrer d'une part l'activité plus ou moins globale des récepteurs (SCHNEIDER, 1961), d'autre part, dans certains cas favorables, la réponse d'un seul d'entre eux (SCHNEIDER, 1961).

Deux problèmes particuliers retiendront notre attention : tout d'abord, en étudiant la réponse globale des récepteurs d'une antenne sectionnée d'une blatte (*Blabera craniifer*), nous essaierons de voir si la réponse peut être influencée par le brassage des molécules de parfum autour de la préparation. Nous verrons ensuite s'il est possible d'établir, dans le cas d'un seul récepteur de blatte et de géotrupe (*Geotrupes sylvaticus*) de nouvelles relations entre le potentiel générateur et la fréquence des influx induits.

TECHNIQUES

La technique d'enregistrement de l'activité globale d'une antenne (ou électro-antennogramme ou E.A.G.) que nous avons utilisée est celle qui a été décrite par SCHNEIDER (1961).

Plusieurs méthodes permettent de mettre en évidence l'activité électrique d'un seul récepteur. Nous avons choisi celle que SCHNEIDER (1963) a mise au point. Cette technique, qui consiste à placer une micropipette à la base d'une sensille, est difficilement applicable dans le cas d'une antenne de blatte dont les récepteurs sont peu denses. Aussi, notre étude à l'échelon unitaire a-t-elle essentiellement porté sur les antennes de *Geotrupes sylvaticus*. En effet, les lamelles qui constituent les extrémités de celles-ci sont très riches en récepteurs olfactifs, ce qui facilite beaucoup la mise en place des électrodes.

Il suffit de faire glisser contre la cuticule la pointe de la micropipette de verre constituant l'électrode pour que celle-ci rencontre assez souvent la base d'une sensille.

Dans les deux cas, l'emploi d'un cathode follower s'est avéré nécessaire en raison de l'impédance élevée de la préparation et des électrodes.

L'E.A.G., de même que le potentiel générateur, ont été obtenus grâce à l'emploi d'un amplificateur à courant continu. Un amplificateur à courant alternatif, muni d'un filtre permettant d'éliminer les phénomènes lents, a été utilisé pour l'enregistrement des potentiels d'action à partir d'un seul récepteur. Ceux-ci sont rendus diphasiques par le filtre.

Comme stimulus odorant, nous avons surtout utilisé l'acétate d'amyle qui donne des réponses assez amples; il a déjà été testé sur la blatte par BOECKH, PRIESNER, SCHNEIDER, JACOBSON (1963). Dans la plupart des expériences, le parfum était soufflé contre l'antenne selon la technique de SCHNEIDER (1961): de l'air, préalablement humidifié était dirigé soit vers un tube muni d'un papier filtré sec, soit vers un tube contenant un papier filtre imbibé de la substance odorante. Ce système permet notamment d'envoyer de l'air pur sur la préparation durant l'intervalle de temps séparant deux stimulations successives et surtout d'étudier la réaction de l'antenne au choc de l'air survenant au début de chaque stimulation. Il est en effet important de déterminer si les récepteurs tactiles situés sur l'antenne sont stimulés dans ces conditions.

Pour éviter que les récepteurs ne s'adaptent au parfum utilisé, l'atmosphère qui entoure la préparation peut être renouvelée au moyen d'un ventilateur à fort débit qui chasse l'air vers l'extérieur à travers un tuyau de gros diamètre. L'orifice inférieur de celui-ci est situé à une vingtaine de centimètres au-dessus de la préparation.

RÉSULTATS

I — Influence du déplacement de l'air sur l'électro-antennogramme de la blatte.

Dans une première série d'expériences, le parfum était simplement déposé sur une lame de verre, sous l'antenne: dans ces conditions, il n'était pas possible, en général, de déceler une réponse. Dans une deuxième série d'expériences, le parfum était soufflé pendant une à deux secondes toutes les minutes. Les stimulations étaient effectuées successivement sans et avec ventilation.

Dans le cas d'une stimulation sans aspiration d'air, la déflexion est rapide et la réponse atteint en 0,3 secondes son amplitude maximale (300 μ V dans l'exemple donné par la figure 1, A). Puis, tandis que

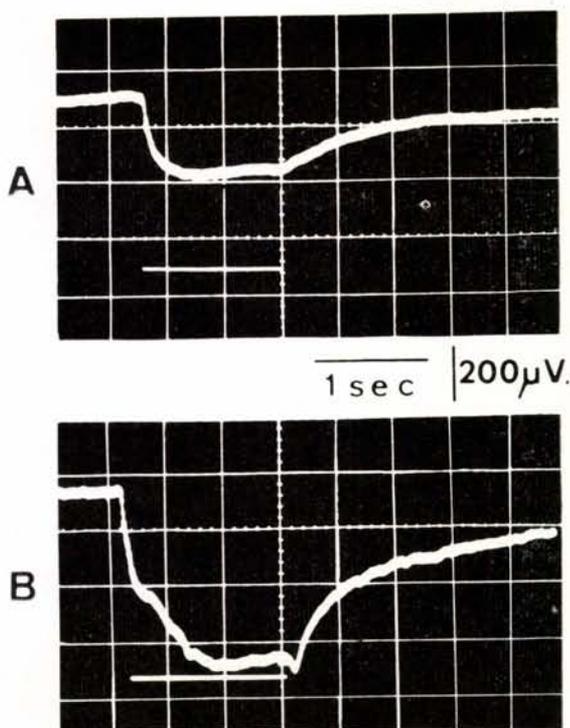


FIG. 1. — Electro-antennogrammes d'une antenne isolée de *Blabera* : On constate que la réponse à une stimulation odorante, dont la durée est indiquée par le trait continu situé au-dessus de chaque tracé, est beaucoup plus ample avec ventilation (tracé B) que sans ventilation (tracé A).

dure la stimulation, la déflection décroît d'amplitude. A l'arrêt de la stimulation, la diminution de la réponse est d'abord assez rapide durant une seconde puis beaucoup plus lente. L'allure générale du tracé correspond à celle décrite par BOECKH (1963), dans le cas de la blatte également, mais l'amplitude est beaucoup plus faible.

Enfin, si l'on associe la stimulation à une aspiration d'air, on obtient, comme dans le cas précédent, une déflection qui atteint très rapidement une valeur élevée ($350 \mu V$ dans le cas de la fig. 1, B). Mais ensuite, cette déflection continue à croître pendant 0,3 seconde et atteint une valeur de $600 \mu V$. Un palier lui fait suite qui dure pendant tout le temps de la stimulation. Dès l'arrêt de celle-ci, la réponse décroît d'amplitude, rapidement d'abord, puis plus lentement et ne s'achève qu'au bout d'une dizaine de secondes.

Les deux E.A.G. que nous présentons font partie d'une série d'enregistrements au cours desquels les stimulations ont été réalisées sur la même préparation, successivement avec et sans ventilation. Les

phénomènes décrits ci-dessus se répétant régulièrement, on ne peut pas attribuer les différences d'amplitude constatées à une différence d'intensité de stimulation. Les réponses obtenues au cours des expériences effectuées dans les mêmes conditions n'ont pas été toujours aussi régulières. De plus, la forme et l'amplitude de l'E.A.G. varient notablement d'une préparation à l'autre. Mais lorsqu'une antenne présente, dans des conditions identiques, des E.A.G. réguliers et stables au cours de stimulations successives, ce qui était le cas dans l'expérience décrite ci-dessus, il est alors possible de mettre en évidence l'influence de la ventilation.

DISCUSSION. — Lorsque le parfum est déposé sous l'antenne sans renouvellement d'air, l'absence de réponse nette peut s'expliquer de plusieurs façons : tout d'abord, il est probable que les molécules odorantes ne stimulent pas tous les récepteurs en même temps, comme dans le cas où le parfum est soufflé. Or, la réponse simultanée d'un grand nombre de récepteurs semble être nécessaire pour observer la phase rapide de dépolarisation. En outre, des expériences réalisées dans ces conditions sur des antennes d'abeille et de guêpe par BOISTEL (1953, 1955), mettent en évidence une adaptation des récepteurs olfactifs.

Dans le cas de l'expérience illustrée par la figure 1, A, on pourrait penser que, l'air étant saturé en parfum, tous les récepteurs olfactifs sont stimulés. Or, lorsque la ventilation est assurée (fig. 1, B), le spot continue à descendre, l'E.A.G. atteignant alors une amplitude maximale. L'explication de ce phénomène est délicate pour l'instant, mais il est évident qu'il faut la rechercher au niveau des récepteurs. Certains d'entre eux doivent s'adapter rapidement alors que d'autres restent susceptibles de répondre pendant toute la durée de la stimulation.

Le brassage de l'air autour de l'antenne favorise certainement le renouvellement des molécules de parfum venant au contact des récepteurs, ce qui leur permettrait de se désadapter et de répondre plusieurs fois au cours d'une même stimulation. Ceci expliquerait pourquoi l'amplitude de l'E.A.G. est plus grande dans ce cas. Il est à remarquer, d'ailleurs, que l'E.A.G. obtenu avec ventilation présente le plus souvent des indentations très nettes alors qu'il est beaucoup plus régulier sans ventilation. Ce fait pourrait avoir la même origine. Il est de plus vraisemblable que la vitesse de déplacement des molécules odorantes contenues dans l'air influe sur l'amplitude de l'E.A.G.; ceci expliquerait pourquoi aucune réponse n'a pu être obtenue au cours de la première série d'expériences. De toutes façons, l'E.A.G. est un phénomène global et complexe. Nous pensons que, dans le cas de *Blabera*, l'étude de l'influence de la ventilation doit être poursuivie sur un seul récepteur; ceci permettra de savoir d'une part s'il existe des récepteurs à adaptation rapide et d'autres à adaptation lente,

d'autre part si la vitesse du déplacement des molécules influe sur la réponse de certains d'entre eux. Nos premiers résultats, encore peu nombreux, semblent confirmer cette dernière supposition. Ces observations devraient s'effectuer à la lumière des informations fournies par les expériences effectuées sur le comportement. On sait depuis longtemps que la blatte, mise en présence d'un parfum, brasse toujours un volume d'air assez important avec ses antennes avant de se diriger vers la source d'odeur. Ce fait n'est d'ailleurs pas particulier aux insectes : LEGENDRE (1958), qui a localisé l'organe olfactif des araignées au niveau de l'articulation rostropalpaire, note que ces animaux brassent énergiquement l'air avec leurs chélicères avant de s'orienter vers une source odorante. En outre, dans le cas des vertébrés supérieurs, un courant d'air est toujours assuré au niveau de l'épithélium olfactif et le seuil de la perception olfactive varie en fonction de la vitesse de déplacement des molécules odorantes.

II. — Étude du récepteur à l'échelon unitaire.

Il est probable que l'E.A.G. soit la somme des potentiels générateurs qui déclenchent, au niveau de chaque cellule, le départ des influx qui se propagent le long du nerf olfactif (SCHNEIDER, 1957 et 1963). Il est donc intéressant d'étudier attentivement ce potentiel générateur et son rôle dans le déclenchement des potentiels d'action.

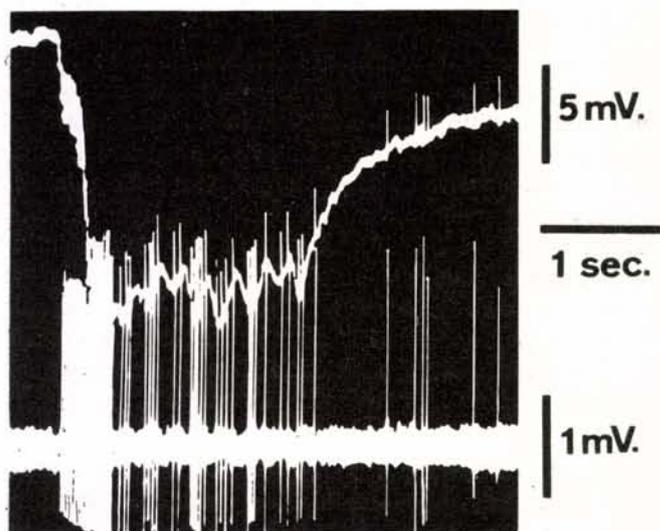


FIG. 2. — Réponse électrique d'un récepteur olfactif d'une antenne de *Blaber*. Le tracé supérieur, obtenu à l'aide d'un amplificateur à courant continu, représente le potentiel générateur. Celui-ci est surmonté de potentiels d'action qui seuls subsistent sur le tracé inférieur. Un amplificateur à courant alternatif, de gain plus élevé, a été utilisé dans ce dernier cas.

Ceci nous permettra d'entreprendre ultérieurement une étude approfondie, à l'échelon unitaire, de l'influence de la ventilation sur l'activité électrique des récepteurs.

Nos premiers résultats ont été obtenus dans le cas de la blatte : on constate que le décours du potentiel générateur (*fig. 2*, tracé supérieur) est très voisin de celui d'un E.A.G., bien que son amplitude soit nettement plus importante (elle peut atteindre une quinzaine de millivolts). Ce potentiel générateur est surmonté de potentiels d'action monophasiques qui sont seuls représentés, à plus forte amplification, sur le tracé inférieur de la même figure. Ceux-ci apparaissent alors diphasiques, un filtre étant inclus dans le système d'amplification.

Le point important est d'essayer de déterminer s'il existe une relation entre le décours du potentiel générateur et la fréquence correspondante des influx. Dans le cas de la figure 2, on constate qu'une activité électrique importante apparaît pour une dépolarisation faible du récepteur, puis se stabilise durant la phase de dépolarisation maximum du potentiel générateur. Elle diminue à nouveau tandis que le potentiel générateur décroît.

En raison de la difficulté qu'il y a d'obtenir, dans le cas de la blatte, des réponses unitaires, nous avons poursuivi cette étude sur le géotrupe. En vue d'une analyse plus fine des phénomènes, des enregistrements ont été effectués en utilisant une vitesse de balayage plus grande. Le potentiel générateur présente un décours analogue à celui que nous avons décrit dans le cas de la blatte; son amplitude peut atteindre 12 mV (*fig. 3, C*). Les modalités d'apparition des potentiels d'action peuvent varier d'un récepteur à l'autre : dans un premier cas, on voit que les potentiels d'action apparaissent lorsque la dépolarisation est presque maximale et avec un certain retard par rapport au potentiel générateur (*fig. 3, A*). Le rythme est maximum au début; il diminue ensuite avant de disparaître pendant la lente remontée du spot. Dans un deuxième cas (*fig. 3, B*), la fréquence des influx est maximale au début de l'établissement de la dépolarisation, elle est régulière lorsque celle-ci est stable et diminue tandis que le spot remonte. Il semble donc que la fréquence des influx soit alors en relation avec la pente de la dépolarisation et non avec l'amplitude de celle-ci. L'allure de la réponse est analogue à celle que nous avons décrite plus haut dans le cas de la blatte.

Ce type de réponse est plus net sur la figure 3, C, où l'amplitude du potentiel générateur n'est pas constante (ceci est vraisemblablement dû à la turbulence des molécules de parfum autour du récepteur). Alors que, dans la première phase, on enregistre une activité électrique pour une dépolarisation de 2 mV, au contraire, pendant la remontée du spot, on n'observe plus d'influx bien que la dépolarisation ait encore une amplitude d'une dizaine de millivolts.

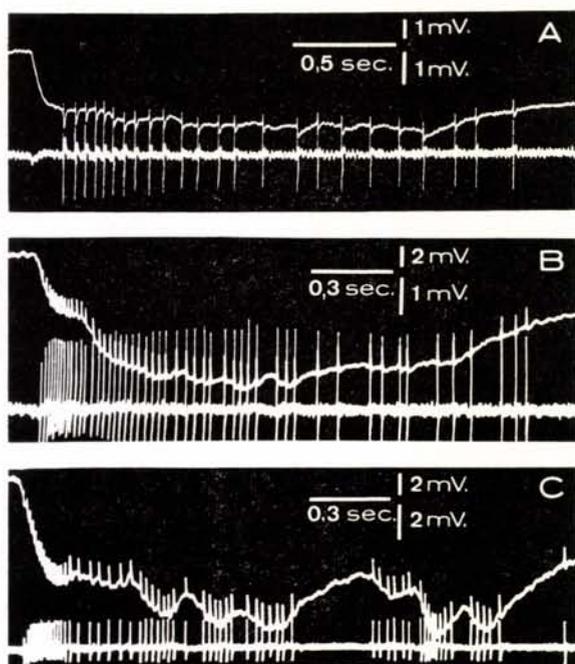


FIG. 3. — Réponses électroniques de récepteurs olfactifs d'antennes de géotrupe. Les tracés supérieur et inférieur de chaque enregistrement A, B et C représentent respectivement le potentiel générateur et les potentiels d'action correspondants.

En A : Les potentiels d'action n'apparaissent que lorsque la dépolarisation a à peu près atteint son niveau maximum.

En B et C : La fréquence des influx croît lors de chaque dépolarisation.

Les étalonnages d'amplitude sont donnés d'une part à la partie supérieure pour le potentiel générateur, d'autre part à la partie inférieure pour l'enregistrement des influx.

DISCUSSION — Les résultats présentés par BOECKH (1962), SCHNEIDER et BOECKH (1962), LACHER (1964), notamment, semblent montrer que la fréquence des influx est maximale au début de la stimulation, donc, pendant l'établissement de la dépolarisation, puis diminue de façon importante avant de se stabiliser. La plupart de nos résultats sont en accord avec ces observations (*fig. 3, B*); d'autres suggèrent néanmoins que les potentiels d'action n'apparaissent que pour un niveau de dépolarisation qui se situe très près du maximum atteint. L'allure de la réponse se rapproche alors de celle d'un récepteur tonique (*fig. 3, A*). Dans le cas présenté *figure 3, C*, le potentiel générateur n'atteint pas immédiatement son amplitude maximale et ceci permet de constater que la fréquence des potentiels est davantage déterminée par l'établissement de la dépolarisation que par son amplitude. On n'observe plus d'influx lorsqu'une repolarisation, même partielle, s'amorce. Il pourrait s'agir dans ce cas de récepteurs phasiques émet-

tant des influx principalement lors d'une augmentation brusque de l'intensité du stimulus odorant.

Ces réponses, résultant de stimulations effectuées à l'aide de l'acétate d'amyle, semblent indiquer que l'allure de la réponse varie d'un récepteur à l'autre. Ces variations paraissent d'ailleurs résulter du fait que l'excitation d'un récepteur semble conditionnée par la mise en jeu successive de deux phénomènes antagonistes dont les amplitudes respectives pourraient varier et qui à chaque instant détermineraient la fréquence des influx : l'un d'eux favorise leur apparition, c'est le potentiel générateur; l'autre serait inhibiteur. C'est là tout au moins l'hypothèse formulée par HENSEL (1952) dans le cas des thermorécepteurs et reprise par BOECKH (1962).

On sait par ailleurs qu'un récepteur, stimulé par un parfum déterminé, peut être inhibé par un autre. Le potentiel générateur doit alors être remplacé par un potentiel hyperpolarisant, donc inhibiteur (BOECKH, 1962; SCHNEIDER, 1963).

Ces premiers travaux ne permettent pas d'établir pour l'instant toutes les relations qui existent entre le potentiel générateur et la fréquence des influx induits. Cette question nous semble digne d'intérêt puisqu'une telle relation a été mise en évidence dans le cas d'autres types de récepteurs.

CONCLUSION D'ENSEMBLE

Ces résultats soulèvent à nouveau le problème relatif à la naissance des influx au niveau du récepteur. Nos travaux ne permettent pas de l'éclaircir, mais ils apportent des éléments nouveaux qu'il sera intéressant d'étudier de façon plus approfondie à la lumière des interprétations proposées notamment par MORITA (1959).

L'étude de l'influence du brassage des molécules de parfum et du renouvellement de l'air autour des récepteurs sera effectuée à l'échelon unitaire au cours de prochaines recherches.

RÉSUMÉ

1. — Nous avons enregistré l'activité électrique des récepteurs olfactifs de deux espèces d'insectes : *Blabera craniifer* et *Geotrupes sylvaticus*.

2. — Dans le cas d'une antenne sectionnée de *Blabera*, l'amplitude des électro-antennogrammes est plus grande lorsqu'un renouvellement des molécules odorantes est réalisé autour de la préparation.

3. — Les récepteurs olfactifs des antennes de *Geotrupes*, stimulés par le même parfum, ne donnent pas tous naissance à la même forme de réponse électrique. Dans la plupart des cas, les potentiels d'action induits par le potentiel générateur apparaissent lors de l'établissement de la dépolarisation; cependant, pour certains récepteurs, les influx surviennent seulement lorsque le potentiel générateur a atteint son amplitude maximale.

4. — Il serait utile de préciser l'influence de la ventilation à l'échelon unitaire et d'établir les relations qui existent entre le potentiel générateur et la fréquence des influx induits.

BIBLIOGRAPHIE

- BOECKH (J.), 1962 : Elektrophysiologische Untersuchungen einzelnen Geruchsrezeptoren auf der Antenne des Totengräbers (*Necrophorus*. Coleoptera). *Z. vgl. Physiol.*, 46, 212-248.
- BOECKH (J.), PRIESNER (E.), SCHNEIDER (D.), JACOBSON (M.), 1963 : Olfactory receptor response to the Coackroach Sexual attractant. *Science*, U.S.A., 141, n° 3582, 716-7.
- BOISTEL (J.), 1953 : Etude fonctionnelle des terminaisons sensorielles des antennes d'Hyménoptères. *C. R. Soc. Biol.*, 147, 1683-1688.
- BOISTEL (J.), LECOMTE (J.), CORABŒUF (E.), 1956 : Quelques aspects de l'étude électrophysiologique des récepteurs sensoriels des antennes d'Hyménoptères. *Insectes sociaux*, 3, 25-31.
- HENSEL (H.), 1952 : Physiologie der Thermorezeptoren *Ergebn. Physiol.*, 47, 166-368.
- LACHER (V.), 1964 : Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren für Geruch, Kohlendiäxyd, Luftentchtigkeit und Temperatur auf den Antennen der arbeits biene und Drohne (*Apis mellifica* L.). *Z. Vgl. Physiol.*, 48, 587-623.
- LEGENDRE (R.), 1958 : Recherches sur l'alfaction des araignées. *Ann. des Sci. Nat.*, II^e Série, 20, 141-155.
- MORITA (H.), 1959 : Initiation of Spike potentials in contact chemosensory hairs of insects III. D.C. Stimulation and generator potential of labellar chemoreceptor of *Calliphora*. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 54, 189-204.
- SCHNEIDER (D.), 1955 : Mikro-Elektroden-registrieren die elektrischen impulse einzelner Sinnesnervenzellen der Schmetterlingsantenne. *Industrie. Elektronik* (Elektro, Spezial, Hambourg), 3, 3-7 ?
- SCHNEIDER (D.), 1957 : Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners (*Bombyx mori*. L.). *Z. Vgl. Physiol.*, 40, 8-41.
- SCHNEIDER (D.), 1961 : Untersuchungen zum Bau und zur Funktion der Riechorgane von Schmetterlingen und Käfern. *Berichte der Physikalisch. Medizinischen zu Würzburg Nene Folge Bd. 70.*
- SCHNEIDER (D.), 1963 : Electrophysiological investigation of insect olfaction. *Proc. Ist. Intern. Symposium of Olfaction and Taste*. Pergamon Press.

Interventions de M. DEMOLIN.

1° Avez-vous réalisé des expérimentations du même type avec d'autres composés et particulièrement ceux de la série aromatique ?

2° Enregistrez-vous des variations de potentiel très différentes en fonction de la concentration en Acétate d'amyle ? Ce qui permettrait d'expliquer certaines séquences de comportement ou l'on constate une attraction suivie d'une répulsion.

Réponses de M. GUILLET.

1° Nous avons surtout effectué les stimulations avec de l'acétate d'amyle qui a été utilisé par de nombreux auteurs. Nous avons testé aussi l'essence de citronnelle, l'essence de Bergamote, la coumarine et le Benzène (nous avons abandonné le benzène qui s'est montré toxique). Les réponses présentent entre elles quelques différences, mais nos expériences n'avaient pas pour but de faire une étude comparative des réponses.

2° L'amplitude de l'E.A.G. croît à peu près régulièrement jusqu'à un niveau maximum, en fonction de la concentration en parfum.

Interventions de M. VERRON.

1° Quelle est la technique de ventilation (on aimerait avoir un schéma) ?

2° Etude faite surtout avec des substances répulsives, a-t-on fait des expériences avec des substances attractives et notamment avec des broyats de blattes ?

Réponses de M. GUILLET.

1° L'air est aspiré à travers un tuyau de gros diamètre dont l'orifice est situé à une vingtaine de centimètres au-dessus de la préparation. Ceci crée une turbulence des molécules au niveau de la préparation.

2° Les E.A.G. que nous avons obtenus par stimulation avec l'odeur de jus de carotte ou celle d'un broyat de blatte avaient une amplitude assez faible, mais nous espérons pouvoir tester ces substances à l'échelon unitaire.

Intervention de M. HOWSE.

On a montré que les récepteurs chimiques peuvent fonctionner, dans certains cas, comme récepteurs pour l'humidité. Je voudrais demander si les courants d'air peuvent produire une évaporation sur la surface des sensilles et en conséquence avoir une influence sur le potentiel générateur.

Réponse de M. GUILLET.

L'action de l'humidité sur certains récepteurs olfactifs a été étudiée par LACHER en 1964.

Pour éviter un dessèchement de la surface des sensilles, l'air qui est soufflé en permanence sur la préparation est humidifié et nous n'avons pas réalisé d'expériences avec de l'air sec.

TABLE DES MATIÈRES

LINDAUER (M.) et MARTIN (H.): Die Orientierungsleistungen des Geruchsinnes der Honigbiene	17
FUZEAU-BRAESCH (S.): L'effet de groupe chez le Grillon	31
TCHÉLEBI-PAPILLON (M.) et CASSIER (P.): Influences de la photopériode et de la température sur <i>Locusta migratoria migratorioides</i> (Rch. et Frm.) et sur <i>Schistocerca gregaria</i> (Forsk.) phase gregaria	43
CARLISLE (D. B.) et ELLIS (P. E.): Synchronisation of sexual maturation in desert Locust swarms	63
DEMOLIN (G.): Grégarisme et subsocialité chez <i>Thaumetopoea pityocampa</i> Schiff. Nid d'hiver. Activité de tissage	69
ALIBERT (J.): La trophallaxie proctodeale chez <i>Calotermes Flavicornis</i>	79
BOUILLON (A.): Influence du milieu sur la composition et la régulation des sociétés de <i>Cubitermes</i> Wasmann (Isoptera, Termitinae)	93
HEBRANT (F.): Etude de l'influence du poids des individus et de l'humidité du milieu sur la consommation d'oxygène d'ouvriers de <i>Cubitermes exiguus</i> Mathot (Isoptera, Termitinae)	107
MATHOT (G.): Premier essai de détermination de facteurs écologiques corrélatifs à la distribution et l'abondance du <i>Cubitermes sankurensis</i> Wasmann (Isoptera, Termitidae, Termitinae)	117
DELIGNE (J.): Observations sur l'appareil mandibulaire des soldats de termites: fonctionnement défensif et histogenèse	131
HOWSE (P. E.): Nest building behaviour of the termite <i>Zootermopsis nevadensis</i> (Hagen)	143
NOIROT (Ch.) et NOIROT-TIMOTHÉE (C.): Structures et Ultrastructures dans l'intestin postérieur des Termitidae. Rapport possible avec la Symbiose bactérienne	149
PASTEELS (J. M.): Polyéthisme chez les ouvriers de <i>Nasutitermes lujae</i> lors de l'établissement d'une piste de récolte (Isoptères, Termitidae)	151
SANDS (W. A.): The distribution of Nasute termites (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae), in the Ethiopian Zoogeographical Region	159
STUART ALASTAIR (M.): The structure and function of the sternal gland in <i>Zootermopsis nevadensis</i> (Hagen) and its role in behaviour	173
VERRON (A.): La répartition des termites français dans le département des Pyrénées-Orientales	177
MONTAGNER (H.): Les intercommunications dans les sociétés de guêpes du genre <i>Vespa</i>	187
STRAMBI (A.): Influence du parasite <i>Xenos vesparum</i> Rossi (Strepsiptères, Stylopidés), sur les cellules neurosécrétrices de la pars-intercerebralis de leur hôte <i>Polistes gallicus</i> L. (Hyménoptères, Vespides)	199
VUILLAUME (M.): Cellules rondes et cellules hexagonales chez les Apides et les Vespides	205
DA CRUZ LANDIM (C.) et STAURENGO (M. A.): Glande tarsale des abeilles sans aiguillon	219
LOUVEAUX (J.): Les problèmes d'acclimation chez l'abeille (<i>Apis mellifica</i> L.)	227
ROGER (B.) et PAIN (J.): L'influence de la reine d'abeilles (<i>Apis mellifica</i> L.) sur le taux de mortalité des ouvrières accompagnatrices	235

ROTH (M.): La production de chaleur chez <i>Apis mellifica</i> L.	245
SANDULEAC (E.): Contribution à l'étude génophénotypique des abeilles (<i>Apis mellifica carpatica</i>)	251
WOYKE (J.): Study on diploid drone honey bees	257
DÉLYE (G.): Ecologie des fourmis du Sahara Nord Occidental	263
KNEITZ (G.): Untersuchungen zum Atmungsstoffwechsel der Arbeiterinnen von <i>Formica polyctena</i> Foerst. (Hym., Formicidae)	277
PASSERA (L.): Inhibition de la ponte des ouvrières par les reines chez la fourmi <i>Plagiolepis Pygmaea</i> Latr.	293
LE MASNE (G.): Les transports mutuels autour des nids de <i>Neomyrma rubida</i> Latr.: un nouveau type de relations inter-spécifiques chez les fourmis	303
POLDI (B.): Etudes sur la fondation des nids chez les fourmis. Elevage artificiel d'une larve de <i>Tetramorium caespitum</i> L.	323
SOULIÉ (J.): Sur la répartition géographique des genres de la tribu des <i>Cremastogastrini</i> dans la faune éthiopienne et malgache. Hymenoptera-Formicoidea	331
DARCHEN (R.): Ethologie de quelques araignées sociales. L'interattraction, la construction et la chasse	333
KRAFFT (B.): Contribution à l'étude de la biologie d' <i>Agelena Consociata</i> ..	347
PICHON (Y.) et BOISTEL (J.): Compléments à l'étude électrophysiologique de la transmission synaptique au niveau du sixième ganglion abdominal d'une blatte <i>Periplaneta americana</i> L.	355
GUILLET (J. C.) et BOISTEL (J.): Contribution à l'étude électrophysiologique de l'olfaction chez deux espèces d'insectes: <i>Blabera craniifer</i> et <i>geotrupes sylvaticus</i>	369

ACHEVÉ D'IMPRIMER
EN JUILLET 1967
SUR LES PRESSES
D'EDOUARD PRIVAT
TOULOUSE - 3793-7-1967
PRINTED IN FRANCE