

NoiroT

Tome I. N° 4

Décembre 1953

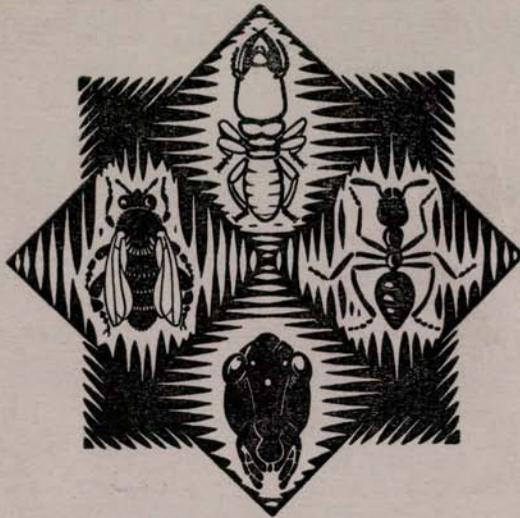
# BULLETIN

édité par

LA SECTION FRANÇAISE

de

L'UNION INTERNATIONALE  
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



105, B<sup>e</sup> RASPAIL  
PARIS - 6<sup>e</sup>

**Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et  
Biologie Animales, 11<sup>e</sup> série, tome XIV, 1952.**

---

*Supplément au Bulletin de la Section française de l'Union  
Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux.*  
Communications faites lors du Symposium de Paris,  
13-14-15 juin 1952.

# NOTES SUR LA PHYLOGÉNIE DES NIDIFICATIONS DES APICOTERMES

Par le Docteur DESNEUX

---

Les tentatives de classer en séries phylogénétiques les nids de Termites en général (1) n'ont abouti jusqu'à présent qu'à des résultats « terriblement artificiels » (GRASSÉ).

Il en va tout autrement dans le champ restreint des constructions extraordinairement spécialisées des *Apicotermes* de l'Afrique tropicale, qui constituent un groupe homogène où il est possible de déceler en toute vraisemblance des processus évolutifs.

En 1948 (2), dans une étude sur la structure de ces habitations, je n'ai fait qu'effleurer la question de leur phylogénie — en indiquant, entre autres, l'existence probable de lignées multiples, — et, en 1950, EMERSON (3), a esquissé un groupement conçu dans cet esprit. La question peut être reprise aujourd'hui grâce à l'apport de matériaux nouveaux. Je ne puis toutefois qu'en indiquer les grandes lignes (4).

Dans l'ensemble des caractères généraux communs à tous les types de nidifications hypogées des *Apicotermes*, celui qui les définit essentiellement, c'est la structure de leur paroi, dont la particularité fondamentale est l'aménagement d'un dispositif *organisé, homogène, indépendant* à chaque étage, de conduits inaccessibles aux habitants.

Ce caractère répond, par des solutions diverses — simples ou compliquées — à un élément de base commun : la *perméabilisation de la paroi*, ces conduits étant, en principe, en rapport avec l'intérieur et l'extérieur de la construction. Cette notion permet un classement rationnel et la mise en évidence de phénomènes évolutifs. Dans l'essai de groupement ci-dessous, la structure de l'enveloppe des nidifications est toujours envisagée *du dedans au dehors*.

## Groupe I :

Les multiples solutions de continuité de la paroi se présentent, à chaque étage, sous forme de nombreuses fentes horizontales (fentes internes) subégales entre elles, débouchant *individuellement* à l'extérieur dans autant d'*expansions correspondantes de la paroi*, sans interposition d'aucune galerie.

A. Les fentes internes correspondent chacune à un conduit toujours *court*, dont la section est uniforme ou, du moins, se modifie progressivement.

AA. Les « fentes internes » se prolongent chacune par un long conduit à *deux sections*, de calibres très différents.

Nids d'*Apicotermes lamani* Sj.

B. Les fentes internes se continuent dans autant de « *gargouilles* » saillant directement à l'extérieur, leurs orifices externes restant visibles.

Nids à gargouilles.

BB. La lèvre supérieure des expansions externes de la paroi, recouvrant individuellement les fentes, les cache complètement.

Nids à écailles.

### Groupe II:

Les fentes internes (toujours multiples et individuelles) débouchent à chaque étage sous un *auvent continu* ceinturant la construction.

Nids dits à « lames imbriquées ».

### Groupe III:

Les fentes internes (toujours multiples et individuelles) débouchent à chaque étage dans une *galerie continue*, circulaire, régulièrement perforée vers l'extérieur de *pores multiples* en nombre équivalent à celui des fentes.

A. Les pores externes sont dans l'axe des fentes.

Nids dits « du Mayumbe ».

AA. La position des pores externes alterne avec celle des fentes.

Nids d'*A. kisantuensis*,  
Nids d'*A. angustatus*,  
et multiples intermédiaires.

*Groupe IV*: Il n'y a pas de séries de fentes isolées, mais, à chaque étage, une *fente horizontale continue* donnant dans une galerie circulaire régulièrement percée vers l'extérieur de pores nombreux.

Nids d'*A. arquieri*.

### Groupe V:

Il n'y a *aucune fente interne* ni *aucun pore externe* dans les galeries circulaires ménagées dans la paroi.

Nids dits d'*A. « occultus »* (?).

Si, du point de vue de la « morphologie » de la construction, l'importance de la notion de *perméabilisation* de la paroi saute aux yeux, tout nous indique que, du point de vue phylogénétique, elle doit être considérée

comme le principe *initial*. En effet, d'une part, l'exigence de cette disposition étant satisfaite de la manière évidemment la plus simple dans les nids B et BB du groupe I à « gargouilles » ou « écailles » isolées, l'adjonction à ces dernières d'une galerie circulaire (groupe III) reste subordonnée au maintien de la perméabilité de la paroi : les perforations de la galerie vers l'extérieur le prouvent.

D'autre part, le mode de construction de ladite galerie circulaire, *directement observable sur certains nids*, nous met sous les yeux le processus de transition du type simple (groupe I, B et BB) au type compliqué (groupe III). C'est-à-dire que la genèse de la galerie circulaire, là où nous pouvons la saisir, nous démontre sans doute possible qu'elle est une acquisition secondaire.

Les fentes horizontales multiples, entre « pilastres », régulièrement distribuées à chaque étage, représentent une disposition commune à la grande majorité des types connus (groupes I, II, III). A cette disposition s'oppose celle réalisée par le seul *Apicotermes arquieri*, la *fente horizontale continue* (groupe IV).

Dans tous les nids des groupes I, II, III, la continuité de l'édifice est assurée d'étage en étage par l'ensemble des « pilastres » entre lesquels sont ménagées les fentes : l'enveloppe limitant extérieurement les galeries circulaires, là où elles existent, est une *addition* nullement indispensable à l'existence même de la construction.

Au contraire, dans le nid construit par *Apicotermes arquieri*, la présence d'une fente *ininterrompue* entre la galerie circulaire et la chambre intérieure qui lui correspond implique que la cohésion de l'édifice soit assurée par la partie la plus externe de son enveloppe. En d'autres termes, la galerie circulaire est ici *incluse* dans une construction et non *apposée* par dessus. Des dispositions tellement différentes paraissent devoir dépendre de modes de construction très différents eux aussi.

L'analogie du dispositif d'ensemble dans les deux cas [*fente (s) — galerie circulaire — perforations*], subordonné au même caractère fonctionnel, pourrait s'interpréter comme un phénomène de convergence comparable à ceux de l'évolution organique.

Il reste à interpréter la structure toute particulière du nid dit d'*Apicotermes occultus*. C'est par pure conjecture que SJÖSTEDT a attribué à cette espèce un petit nid de la Guinée française appartenant au Muséum de Paris, dont on ne saurait douter cependant qu'il ne soit l'œuvre d'un *Apicotermes*. Construction souterraine, à étages, elle possède des galeries *circulaires* dans sa paroi : mais celles-ci sont dépourvues de toute fente vers l'intérieur comme de tout pore vers l'extérieur.

De telles galeries à paroi close ne peuvent assurer la perméabilité de la paroi : elles représentent un des éléments du dispositif complexe dans lequel nous les avons vues apparaître à titre d'acquisition secondaire (groupe III). Nous en concluons qu'en dépit de leur simplicité de structure elles ne sont ici nullement primitives, mais sont le vestige d'une disposition compliquée ayant perdu sa fonction. (La notion de « perméabilisation » de la paroi

du nid ne permet pas de préjuger de la fonction exacte qui y est attachée, mais il paraît clair que le rôle *éventuel* des galeries imperforées soit *a priori* beaucoup moins important.)

Telles sont les grandes lignes que l'on peut dégager de l'examen de ces surprenantes nidifications. On y trouve les éléments d'une phylogénie et l'on peut y déceler des lignées multiples : dans l'une de celles-ci, par exemple, on peut suivre l'évolution de la forme d'un conduit grâce à une série de stades intermédiaires des plus curieux (nids AA, groupe III). Dans cette série d'au moins quatre types, nous ne connaissons les constructeurs que de deux d'entre eux (*A. kisantuensis* et *A. angustatus*), espèces bien voisines. Que penser des constructeurs des structures intermédiaires ? Il est fort possible que l'on ne puisse pas déterminer chez eux des caractères spécifiques corrélatifs de particularités de leurs constructions. Or la constance de dispositions architecturales distinctes, observées dans de multiples spécimens de nids, ne permet pas de douter qu'elles ne soient l'expression positive de comportements définis, fixés, des Termites qui les élaborent. Elles possèdent dès lors une signification comparable à celle des caractères morphologiques et, en cas d'insuffisantes différenciations de ceux-ci, nous obligent à admettre l'existence de races éthologiques.

---

## BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

---

1. Essais de HOLMGREN (1911), BUGNION (1923), KEMNER (1927).
  2. Les nidifications des *Apicotermes* (*Revue Zool. et Bot. africaine*, t. 41, 1-54).
  3. *Colloque international sur la structure et la physiologie des Sociétés animales*, Paris, mars 1950.
  4. Un travail d'ensemble sur la question paraîtra prochainement dans les *Annales du Musée du Congo belge*.
-

**QUELQUES ASPECTS NOUVEAUX  
DE LA TAXONOMIE  
ET DE LA BIOLOGIE DES DORYLES AFRICAINS  
(HYMÉNOPTÈRES, *FORMICIDÆ*)**

Par **R. P. A. RAIGNIER** et **J. K. A. VAN BOVEN**

---

Les auteurs ont été chargés par l'I. R. S. A. C. et l'I. N. E. A. C. d'une mission scientifique au Congo belge, dans la région de la cuvette centrale. Ils exposent un bref résumé d'un mémoire qui paraîtra sous peu et qui sera consacré à l'étude systématique, biométrique et biologique des Fourmis voyageuses africaines, et en particulier du sous-genre *Anomma*.

Les résultats nouveaux peuvent être condensés comme suit :

**I. — PARTIE SYSTÉMATIQUE.**

**A. — Ouvrières.**

Se basant sur plus de 7 000 mensurations, les auteurs ont tenté d'approcher une expression objective du polymorphisme des ouvrières.

I. *Dorylus (Anomma) wilverthi* Em.

1. La longueur totale du corps diminuant :

a. La plus grande largeur de la tête se déplace vers l'arrière ;

b. La tête devient plus plate ;

c. Le clypeus devient plus proéminent ;

d. Le nombre des articles du funicule devient plus petit ;

e. L'indice du pétiole devient plus élevé ;

f. La pubescence et la sculpture du corps augmentent.

2. Les rapports entre la longueur du scape d'une part et la longueur de la tête d'autre part présentent une courbe en forme de « U ».

II. Sous-genre *Anomma*.

1. La tête de l'ouvrière major :

a. Est toujours plus longue que large chez *wilverthi*, le groupe *kohli*,

*emeryi* et *titan*, tandis que, chez le groupe *nigricans* et *gerstäckeri*, elle est toujours plus large que longue ;

b. Est rectangulaire chez le groupe *emeryi*, *kohli*, *titan* et *gerstäckeri*, tandis que, chez *wilverthi* et le groupe *nigricans*, elle est trapézoïdale.

2. Chez toutes les formes, le groupe *kohli* excepté :

a. L'indice céphalique diminue avec la diminution de la longueur totale du corps ;

b. Il existe une corrélation rectilinéaire entre l'indice céphalique et la longueur du corps (chez *kohli* la corrélation s'exprime par une courbe).

3. Le pétiole est toujours plus long que large chez *wilverthi*, le groupe *nigricans*, *emeryi* et *titan*, sauf chez les plus petits individus. Il est toujours plus large que long chez *gerstäckeri* et le groupe *kohli*.

4. La valeur numérique de l'indice du pétiole est indépendant de la longueur du corps chez le groupe *kohli*. Elle s'exprime par une courbe en forme de « U » chez le groupe *nigricans*, chez *wilverthi* et *emeryi*.

5. Suivant la valeur numérique de l'indice du scape, les ouvrières du sous-genre *Anomma* peuvent être réparties en deux groupes : *nigricans*, *wilverthi* et *mayri*, d'une part et *kohli*, *emeryi*, *gerstäckeri* et *titan* d'autre part.

6. D'après nos données actuelles, cette répartition répond à la biologie propre à ces groupes.

## B. — Reines.

Vingt-neuf exemplaires dont vingt-huit du sous-genre *Anomma* ont été soigneusement étudiés.

1. Le sous-genre *Anomma* est morphologiquement très nettement distinct du sous-genre *Dorylus*. Ceci se retrouve également dans la biologie propre des deux sous-genres.

2. L'indice hypopygial a une valeur caractéristique pour chacune des espèces et sous-espèces.

3. Il existe une corrélation positive entre la longueur du pétiole et la longueur totale du corps.

4. Les rapports entre les différentes parties du corps présentent une distribution proportionnellement identique dans le sous-genre *Anomma*.

5. La comparaison entre rapports homologues révèle une différence nette entre les sous-genres *Anomma* et *Dorylus*.

6. La forme *molestus* ne peut être une variété de la sous-espèce *burmeisteri*.

7. *Dorylus (Anomma) nomadas* Santschi = *Dorylus (Anomma) wilverthi* Em.

8. *Dorylus (Anomma) nigricans* Forel (nec Illiger) = *Dorylus (Anomma) nigricans* subsp. *burmeisteri* var. *molestus* Mayr.

9. Les reines sans ouvrières peuvent être identifiées avec précision.

### C. — Mâles.

1. Seuls les exemplaires ailés fraîchement éclos dans le nid peuvent être attribués à une espèce déterminée. Tous les autres, fussent-ils trouvés marchant dans une colonne, peuvent appartenir à des espèces, voire même à des sous-genres différents.

2. A présent, seuls les mâles de *Dorylus (Anomma) wilverthi* Em. ont été identifiés authentiquement.

3. La couleur, la sculpture et la pubescence sont des caractères très variables.

4. Seules les longueurs dont les coefficients de variabilité se situent entre 2 et 4 sont utilisables en dichotomie.

5. Le fait que la longueur des mandibules est de quatre fois leur largeur à la base constitue un caractère constant et distinctif pour *wilverthi* et peut-être même pour tout le sous-genre.

6. Contrairement aux reines et ouvrières, les mâles ont une longueur du corps très constante.

7. La position relative des nervures alaires et la structure de l'aile, ainsi que la longueur des mandibules, sont des caractères distinctifs du sous-genre.

## II. — PARTIE BIOMÉTRIQUE

### I. *Polymorphisme des castes.*

1. Il existe une très forte différence entre la longueur du corps chez les mâles, les femelles et les ouvrières.

2. La variabilité de la longueur du corps est la plus grande chez l'ouvrière, la plus petite chez le mâle.

3. Les rapports, qui sont très constants chez les femelles et les mâles, sont extrêmement variables chez les ouvrières.

4. Une systématique objective ne peut pas être fondée sur les seules ouvrières.

### II. *Vitesses de déplacement.*

1. La vitesse moyenne des *Anomma* est de 4<sup>cm</sup>,5 par seconde dans leurs colonnes de ravitaillement (1 315 obs.).

2. La vitesse individuelle est sans importance. Elle est l'expression de l'excitation globale de la population entière.

3. On peut prouver statistiquement qu'il existe une différence entre la vitesse :

a. Propre à différentes colonies de la même espèce.

b. D'une expédition prédatrice et d'un exode chez la même colonie.

c. De jour et de nuit.

### III. *Densité des colonnes.*

1. Il existe une différence nette entre la largeur des colonnes de *wilverthi* et de *nigricans*, ainsi qu'entre le nombre moyen de fourmis au centimètre carré.

2. Dans leurs colonnes, les *Anomma* courent les unes sur les autres.

3. La densité des colonnes est plus grande dans un exode que dans une razzia.

### IV. *Allométrie.*

1. La courbe de fréquence de la longueur du corps est à sommet unique chez *Anomma*.

2. Toutes les transitions existent entre grands et petits individus.

3. Il existe une allométrie négative entre la longueur de la tête et la longueur du corps.

4. Il existe une allométrie positive entre la largeur de la tête et la longueur du corps.

5. La capsule céphalique se modifie d'une façon isométrique avec la longueur du corps.

6. La notion de soldat ne correspond pas à la réalité et il faudrait la remplacer par le terme « ouvrière major ».

## III. — PARTIE BIOLOGIQUE

### A. — Les nids.

1. Il existe deux genres de nids nettement distincts par leur structure : ceux de *wilverthi* et ceux du groupe *nigricans*. Cette structure peut rendre compte de la différence de comportement caractérisant ces deux groupes.

2. La grande majorité des nids se trouve au pied d'un arbre, mort ou vivant. Des nids de *wilverthi* ont été trouvés en terre meuble.

3. Les arbres colonisés appartiennent à 23 genres différents.

4. La population totale d'un nid peut atteindre plus de 20 millions.

### B. — Les expéditions de ravitaillement.

1. 926 colonnes prédatives ont été observées, dont 582 de *wilverthi* et 344 du groupe *nigricans*.

2. Les colonnes de chasse sont toujours précédées par une dispersion, seul endroit où les fourmis chassent, et qui progresse d'une vingtaine de mètres à l'heure.

3. Les colonnes n'ont aucune orientation dirigée et la direction suivie est purement fortuite.

4. La longueur des colonnes est en moyenne de 125 mètres. La largeur est de 3<sup>m</sup>,17 chez *wilverthi* et de 1<sup>m</sup>,81 chez *nigricans* (moyenne).

5. Méandres et bifurcations sont causés par des obstacles. De ces bifurcations peuvent naître de vrais carrousels où les fourmis tournent en rond sans but.

6. Les parties souterraines de colonnes ne sont pas des adaptations aux circonstances extérieures, mais un exutoire à l'état d'excitation d'une partie de la colonie.

7. Les colonnes de *wilverthi* sont plus souvent en surface que celles de *nigricans*.

8. Les colonnes se dirigent dans toutes les directions, avec, pour les deux groupes, une déficience inexplicée dans la direction Sud-Est.

9. Une expédition peut se former à tous les moments de la journée. Une préférence se remarque pour les départs dans les premières heures de la nuit, avec fin d'expédition vers midi le lendemain.

10. Une colonie peut envoyer plusieurs expéditions par jour. *Wilverthi*, ici aussi, est nettement plus actif que *nigricans*.

11. Le domaine exploité par un seul nid s'étend sur quatre ou cinq hectares. Le butin remporté est très uniforme. Le pourcentage des porteuses de butin dans une colonne est nettement supérieur chez *wilverthi*.

### C. — Les colonnes d'exode ou de déménagement.

1. Un exode n'est jamais précédé d'une dispersion, mais suit souvent une ancienne piste d'expédition.

2. La durée moyenne des déménagements est de cinquante-six heures.

3. Le couvain transporté dans un exode peut atteindre les trois millions de pièces (larves et nymphes).

4. La distance moyenne parcourue est nettement supérieure à celle des expéditions : moyenne de 223 mètres.

5. Les exodes ont lieu, chez *wilverthi*, d'après un rythme triple de 25, 11 et 56 jours. Chez *nigricans*, les séjours dans un même nid sont beaucoup plus longs.

### D. — Interprétation causale des exodes.

1. Les exodes ne sont pas dus à une déficience de la nourriture ni à aucune cause extérieure.

2. Ils sont déclenchés périodiquement par un état psycho-physiologique de la colonie, basé sur l'éclosion massive périodique d'un couvain.

3. Le rythme de ces éclosions est à la base du rythme des exodes.

## E. — BIOLOGIE DES CASTES

### A. — Les mâles.

1. Les mâles aptères rencontrés dans les colonnes sont les fécondateurs normaux de la reine aptère et claustrée dans le nid.

2. Ils sont capturés par les colonnes de ravitaillement ou s'engagent librement sur les pistes de celles-ci.

3. Leur stade larvaire dure de 20 à 25 jours, leur stade prépupal de 10 à 15 jours, leur stade nymphal une bonne dizaine de jours. Les ouvrières ne chassent pas les mâles adultes du nid, mais tâchent plutôt de les y retenir.

4. La présence de larves mâles dans le nid occasionne un séjour double de la colonie dans celui-ci (moyenne 56 jours, au lieu d'une moyenne de 25 jours). Les larves ne sont pas transportées dans les exodes.

5. Un couvain mâle peut apparaître à n'importe quel moment de l'année. Il n'apparaît pas dans toutes les colonies. Par contre, une même colonie peut en faire apparaître à plusieurs reprises successives. Le tout dépend du hasard qui permet aux ouvrières d'introduire dans le nid des mâles fécondateurs. La reine non fécondée produit des mâles.

6. Avec un couvain mâle (plusieurs milliers) il y a toujours présent, dans le nid, un couvain ouvrière normal.

7. Des mâles de position systématique très différente peuvent être trouvés dans les colonnes, et leur présence ne permet nullement d'identifier l'espèce du mâle à l'espèce des ouvrières.

### B. — Les reines.

1. Il n'y a jamais qu'une seule reine par colonie.

2. Elle est toujours aptère et aveugle.

3. Elle se trouve dans un état de physogastrie modéré et permanent.

4. Elle a un cycle de ponte d'environ 20-25 jours.

5. La ponte peut s'étaler sur plusieurs jours.

6. La ponte est indépendante des exodes : elle peut avoir lieu aussi bien avant qu'après le déménagement.

7. La fécondation peut avoir lieu en pleine période de ponte. La partie fécondée des œufs donnera du couvain ouvrière; la partie non fécondée, des mâles.

8. La fécondation dépend du hasard de la rencontre, par les colonnes de chasse, d'un mâle fécondateur.

9. Cette fécondation peut se répéter plusieurs fois dans la vie d'une même reine, ce par quoi celle-ci fait exception à la règle générale de la fécondation unique de la reine au début de la fondation d'une nouvelle colonie.

10. La reine peut être fécondée par des mâles appartenant même à un sous-genre différent.

### C. — Psychologie des ouvrières.

1. Elle révèle un caractère très primitif : tout y est réaction de groupe, un grégairisme où seul un nombre réduit de réflexes semble jouer un rôle. Aucune initiative personnelle.

2. Les sentinelles ne se mettent en position qu'à la suite d'une perturbation. Ceci n'est pas une fonction réservée aux seuls « soldats ou ouvrières major », mais elle est effectuée aussi bien par les petits individus.

3. Dans les colonnes, les grandes ouvrières portent du butin aussi bien que les petites.

4. La « sentinelle » semble réagir sur la commande d'un double réflexe : une excitation très grande et l'attouchement fortuit de la colonne ou d'autres ouvrières qui passent (espèce de rhéotactisme). Ce jeu de réflexes simples explique également le comportement lors de la formation de ponts vivants.

5. Les déménagements de la colonie sont la suite d'une excitation généralisée provoquée par l'éclosion relativement brusque d'un grand nombre (plusieurs centaines de mille) d'ouvrières.

6. Les *Anomma* manifestent une tolérance exceptionnelle chez les fourmis à l'égard d'autres colonnes ou même à l'égard d'autres espèces de fourmis.

7. A l'intérieur de la colonne, les fourmis ne semblent pas s'orienter individuellement, mais sont poussées passivement par la masse.

8. *Wilverthi* et *nigricans* constituent deux groupes psychologiquement très différents, *wilverthi* étant plus actif, plus réactif, déménageant plus souvent, se développant plus rapidement, etc. Cette différence peut être mise en rapport avec la structure des nids, *wilverthi* ayant une température physiologique propre, qui manque à *nigricans*.

# LES SOINS ET L'ALIMENTATION DES JEUNES CHEZ LES TERMITES

Par Ch. NOIROT

---

Chez les Termites, les rapports interindividuels atteignent à un très haut degré de complexité, même chez les formes inférieures. Il semble bien établi qu'un Terme isolé ne peut survivre longtemps, et GRASSÉ et CHAUVIN (1944) ont montré que la viabilité des élevages croissait avec le nombre des individus les composant.

Mais les Isoptères sont des Insectes lucifuges, très sensibles aux ébranlements mécaniques, à l'agitation de l'air ; aussi l'observation précise de leur comportement est-elle très difficile, et les documents sont beaucoup moins nombreux que chez les Fourmis.

## LE SOIN DES ŒUFS

Après leur ponte, les œufs sont réunis en amas plus ou moins importants, et on peut voir facilement les Termites les transporter et les lécher. L'observation est particulièrement aisée dans le cas des colonies nouvellement fondées, où les soins sont donnés par le couple royal (surtout le mâle d'après BUCHLI, 1950). Nous pensons que ces soins sont indispensables à l'éclosion des œufs ; nous avons en effet à plusieurs reprises essayé d'obtenir l'éclosion d'œufs de *Calotermes flavicollis* ou de *Reticulitermes lucifugus* en l'absence de Termites, mais toujours sans succès ; pour la première au moins de ces deux espèces, il est difficile d'invoquer le microclimat du nid, car le *Calotermes* vit en sociétés peu peuplées dans des galeries creusées dans le bois, où les conditions (température, humidité) doivent varier notablement, même au cours de la journée.

La sortie du nouveau-né de la coque de l'œuf paraît aidée dans certains cas par les ouvriers ou les imagos (BUCHLI, 1950), mais cette aide ne serait pas indispensable.

## LÉCHAGE ET TRANSPORT DES LARVES

Les activités de léchage sont très développées chez les Termites, et sans doute au moins aussi importantes que chez les Fourmis, bien que l'observation n'en soit pas aussi facile.

A l'éclosion, la larve nouveau-née est vigoureusement léchée par les ouvriers (ou les sexués dans le cas des jeunes colonies), mais ces soins se produisent aussi durant les intermues, bien qu'avec moins d'intensité.

Le transport des jeunes larves peut être fréquemment observé : les ouvriers les saisissent entre leurs mandibules par le cou, la tête de la larve en général dirigée vers l'avant ; ce sont principalement les larves du premier stade, très peu mobiles, qui sont ainsi véhiculées.

Un cas remarquable de transport des larves est observé dans la *Sociotomie* (GRASSÉ et NOIROT, 1951) : chez les *Anoplotermes* et les *Trinervitermes* africains, la migration au grand jour d'une partie de la colonie avec la reine physogastre permet d'observer de nombreux ouvriers portant de jeunes larves entre leurs mandibules ; les larves âgées peuvent aussi être transportées, mais en général se déplacent elles-mêmes. Les ouvriers des *Trinervitermes* transportent aussi les blessés et les cadavres.

### SOINS DES ANIMAUX EN MUE

Dans toutes les espèces, les individus qui viennent de muer exercent sur leurs congénères une vive attraction ; ceux-ci viennent lécher avidement le liquide exuvial et dévorer l'ancienne chitine.

En outre, on a souvent observé les ouvriers en train d'aider un animal en mue à se débarrasser de l'exuvie. Dans bien des cas, le concours d'autres individus n'est pas absolument nécessaire et la mue *peut* s'effectuer chez un animal isolé, bien qu'il s'agisse alors d'une opération longue et difficile. C'est ce qui se passe chez un Terme inférieur tel *Calotermes*, où nous avons obtenu la mue d'animaux isolés, mais avec un gros déchet. Chez *Reticulitermes*, l'aide des ouvriers serait constante, au moins pour les quatre premières mues (BUCHLI, 1950).

Nous manquons d'information en ce qui concerne les *Termitidæ* ; la mue qui transforme un ouvrier en soldat-blanc paraît impossible à l'individu isolé. Une étude comparée de diverses espèces et des différents stades de chacune serait sans doute d'un grand intérêt.

### ALIMENTATION DU COUVAIN

#### 1° Les aliments des Termites.

Nous distinguerons avec GRASSÉ (1949) les *aliments bruts* pris directement au milieu extérieur (bois, matières végétales, humus) et les *aliments élaborés*, provenant d'un autre individu de la société.

Les aliments élaborés sont de deux sortes :

a. *L'aliment stomodéal* est donné par régurgitation ; ou bien c'est un *liquide clair*, sans matières solides, considéré comme étant de la salive pure,

ou bien il est formé du *contenu du jabot* de l'ouvrier (débris végétaux, humus) plus ou moins mélangé de salive.

*b. L'aliment proctodéal* n'existe avec certitude que chez les Termites inférieurs, possédant des Flagellés symbiotiques. Il est formé d'une gouttelette du contenu de la panse (intestin postérieur), qui vient sourdre à l'anus et qui grouille de Protozoaires et montre aussi de fins débris de bois (GRASSÉ et NOIROT, 1945).

*Cet aliment proctodéal est bien distinct des excréments*, moins chargés en eau et qui ne comportent jamais de Flagellés vivants.

La gouttelette proctodéale est émise sous l'influence de stimuli spécifiques : caresse des derniers segments abdominaux par les antennes et les pièces buccales d'un congénère ; il est possible que les individus dont le rectum est vide soient seuls sollicités.

Les données que nous possédons sur les aliments du couvain sont basées essentiellement sur l'examen des contenus intestinaux. A ce propos, il ne faut pas perdre de vue les phénomènes qui se produisent au moment de la mue et qui sont absolument généraux chez les Termites. Avant la mue, le tube digestif se vide, puis se produit une rénovation complète de l'épithélium de l'intestin moyen. Les intima stomodéale et proctodéale ne sont pas rejetées avec l'exuvie, mais éliminées toutes deux *par l'anus* un ou deux jours après. Le renouvellement de l'épithélium mésentérique a été étudié par WEYER (1935), et nous l'avons retrouvé, chaque fois que nous avons cherché à le voir, à toutes les mues, dans toutes les espèces. Ainsi, il ne faut pas confondre avec des aliments les débris d'épithélium ou d'intima que l'on trouve dans le tube digestif des animaux au voisinage de la mue. Il en va de même des gouttelettes de sécrétion holo-mérocrite produites pendant l'intermue par l'intestin moyen ; ces phénomènes semblent à l'origine d'interprétations erronées faites par les anciens auteurs à propos des Termites champignonnistes.

## 2° Termites inférieurs.

Nous appelons ici Termites inférieurs les Insectes des familles des *Mastotermitidæ*, *Termopsidæ*, *Calotermitidæ*, *Hodotermitidæ*, *Rhinotermitidæ*, qui hébergent dans leur intestin postérieur des Flagellés symbiotiques, par opposition aux Termites supérieurs (famille des *Termitidæ*) qui n'en ont pas. Nous n'avons de documents que sur les *Calotermitidæ* et *Rhinotermitidæ*.

Les Flagellés symbiotiques sont éliminés à chaque mue larvaire (avec quelques exceptions, voir GRASSÉ et NOIROT, 1945 ; GRASSÉ, 1952) et sont réacquis par prise de l'aliment proctodéal après la mue. Ce simple fait souligne bien la nécessité des échanges trophallactiques, puisque sans Flagellés les Termites inférieurs ne peuvent digérer le bois dont ils se nourrissent.

a. *Calotermitidæ*. — Chez ces formes primitives, le régime xylophage semble la règle durant tout le développement. Tel est le cas de *Calotermes flavicollis* (GRASSÉ et NOIROT, 1945).

Dès le premier stade, les larves viennent prendre l'aliment proctodéal à l'anus des ouvriers [ou des imagos dans le cas d'une jeune colonie (GOETSCH, 1936 ; GRASSÉ, 1942)] et acquièrent ainsi leur faune intestinale ; mais durant le premier stade larvaire les grands Flagellés (*Jænia*, *Microrhopalodina*) sont absents ; sans doute à cause de leur taille sont-ils dilacérés par les dents du gésier. Au deuxième stade larvaire, la faune est très généralement complète. Dès lors, les Flagellés et le bois sont présents dans le tube digestif à tous les stades du développement (mis à part naturellement les périodes de mue). Alors que les larves du premier stade, très peu actives et à mandibules non chitinisées, sont incapables de s'alimenter directement, à partir du deuxième stade elles commencent à ronger le bois, mais sont encore largement tributaires de leurs congénères pour l'alimentation ; en effet, un élevage formé uniquement de larves II ne peut survivre longtemps. A partir du troisième et surtout du quatrième stade, la nutrition de l'insecte est avant tout indépendante, mais des échanges de nourriture ont lieu pendant toute la vie.

L'aliment stomodéal (salive ou bois régurgité) est utilisé également pour la nourriture des larves, mais nous ne savons pas dans quelle proportion. Rien ne permet non plus d'affirmer que des différences dans la nourriture reçue par les larves seraient responsables de leur évolution vers telle ou telle caste.

b. *Rhinotermitidæ*. — Il s'agit de Termites nettement plus évolués, et on constate corrélativement que la dépendance du couvain dure plus longtemps.

Chez *Reticulitermes lucifugus* (GRASSÉ et NOIROT, 1945), les larves des premier et deuxième stades sont incapables de s'alimenter par elles-mêmes. Celles du premier stade sont dépourvues complètement de Flagellés symbiotiques bien que leur tube digestif contienne du bois, celles du deuxième ont une faune intestinale très peu abondante et incomplète ; à partir du troisième stade, l'animal est capable de ronger le bois.

L'absence totale de Protozoaires au premier stade nous avait fait penser que ces larves étaient nourries exclusivement d'aliment stomodéal, mais BUCHLI (1950) a observé les larves nouveau-nées de *Reticulitermes* tétant le fluide proctodéal à l'anus des parents.

Les nymphes, caractérisées par leurs fourreaux alaires, apparaissent après la deuxième mue. Elles reçoivent l'aliment proctodéal, car leur faune intestinale est complète. Bien que capables de ronger le bois, elles sont surtout nourries par les ouvriers ; peut-être reçoivent-elles une plus forte proportion de salive, car leur tube digestif, moins volumineux que celui des ouvriers, montre en outre une densité plus faible des débris de bois.

Il semble que chez des *Rhinotermitidæ* plus évolués, tels que *Coptotermes* ou *Schedorhinotermes*, la période pendant laquelle les larves sont

nourries entièrement par les ouvriers dure plus longtemps ; chez *Coptotermes* notamment, les larves jeunes restent confinées dans le nid (qui est du type concentré), mais nous ne savons pas jusqu'à quel stade.

### 3° Termites supérieurs (Termitidæ).

Cet énorme ensemble, composé surtout de formes tropicales, est encore très mal connu.

Le premier stade larvaire est morphologiquement indifférencié ; après la première mue, on peut distinguer les *nymphes*, qui après cinq mues supplémentaires donneront les imagos et les *larves* qui sont à l'origine des ouvriers et des soldats (BATHELLIER, 1927 ; NOIROT, 1952).

Alors que chez les *Rhinotermitidæ* le passage des larves aux ouvriers est progressif, chez les *Termitidæ* se produit un changement profond lors de la troisième (*Macrotermitinæ*) ou de la deuxième mue (autres sous-familles), mue qui transforme la larve en ouvrier ; si la morphologie est peu modifiée, la physiologie et le comportement subissent une *transformation radicale* ; les larves sont entièrement blanches (corps gras développé), peu mobiles, à chitine molle ; leurs mandibules ne sont pas du tout sclérifiées et ne permettent aucune mastication ni aucun travail de construction. D'autre part, *ces larves ne quittent pas le nid*, ne s'aventurent pratiquement jamais dans les galeries de la périécie, *étant sous la dépendance complète des ouvriers*. Ceux-ci, au contraire, très mobiles et actifs, à mandibules bien chitinisées, effectuent tous les travaux ; leur corps gras est peu développé, et la coloration plus ou moins foncée de l'abdomen est surtout due au contenu intestinal. Les ouvriers issus des larves sont pourtant dans bien des cas susceptibles de muer encore, pour donner soit des soldats-blancs, soit des ouvriers d'un stade supérieur ; mais il est presque toujours très difficile de séparer à vue d'œil les différents stades d'ouvriers, et leur comportement paraît très semblable. Aussi ne suivrons-nous pas l'opinion de BATHELLIER (1927) qui, chez *Nasutitermes matangensis* appelle « larves actives » nos ouvriers du premier stade.

Pour l'étude plus précise du régime alimentaire, nous étudierons à part les Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*).

a. *Sous-familles autres que celle des Macrotermitinæ*. — Les *larves de neutres* (deux stades successifs) reçoivent une alimentation exclusivement liquide. Nous ne trouvons jamais d'éléments figurés dans leur tube digestif (toutefois nous avons observé quelques débris de bois, en très petite quantité, dans l'intestin postérieur de larves de *Nasutitermes arborum*).

Nous pouvons donc affirmer que ces larves reçoivent exclusivement de l'aliment stomodéal, formé probablement de salive pure.

Les *nymphes* ont également le tube digestif optiquement vide jusqu'à l'avant-dernier stade. Rien ne permet jusqu'ici d'affirmer que leur régime alimentaire est différent de celui des larves.

Les nymphes des dernier et avant-dernier stades montrent des faits différents suivant les cas. Notons que la production des nymphes se fait seulement à une certaine période de l'année (BATHÉLLIER, 1927), qui varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Le développement de ces nymphes, d'abord très rapide, subit généralement un arrêt à l'avant-dernier stade, arrêt qui peut atteindre plusieurs mois ; au contraire, les deux dernières mues se succèdent assez rapidement.

Les nymphes de l'avant-dernier stade sont, chez certaines espèces primitives, des animaux actifs, capables de sortir du nid et d'accompagner les ouvriers dans les galeries de la péricécie : ces nymphes ont un tube digestif bourré de bois, une panse rectale aussi importante que celle des ouvriers. Tel est le cas des *Amitermes* (*A. evuncifer*, *A. santchii*), et de *Termes* (= *Mirotermes*) *hospes*, où les nymphes âgées paraissent capables de s'alimenter, au moins en partie, par elles-mêmes. Les nymphes du dernier stade ont également un régime en grande partie xylophage, leur tube digestif est bourré de bois. Les genres *Amitermes* et *Termes* sont incontestablement primitifs.

Dans d'autres espèces, les nymphes des dernier et avant-dernier stades ont également une nourriture solide (bois, humus...), mais ces nymphes ne quittant pas le nid sont nécessairement gavées par les ouvriers (aliment stomodéal solide). Nous avons trouvé ce type chez *Nasutitermes arborum* et *Trinervitermes trinervius*.

Enfin, dans beaucoup d'espèces, surtout chez les humivores, les nymphes gardent jusqu'à la mue imaginale le régime exclusivement liquide : *Thoracotermes macrothorax*, *Noditermes curvatus*, *Pericapritermes urgens*, *Anoplotermes* sp. Tout au plus trouve-t-on dans le tube digestif quelques parcelles de matières terreuses, probablement régurgitées accidentellement par les ouvriers avec la salive. Dans ces espèces, l'intestin postérieur des nymphes âgées est contracté à l'extrême et n'occupe qu'un volume infime.

b. *Macrotermitinæ* (*Termites champignonnistes*). — Le couvain (larves et nymphes), durant tout son développement, est strictement confiné dans le nid et dépend donc entièrement des ouvriers.

Les larves, ainsi que les nymphes jeunes, ne reçoivent pas de bois ; au contraire, les nymphes des deux derniers stades ont le tube digestif bourré de débris végétaux. Nous aurions donc pu traiter ce cas en même temps que celui des *Nasutitermes* s'il ne nous fallait discuter le rôle des champignons dans l'alimentation.

Bien que les anciens auteurs (DOFLEIN, ESCHERICH, BUGNION) aient prétendu le contraire, il semble démontré actuellement que les mycotètes ne jouent pas un rôle *quantitativement* important dans l'alimentation et ne sont consommées qu'en faible quantité.

L'examen du contenu intestinal des larves ne donne pas des résultats identiques chez toutes les espèces. Ainsi GRASSÉ (1945) ne trouve qu'assez rarement des débris mycéliens chez les larves de *Bellicositermes natalensis* ; les nymphes âgées ont le tube digestif plein de bois, mais on n'y reconnaît

pas de conidies ou blastospores. Au contraire, les larves des deuxième et troisième stades d'*Ancistrotermes crucifer* nous ont toujours montré la présence de conidies plus ou moins abondantes (de quelques dizaines à plusieurs centaines), les larves âgées en montrant plus que les jeunes ; dans la même espèce, les nymphes des deux derniers stades ont, comme c'est la règle, le tube digestif bourré de fins débris ligneux, mais on y trouve aussi une grande quantité de conidies parfaitement reconnaissables ; leur aspect est tellement typique qu'on peut se demander si elles sont effectivement digérées par l'insecte.

Ainsi la question du rôle des champignons dans l'alimentation des jeunes est loin d'être éclaircie. Si leur apport énergétique dans la ration est sûrement négligeable, on peut penser à un apport qualitatif (vitamines ?) ; nous avons en effet constaté, dans nos tentatives d'élevage de *Bellicositermes* et d'*Ancistrotermes* en Côte d'Ivoire, que les élevages réussissaient mieux si on y plaçait un fragment de meule fertile, mais nos expériences ont été trop peu nombreuses pour être probantes.

En outre, la découverte du nid de *Sphærotermes sphærothorax* (GRASSÉ et NOIROT, 1949), où les « meules à champignons », ne paraissent porter aucune trace de mycélium ni de mycotètes, complique évidemment beaucoup la question et tendrait à confirmer l'opinion de HEIM (1942), trop radicale à notre avis, suivant laquelle les *Termitomyces* ne seraient que des parasites.

### CONCLUSIONS

De ces données, encore très imprécises et peu nombreuses, on peut conclure :

1° La dépendance du couvain vis-à-vis des animaux actifs est d'autant plus stricte et prolongée qu'on s'adresse à des espèces plus évoluées ; c'est seulement chez les *Termitidæ* que le couvain est nourri exclusivement d'aliments liquides.

2° Dans l'état actuel de nos connaissances, rien ne permet d'affirmer que des différences dans l'alimentation des larves interviennent dans le déterminisme du polymorphisme ; GRASSI et SANDIAS (1893) puis JUCCI (1924) ont bien montré que les sexués de remplacement recevaient une alimentation faite de salive, mais nous pensons avoir prouvé (GRASSÉ et NOIROT, 1946) que cette modification du régime est tardive, postérieure à la différenciation des néoténiques. Bien entendu, nous nous garderons d'affirmer que les facteurs alimentaires n'interviennent pas dans la différenciation des castes ; simplement, nous n'en avons pas la preuve.

## BIBLIOGRAPHIE

1927. BATHÉLIER (J.). — Contribution à l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indochine (*Thèse, Paris et Faune des colonies françaises*, 1).
1950. BUCHLI (H.). — Recherches sur la fondation et le développement des nouvelles colonies chez le Terme lucifuge (*Phys. comp. Œcol.*, 2, p. 145-160).
1936. GÆTSCH (W.). — Beiträge zur Biologie des Termitenstaates (*Zeitschr. Morph. Œkol. Tiere*, 31, 490-560).
1942. GRASSÉ (P.-P.). — L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif (*Bull. biol. France-Belgique*, 74, p. 1-37).
- 1944-1945. GRASSÉ (P.-P.). — Recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*) (*Ann. Sc. nat., Zool., Biol. anim.*, sér. 11, t. 6 et 7, p. 97-146).
1949. GRASSÉ (P.-P.). — Ordres des Isoptères ou Termites (in *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*, Masson, édit., Paris, 9, p. 408-544).
1952. GRASSÉ (P.-P.). — Rôle des Flagellés symbiotiques chez les Blattes et les Termites (*Tijdsch. Entom.*, 95, p. 70-80).
1944. GRASSÉ (P.-P.) et CHAUVIN (R.). — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'Insectes (*Revue scient.*, 82, p. 461-464).
1945. GRASSÉ (P.-P.) et NOÏROT (Ch.). — La transmission des Flagellés symbiotiques et les aliments des Termites (*Bull. biol. France-Belgique*, 79, p. 273-292).
1946. GRASSÉ (P.-P.) et NOÏROT (Ch.). — La production des sexués néoténiques chez le Terme à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) : inhibition germinale et inhibition somatique (*C. R. Acad. Sc.*, 223, 869-871).
1949. GRASSÉ (P.-P.) et NOÏROT (Ch.). — Sur le nid et la biologie du *Sphærotermes Sphærothorax* (Sjöstedt), Terme constructeur de meules sans champignons (*Ann. Sc. nat., Zool., Biol. anim.*, sér. 11, t. 10, p. 149-166).
1951. GRASSÉ (P.-P.) et NOÏROT (Ch.). — La Sociotomie : migration et fragmentation de la Termitière chez les *Anoplotermes* et *Trinervitermes* (*Behaviour*, 3, p. 146-166).
1893. GRASSI (B.) et SANDIAS (A.). — Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi (*Atti Acad. gioenia di Sc. N. di Catania*, 6 et 7).
1942. HEIM (R.). — Les champignons des Termitières. Nouveaux aspects d'un problème de biologie et de systématique générales (*Revue scient.*, 80, p. 69-86).
1924. JUCCI (C.). — Su la differenziazione de le caste ne la società dei Termitidi. 1° I Neotenicì (*Mem. R. Acc. Naz. dei Lincei*, 5, 14, fasc. 9, p. 269-500).
1952. NOÏROT (Ch.). — Le polymorphisme social chez les Termites et son déterminisme (*Colloque intern. sur la structure et la physiologie des Sociétés animales*, Paris, p. 103-116).
1935. WEYER (F.). — Epithelerneuerung im Mitteldarm der Termiten während der Häutung (*Zeitsch. Morph. Œkol. Tiere*, 30, p. 648-672).

## INTERVENTION DE M. LE MASNE.

Il est remarquable que, chez les Fourmis champignonnistes, la femelle fondatrice entretient d'abord son premier jardin à champignons (développé à partir du mycélium qu'elle a emporté, dans ses cavités infra-buccales, en quittant son nid d'origine) avec les premiers œufs qu'elle écrase (J. HUBER). Ce n'est que lorsque le jardin est déjà développé qu'elle respecte un certain nombre d'œufs et élève sa première couvée.

## INTERVENTION DE M. MATHIS.

Quelle est la population des différentes espèces de Termites ?

*Réponse.* — Cette population est fort variable suivant les espèces et va de quelques centaines d'individus chez les *Calotermitidæ* à plusieurs millions chez certains *Termitidæ*. On trouvera dans le *Traité de Zoologie* de GRASSÉ (t. IX, 1949) des données plus détaillées.

## INTERVENTION DE M. STUMPER.

Quelle est, selon les hypothèses actuellement en vigueur, la signification des meules ?

*Réponse.* — Des hypothèses très différentes ont actuellement des défenseurs : pour les anciens auteurs, les champignons des meules sont indispensables à l'alimentation (nous serions personnellement en faveur de cette interprétation, mais seulement en admettant un rôle nutritif *qualitatif*) ; pour HEIM (*Mém. Acad. Sc. Inst. France*, 64, 1940), les Champignons poussant sur les meules seraient plutôt des *parasites* ; certains enfin interprètent les meules comme des éléments régulateurs du microclimat du nid : pour GHIDINI (*Riv. Biol. colon.*, 1, 261, 1938), en maintenant le degré hygrométrique ; pour LÜSCHER (*Nature*, 167, 34, 1951) en provoquant une élévation de température grâce aux fermentations qui s'y produisent.

## INTERVENTION DE M. JUCCI.

La relazione di NOIROT sui rapporti tra giovani e adulti nella società di Termiti è stata veramente pregevole, limpida ed equilibrata. Ha il merito tra l'altro di mettere in evidenza quanto sia desiderabile raccogliere ancora largo materiale di osservazioni dirette sull'argomento.

In un punto forse la conclusione di NOIROT è un poco pessimista : quando egli esprime il dubbio se il cangiamento di nutrizione che anch'egli sembra ammettere come dimostrato nella formazione dei reali neotenici, sia veramente antecedente alla loro formazione o non piuttosto successiva ad essa.

A mio modesto parere la sperimentazione sulla formazione degli individui reali di sostituzione in *Calotermes* e *Reticulitermes* in confronto alla formazione degli individui reali di complemento (da ninfe di seconda forma) in

*R. lucifugus*, dimostra con sufficiente chiarezza — malgrado la deficienza delle osservazioni dirette sulla nutrizione salivare — che la differenziazione dei neotenici è conseguente al cambiamento di nutrizione e non viceversa.

*Réponse.* — 1° Nous avons montré (GRASSÉ et NOIROT, *C. R. Acad. Sc.*, **223**, 1946) chez *Calotermes flavicollis* que la transformation en néoténique est toujours précédée d'une mue, après laquelle les caractères extérieurs du néoténique sont visibles ; or, après cette mue particulière, les néoténiques réacquièrent normalement des Flagellés symbiotiques en absorbant l'aliment proctodéal.

2° L'examen du tube digestif de néoténiques fonctionnels depuis plusieurs mois nous a montré la présence de bois et de Flagellés (GRASSÉ et NOIROT, 1945) ; ce n'est que lentement et progressivement que l'alimentation à base de salive pure se substitue au régime xylophage et aboutit à la disparition des symbiotes.

3° L'élevage de couples de larves ou de nymphes (les deux individus étant de sexe complémentaire) nous a permis d'obtenir la transformation en néoténiques des *deux* individus, puis la ponte et l'éclosion de larves normales.

#### INTERVENTION DE M. GRASSÉ.

Est-ce que les prénymphe des *Amitermes* sortent de la termitière et s'alimentent directement ?

*Réponse.* — Oui, nous avons trouvé au Sahara (Beni-Abbès, In-Salah), soit dans la terre, soit dans les troncs de Dattiers, des ouvriers et des nymphes de l'avant-dernier stade d'*Amitermes santschii*, bien que le nid de cette espèce n'ait pas été découvert. M<sup>lle</sup> CLÉMENT vient de confirmer ces observations.

# LE ROLE DES ORGANES SENSORIELS DANS CERTAINES PHASES DU COMPORTEMENT DES TERMITES

Par G. RICHARD

---

Chez les Termites, l'essaimage annuel est une des principales causes de dispersion des espèces sur leurs aires de répartition géographique. Cet essaimage dépend d'un certain nombre de facteurs : les uns sont hormonaux ; les autres sont des facteurs sensoriels.

Je prendrai l'exemple du *Calotermes flavicollis*, que j'ai étudié de près à ce point de vue.

Lorsque les conditions climatologiques optimales (température, humidité, ionisation de l'atmosphère) sont réunies, les imagos de *Calotermes*, qui étaient rassemblés à la partie supérieure de la termitière, sortent de leurs galeries et s'envolent. Nous devons à M. GRASSÉ la première analyse causale de ce comportement. Dès que la sortie a été déclenchée, deux tropismes conduisent l'imago : le géotropisme et le phototropisme.

En effet, les imagos tendent à monter vers le point le plus haut qu'ils peuvent atteindre ; d'autre part, la moindre lumière les dirige.

Sur un plan horizontal (table d'expérience), lorsque l'environnement (lumière, agitation de l'air, en particulier) est homogène, 80 p. 100 des imagos sont incapables de s'envoler ; 10 p. 100 marchent en faisant des bonds qui n'aboutissent pas à un envol ; 10 p. 100 seulement s'envolent dès qu'on les a déposés sur le plan. Par contre, toute rupture du plan horizontal (bord de la table d'expériences, obstacle quelconque) provoque une chute (ou une montée suivie de chute) qui est le départ de l'envol (voir KALMUS, 1938). Le géotropisme est donc un facteur important de l'essaimage. Le phototropisme en est un autre, car on peut provoquer l'envol en éclairant le plan horizontal par-dessus (70 p. 100 des imagos parviennent alors à s'envoler). Lorsque le vol est en cours, les imagos sont parfaitement dirigés par tout faisceau lumineux qu'ils rencontrent.

Il est facile de localiser, du point de vue sensoriel, les organes responsables en grande partie de l'un ou de l'autre tropisme.

Faisons marcher des imagos sur un plan incliné à 60° par rapport à l'horizontale (fig. 1), suivant le dispositif décrit par CROZIER. Éclairons ce plan avec un faisceau de rayons parallèles rasants, d'éclairement 1 000 lux.

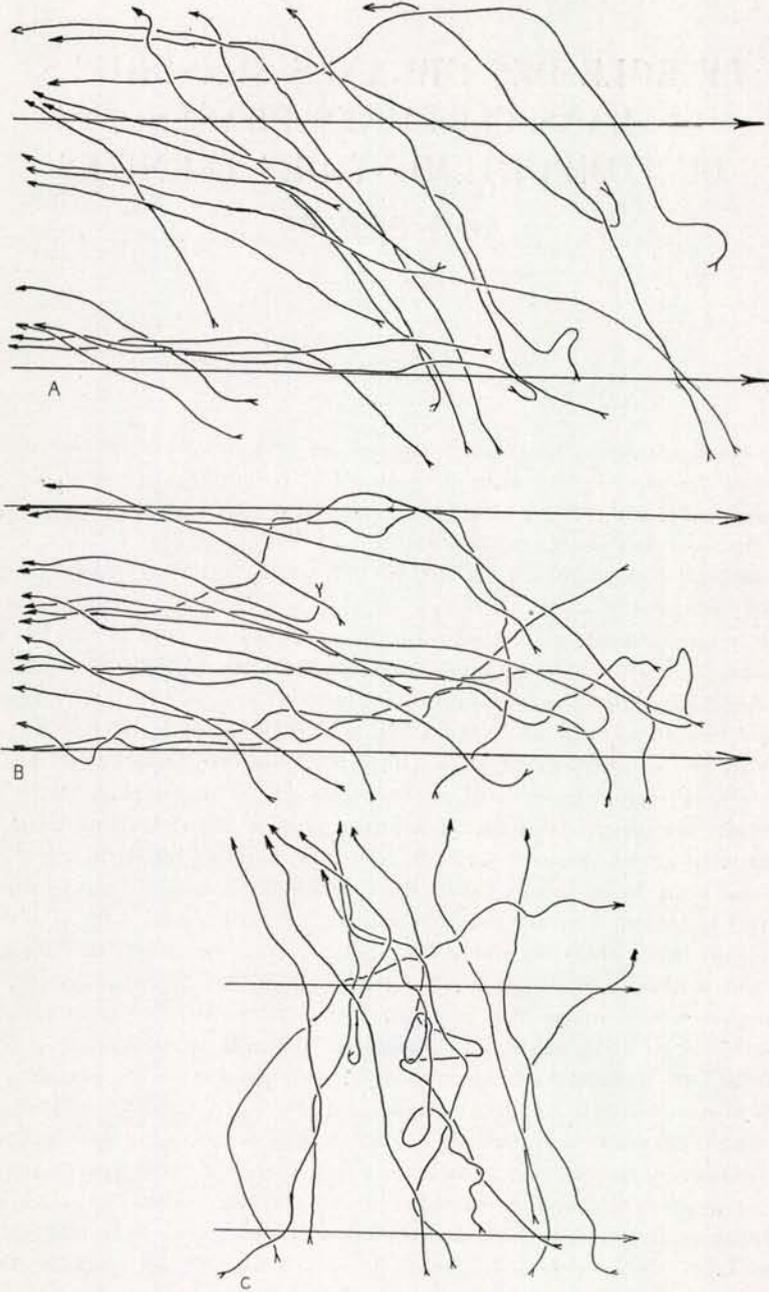


Fig. 4. — Termites soumis à l'action simultanée d'un champ de forces lumineux (faisceau parallèle d'éclairement 1 000 lux) et de la pesanteur (plan incliné à 60° sur l'horizontale); A, témoins; B, termites dont les antennes sont coupées distalement par rapport au troisième article; C, termites dont les yeux sont vernis.

Nous équilibrons sensiblement les deux champs de forces dans la partie moyenne du faisceau et la direction d'ensemble de la marche est à 45° par rapport aux deux champs de forces. Coupons les antennes distalement par rapport au troisième article. Les imagos ne sont plus soumis qu'au champ de forces lumineux. Vernissons les yeux : les imagos répondent uniquement au champ de la pesanteur.

Les organes sensoriels antennaires paraissent donc être responsables en grande partie du géotropisme ; les yeux, du phototropisme. Nous allons nous efforcer d'analyser d'un peu plus près le mécanisme sensoriel des deux tropismes.

### I. — GÉOTROPISME

Tous les imagos, comme je l'ai dit précédemment, montrent un géotropisme négatif extrêmement net. Évidemment, le trajet parcouru sur un plan incliné est d'autant plus près de la ligne de plus grande pente que le plan est plus incliné sur l'horizontale.

<i>Angle du plan avec l'horizontale.</i>	<i>Angle de la piste avec la ligne de plus grande pente.</i>
90°	19°
60°	26°
45°	22°
30°	35°

D'après les travaux de PRECHT, les antennes et les tarsi antérieurs des Insectes seraient responsables de l'orientation géotropique. DARCHEN, travaillant avec *Blattella germanica*, trouve que l'ablation des antennes n'amène pas de modifications dans la courbe de réponse des Blattes à la pesanteur.

J'ai actuellement un certain nombre de résultats qui me permettent d'affirmer qu'une grande partie de la sensibilité à la pesanteur chez les Termites réside dans les excitations antennaires. Je donnerai deux exemples pris dans les notes, non encore publiées, de mes expériences en cours.

Dans une expérience, 150 Termites sont divisés en trois lots égaux : un lot témoin ; un lot à qui je coupe la moitié des antennes ; un lot à qui je coupe les antennes au niveau du quatrième article. Les Termites sont étudiés quatre heures après l'opération ; ils marchent sur un plateau incliné à 60° par rapport à l'horizontale. Les résultats sont les suivants :

<i>Termites (lot).</i>	<i>Angle de la piste avec la ligne de plus grande pente.</i>
1 (témoins).	28°
2 (antennes à demi coupées).	42°
3 (antennes coupées dans le 4 <sup>e</sup> article).	47°

Dans une autre expérience, conduite avec les mêmes règles générales mais où l'on fait marcher les Termites sur un plateau incliné à 30° seulement, les résultats sont les suivants :

1	32°
2	50°
3	57°

Des coupures d'antennes opérées plus près de la base affectent à un degré ou à un autre les organes chordotonaux du scape et du pédicelle, et en particulier l'organe de JOHNSTON. Le Terme est alors absolument inactif. Il ne se déplace plus que difficilement. Il ne se nourrit plus. Même replacé dans la colonie, il ne survit que peu de temps à l'ablation de l'organe de JOHNSTON.

La vie des sexués fondateurs de la colonie de Termites réalise également une expérience naturelle du point de vue qui nous occupe, puisque ces sexués se mutilent les antennes au cours de leur vie. Cette expérience pratiquée sans contrôle expérimental serait sans grande valeur, car les sexués primaires fonctionnels s'éloignent de plus en plus des essaimants au point de vue physiologique. Néanmoins, il est intéressant de constater que, comme les imagos essaimants à qui on a coupé une partie des antennes, les sexués fonctionnels montrent un géotropisme hésitant et plus ou moins indifférent.

Je ne peux pas dire actuellement de façon certaine quel est, parmi les nombreux organes sensoriels des antennes, celui qui est responsable de l'orientation géotropique. Des travaux complémentaires sur l'anatomie antennaire et sur le comportement géotropique au cours des divers stades de développement permettront peut-être de laisser entrevoir une solution.

Une des hypothèses qui peuvent se présenter à l'esprit est l'enregistrement des balancements antennaires au cours de la marche par l'intermédiaire de certains organes chordotonaux. Ceci expliquerait peut-être la variation dans la précision de la marche lorsqu'on pratique une ablation, par la variation dans la longueur du bras de levier antennaire agissant sur les organes chordotonaux.

## II. — PHOTOTROPISME

L'analyse du phototropisme du *Calotermes* a pu être poussée plus loin que celle du géotropisme. Les Termites sont d'ailleurs des Insectes de choix pour une telle analyse, car on peut suivre les variations du comportement, d'une part en fonction de l'édification du système optique, d'autre part en fonction de sa régression.

J'ai dit précédemment que les imagos montrent un phototropisme positif très net. Placés dans un faisceau de rayons lumineux parallèles, ils se dirigent immédiatement vers la source lumineuse et décrivent pratique-

ment un chemin rectiligne. L'ommatidie de l'imago est semblable à celle décrite pour d'autres Termites (VON ROSEN, JORSCHKE, BERNARD) et présente un certain nombre de caractères primitifs (grosses cellules cristalliniennes, faible développement de la cornéule, etc.).

Chez les larves, le phototropisme est négatif et il se maintient ainsi jusque chez les nymphes, peu avant la mue imaginale. C'est alors qu'on assiste, probablement sous l'influence de facteurs hormonaux en rapport avec la mue, à un changement profond et progressif de la réponse phototropique, qui, de négative qu'elle était, devient positive.

Ce qui nous retiendra aujourd'hui, c'est, d'une part, l'établissement de la réponse photonégative précise en fonction de l'édification oculaire; d'autre part, la perte de la réponse photopositive précise en fonction de la régression oculaire qui intervient chez les sexués pendant leur vie de reproducteurs.

Si l'on suit l'édification de l'œil au cours des stades larvaires et qu'on le mette en rapport avec la piste décrite par les Termites dans un faisceau de rayons lumineux parallèles d'éclairement connu, on constate que :

1° Chez les jeunes larves (1<sup>er</sup>, 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> stades), l'œil est réduit à un petit groupe de cellules en voie d'organisation, plus grandes que les cellules hypodermiques voisines. Cette ébauche est en rapport avec le lobe optique (non divisé) du cerveau par quelques fibres nerveuses. La réponse phototropique de ces larves consiste en cercles s'éloignant très lentement de la source lumineuse. La réponse, photonégative dans son ensemble, est mal dirigée et elle est très lente.

2° Chez les vieilles larves ou les nymphes (6<sup>e</sup>, 7<sup>e</sup> stades), l'œil est en voie d'achèvement. Seule la cornéule n'a pas été sécrétée et ne le sera que lors de la mue imaginale. Le lobe optique est achevé et il possède ses trois parties caractéristiques. La réponse photonégative est précise et rapide.

3° Chez les larves du cinquième stade de développement, on assiste, dans l'ommatidie, à l'édification des cônes cristallins, organes réfringents. On peut constater que le lobe optique s'organise définitivement. Enfin, le comportement se modifie. Alors que les pistes décrites par les jeunes larves du cinquième stade sont encore mal dirigées, celles décrites par les vieilles larves sont presque rectilignes.

De ces diverses observations mises en parallèle, on peut déduire que l'œil des Termites joue un grand rôle dans leur orientation par un faisceau lumineux. Cette orientation ne devient d'ailleurs précise que lorsque les cônes cristallins, d'une part, et le lobe optique, d'autre part, sont organisés.

Nous pouvons confirmer ces observations par l'étude des régressions oculaires. Après l'essaimage, les sexués fondateurs d'une nouvelle colonie s'enterrent ou s'enfoncent dans le bois. En quelques mois, leurs yeux commencent à régresser et au bout de quelques années, si le découpage externe en ommatidies est encore visible, il ne reste plus aucune structure cellulaire à la place de l'œil. Le lobe optique lui-même régresse pour devenir très petit. Le comportement phototropique de ces vieux sexués est alors sensiblement le même que celui d'imagos essaimants à qui l'on a verni les yeux :

ils ne se dirigent plus dans un faisceau lumineux et ils tournent continuellement sans se rapprocher ni s'éloigner de la source de lumière.

Ceci met à nouveau en relief le fait que l'orientation précise dans un faisceau lumineux dépend directement de l'état des ommatidies.

L'analyse des deux tropismes : géotropisme et phototropisme, permet d'atteindre leurs mécanismes sensoriels. Je suis peut-être sorti du cadre strict de l'étude de la société de Termites, mais, d'une part, je pense que les Termites sont un matériel très favorable à beaucoup de points de vue pour l'étude des tropismes ; d'autre part, je pense qu'il faut chercher à connaître toujours mieux les organes sensoriels et l'établissement de leurs réponses pour mieux comprendre l'ensemble du comportement complexe des Insectes sociaux.

#### INTERVENTIONS DE M. BRIEN.

1° Y a-t-il une explication ou une hypothèse d'explication du rôle de l'appareil de JOHNSTON dans le métabolisme général ?

*Réponse.* — Aucune hypothèse n'a été retenue jusqu'à présent à ma connaissance. Le fait signalé pour les Termites ne se retrouve d'ailleurs pas avec la même ampleur chez tous les Insectes. Certains peuvent survivre après ablation de l'organe de JOHNSTON.

2° Quel est le déterminisme de la régression des yeux chez les vieilles femelles, et dont M. RICHARD vient de nous donner un exemple ? Y a-t-il intervention de facteurs externes ou de facteurs internes, hormonaux ou physiologiques ? Peut-on y voir une de ces expériences de la nature grâce à laquelle on pourrait entreprendre l'étude de la cécité chez les animaux hypogés ?

*Réponse.* — Le déterminisme n'est pas connu.

#### INTERVENTION DE MM. GRISON ET CHAUVIN.

1° Quelle est la nature de la piste sur le plan incliné dans les expériences de géotropisme ? Est-elle rectiligne dès le départ ?

*Réponse.* — La piste est d'autant plus rectiligne que le plan est plus près de la verticale. Déjà, pour un angle de 60°, la piste est presque rectiligne dès le départ.

2° L'organe sensoriel antennaire n'est sans doute pas seul en cause ; peut-être les Termites constituent-ils un cas spécial.

*Réponse.* — Je n'ai pas dit que seuls des organes sensoriels antennaires étaient en cause, mais l'ablation des antennes cause une perturbation importante dans le comportement géotropique des Termites. D'autre part, il est assez difficile de tester des Termites sur un plan incliné lorsqu'on a opéré des ablations de tarsi.

3° M. CHAUVIN dit que la Blatte a un comportement géotropique complexe, car d'autres stimuli (sollicitations par des odeurs, etc.) doivent intervenir. Il cite, d'autre part, les expériences de PRECHT sur *Carausius* et les ruptures de plans.

INTERVENTION DE M. AUTRUM.

Eine anatomische Veränderung, die von funktionellen Umstellungen begleitet ist, findet sich — und front in umgekehrten Sinn sowie bei den von, M. RICHARD geschilderten Termiten — bei *Æschna*. VIALLANES hat geschildert, dass sich beim Überang von der Lavie für Imago das Ganglion opticum I der Retina nähert; parallel damit ändert sich die Fusionsfrequenz von 30-60 sec. auf 160-200 sec. gemessen am Aktionpotential.

---

# QUELQUES ASPECTS DE LA BIOCÉNOSE DES CHENILLES PROCESSIONNAIRES

Par **GRISON** et **BILIOTTI**

---

## INTRODUCTION

Dans l'association complexe d'espèces animales qui, dans un climat donné, forme une biocénose, l'une d'elles, par sa constance et par les liens de dépendance des autres avec elle, peut constituer le *groupement fondamental* de la biocénose.

Ce groupement peut avoir des caractères éthologiques qui l'apparentent à un type de société d'Insectes.

Il en est ainsi pour la Processionnaire du Chêne, *Thaumætopoea processionea* L. (Lépid. Notodontidæ), qui a pris, depuis ces dernières années, un grand intérêt écologique du fait de son extension et de sa pullulation dans de nombreuses forêts de l'Ile-de-France.

Elle est l'élément de base d'une biocénose dont l'intérêt biologique est constitué par le type social apparemment assez évolué auquel elle appartient. Nous nous proposons dans une première partie de discuter de ce type social en fonction des manifestations du grégarisme larvaire et des conséquences physiologiques de l'effet de groupe.

Nous emprunterons souvent nos exemples expérimentaux à d'autres espèces plus ou moins voisines que nous avons également observées et étudiées et dont le comportement présente beaucoup d'analogie avec les Chenilles Processionnaires.

Dans une seconde partie, les « associations parasitaires » seront analysées tant du point de vue éthologique, en précisant les relations d'interdépendance entre les espèces de la biocénose, que du point de vue écologique, en définissant le degré de fidélité au groupement de base présenté par ces espèces.

Enfin nous examinerons quelques rapports de juxtaposition de deux ou plusieurs groupements spécifiques.

## PREMIÈRE PARTIE

### LE GRÉGARISME ET L'EFFET DE GROUPE

(Par P. GRISON)

#### I. — TYPE SOCIAL DU GROUPEMENT DES CHENILLES PROCESSIONNAIRES

Les Chenilles Processionnaires du Chêne et du Pin et plusieurs espèces de Lépidoptères appartenant aux familles des *Notodontidæ*, *Lymantridæ* et *Lasiocampidæ* ont été considérées par PICARD, en 1933, puis par GRASSÉ et LE MASNE, au symposium de 1950 sur les sociétés animales, comme appartenant à des *groupements organisés* (ou sociétés inférieures) au sein desquels les activités individuelles seraient coordonnées en activités collectives et dont le critère essentiel serait la construction d'un nid.

Les principales activités collectives de ces Chenilles seraient, outre le tissage de pistes soyeuses et la construction d'un nid :

— les déplacements en file indienne, si caractéristiques, et le retour au nid ;

— et surtout la prise de nourriture en commun, dont les conséquences sur le métabolisme sont très grandes comme nous le verrons.

Ces activités collectives se traduisent par un *grégarisme larvaire*, plus ou moins prononcé selon les espèces, mais qui ne se *maintient jamais à l'état adulte*, comme cela se présente chez les Criquets.

LES NIDS. — Parfois la colonie, après avoir constitué une communauté très unie au début de la vie larvaire, se dissocie à un stade plus ou moins âgé : *Eriogaster*, *Malacosoma*, chez les *Lasiocampidæ*; *Porthesia*, *Euproctis*, chez les *Lymantridæ*.

Les chenilles édifient un nid dans lequel elles se réfugient en dehors des périodes d'activité et d'alimentation.

Ce nid, chez *Euproctis*, sert d'abri hivernal pour les individus qui se dispersent au printemps entre les troisième et quatrième âges, peu de temps après leur sortie.

Chez la *Processionnaire du Pin*, on retrouve une construction compliquée et très résistante qui tient également lieu d'abri hivernal ; mais les chenilles demeurent rassemblées jusqu'à la nymphose, qui se produit en peloton serré dans le sol.

Enfin, chez la *Processionnaire du Chêne*, des nids d'une architecture très

simple (deux tissages forment un plancher et un toit) sont édifiés avant chaque mue sur des branches de plus en plus grosses. Toutefois, le nid, au réseau plus dense, construit avant la cinquième mue le long du tronc des arbres, est réoccupé par les chenilles du sixième stade ; elles y effectuent également leur mue nymphale.

**L'EFFET DE GROUPE.** — Si le grégarisme est la manifestation collective d'un comportement social inférieur, il peut provoquer chez l'individu des modifications physiologiques que GRASSÉ a appelées *effets de groupe* en 1942.

En évitant de le confondre avec les « effets de masse », de « confinement », de « surpopulation », l'*effet de groupe* peut exercer son influence sur le métabolisme des individus d'une espèce animale solitaire qui, à un moment donné, présentent une activité synchronisée toujours sous l'effet de stimuli internes et plus spécialement sensoriels.

Par exemple, par réaction optomotrice ou stimulation vibratoire du support, des larves de Tenthredes aussi bien que des larves de Doryphores, constituant des foules, s'alimentent ou s'agitent simultanément.

Mais nous pensons que les modifications physiologiques subies par l'organisme sont d'autant plus grandes que l'espèce est plus grégarisée. En d'autres termes, si l'on peut donner une valeur à l'effet de groupe, celle-ci permet de mesurer le degré d'intensité du grégarisme.

C'est ce que nous avons cherché à mettre en évidence dans les phénomènes de nutrition et de croissance en prenant comme matériel d'expérience le Bombyx Cul-Brun, *Euproctis phæorrhœa* Don., qui présente tous les types de transition entre l'état fortement grégarisé (pendant les premiers stades) et l'état solitaire (aux derniers stades) au cours de sa vie larvaire.

Des chenilles groupées par dix individus ou maintenues isolées sont pesées au cours de leur croissance, ce qui nous permet de calculer chaque fois l'augmentation du poids moyen d'une chenille en pour-cent du poids initial (représenté par  $\Delta$  gr. pour les groupées et par  $\Delta$  is. pour les isolées) (1). Nous avons appelé *coefficient d'effet de groupe* le rapport de ces deux indices d'augmentation de poids  $\frac{\Delta \text{ gr.}}{\Delta \text{ is.}}$ .

Ce coefficient est, après l'éclosion, de :

- 1,7 au 10<sup>e</sup> jour ;
- 2,4 ou 2,3 aux 14<sup>e</sup>, 19<sup>e</sup>, 30<sup>e</sup> jours ;
- 4,3 au 40<sup>e</sup> jour, au moment où les chenilles édifient leur nid d'hiver.

Il devient, après le repos hivernal :

- 3,5 au 2<sup>e</sup> jour de la reprise d'activité ;
- 1,3 aux 10<sup>e</sup> et 15<sup>e</sup> jours de la reprise d'activité ;
- 1,15 au 30<sup>e</sup> jour de la reprise d'activité.

(1) On n'établit pas le rapport direct des poids respectifs pour tenir compte de la différence entre les poids initiaux.

Dans ce dernier cas, il paraît être indépendant de la température (à 18° C et 25° C aux dixième et quinzième jours), et correspond au début de la dispersion.

Cette valeur semble bien exprimer le *degré d'intensité du grégarisme* chez les chenilles dont nous nous préoccupons, puisque ses fluctuations sont représentatives des variations du comportement.

Nous l'avons d'ailleurs retrouvée chez la *Processionnaire du Pin* en expérimentant pendant quarante-huit heures avec des lots de 20 chenilles d'avant-dernier âge pour lesquelles le coefficient d'effet de groupement a été de  $13,6 : 5,4 = 2,5$  et  $18,5 : 4,9 = 3,8$  au cours de deux essais consécutifs.

## II. — SIGNIFICATION DU CLASSEMENT ACTUEL

Certaines conséquences physiologiques de l'effet de groupe que nous venons de montrer témoignent de l'action favorable du grégarisme sur la croissance individuelle.

Il est donc possible qu'elles conditionnent, en même temps que l'appétit, des stimulations internes dont dépendrait la prise en commun des repas.

Si la démonstration en était faite, ce serait sans conteste la mise en évidence d'une activité coordonnée. C'est la seule dont Picard n'ait pas tenu compte, mais elle ne pouvait être prise en considération qu'à la suite des travaux de GRASSÉ et CHAUVIN sur l'effet de groupe.

Les autres critères ont-ils une valeur suffisante pour accorder, aux groupements de Chenilles dont nous avons parlé, le statut d'une société inférieure ?

La *construction du nid* serait, pour certains naturalistes, le critère fondamental d'une tendance à l'*organisation sociale*. Or celle-ci postule que les activités individuelles soient coordonnées en vue d'un profit collectif : il n'en est pas *nécessairement* ainsi chez nos Chenilles, car elles semblent bien tisser pour leur propre compte, contrairement à ce que pensait DEGENER.

Une chenille isolée du troisième stade du Bombyx Cul-Brun peut se construire un nid individuel avant l'hiver si elle a survécu à l'état de vie solitaire.

En élevage, nous avons fréquemment observé des nymphoses isolées chez la *Processionnaire du Chêne*.

La *survie* des individus isolés (qui est possible) est rendue difficile non pas par absence d'abri collectif, mais surtout par une diminution de l'intensité du métabolisme plus ou moins liée aux phénomènes nutritifs dont il a été parlé. Nous en avons obtenu la confirmation en mesurant l'activité respiratoire de chenilles de la *Processionnaire du Chêne* groupées et isolées.

D'autre part, le *tissage du nid* est très fortement conditionné par les facteurs externes, notamment par l'humidité, comme nous l'avons montré chez *Euproctis* : à température optimum (+ 20°, + 22° C) et dans une atmosphère saturée d'humidité, les chenilles ne construisent plus de nouveau nid après leur réactivation printanière ; elles continuent cependant

à « filer » une piste soyeuse durant leurs déplacements. La pseudo-diapause des chenilles du Bombyx Cul-Brun et de la Processionnaire du Pin est, par ailleurs, facilement rompue par l'action de ces mêmes facteurs externes.

Enfin le *retour au nid*, caractéristique de la plupart des espèces et si typique chez la Processionnaire du Pin, ne saurait être considéré comme phénomène social, d'autant plus que la colonie fondatrice peut se dichotomiser ou bien s'accroître d'une autre colonie rencontrée au hasard des déplacements.

En résumé, nous pensons qu'il a été attribué trop d'importance à des critères, comme la construction d'un nid, placés sous la dépendance des facteurs du milieu et pas assez aux activités dont la coordination peut résulter de stimulations sensorielles émanant des animaux eux-mêmes et se traduire par des effets physiologiques favorables à l'individu.

Pour ces raisons, nous admettons que les colonies de chenilles nidifiantes sont des *groupements coordonnés simples* constitués temporairement pendant la période plus ou moins longue du grégarisme larvaire.

### III. — RAPPORTS DE JUXTAPOSITION AVEC D'AUTRES ESPÈCES

CHAUVIN (symposium de 1950) considère, sous ce terme, des phénomènes présociaux, qui s'expriment par des effets de groupe à action favorable ou non.

Au cours de nos études dans les forêts de Chênes de la région parisienne, il nous a été donné d'observer de nombreuses associations de groupements de Chenilles. L'une d'elles, fréquente en 1952, présente peu d'intérêt biocénotique : elle était constituée par un rassemblement de chrysalides de divers Tortricides (*Cacæcia* sp. et *Tortrix viridana*) dans les nids de la Processionnaire du Chêne. Ce rassemblement devait être purement accidentel et probablement de nature thigmotactique.

Une autre association observée en maints endroits de la région parisienne présente à la fois un intérêt éthologique et un intérêt biocénotique : c'est l'association *Thaumetopæa processionea* L. et *Lymantria dispar* L.

Les chenilles de cette dernière espèce mènent une existence solitaire et, quand elles n'abondent pas suffisamment, elles ne tardent pas à être décimées par les Insectes parasites. Comme ceux-ci peuvent être les mêmes que ceux qui s'attaquent à la Processionnaire, il s'établit une sorte de concurrence entre les deux espèces de Lépidoptères, vraisemblablement au détriment de *Lymantria dispar*. L.

Mais, et c'est là que réside l'intérêt éthologique, les chenilles solitaires de *L. dispar* se rassemblent aux heures d'inactivité, puis pour la nymphose, dans les nids de la Processionnaire du Chêne : en soulevant le feutrage supérieur de ceux-ci, on peut dénombrer plusieurs dizaines d'individus parfois serrés les uns contre les autres.

Il y a là un processus d'*attraction interspécifique unilatérale* comparable à ceux qu'on observe dans certaines associations parasitaires dont il sera question maintenant.

## DEUXIÈME PARTIE

### INTERACTIONS ÉCOLOGIQUES AU SEIN DE LA BIOCÉNOSE

(Par E. BILIOTTI)

#### IV. — LES DIVERS TYPES ÉTHOLOGIQUES D'ASSOCIATIONS PARASITAIRES

De nombreux Insectes entomophages vivent aux dépens des Processionnaires ; ils appartiennent à des ordres divers et réalisent des types variés d'association avec leur hôte.

Nous pouvons les grouper en quatre catégories :

1° *Les Prédateurs non spécifiques.* — Ce sont essentiellement des Coléoptères : Sylphidae : *Xylodrepa quadripunctata* Schreber ; Carabidae : *Calosoma sycophanta* L. et *C. inquisitor* L. ;

des Punaises Asopines : *Picromerus bidens* L. et *Troilus luridus* F., ainsi que quelques *Reduviidæ* et, occasionnellement, des *Miridæ*.

2° *Les Parasites non spécifiques.* — Ils appartiennent :

a. Aux Diptères *Larvævoridæ*, qui peuvent être classés en deux groupes. Tout d'abord des espèces à œufs microtypes ingérés, par les chenilles, au nombre desquelles nous citerons surtout : *Ctenophorocera (Pales) pavidata* Meig. et, moins fréquemment : *Zenilia libatrix* Panz., et, d'autre part, des espèces déposant sur le corps de leur hôte des œufs macrotypes, ce qui est le cas de *Phorocera agilis* R. D.

Un cas à part est constitué par *Compsilura concinnata* Meig., espèce dotée d'un appareil de ponte lui permettant d'introduire sa larve à l'intérieur de la chenille ;

b. Aux Hyménoptères, qui comprennent principalement des *Chalcidoidea*, parasites des œufs (*Trichogramma* et *Anastatus*) et des Ichneumonides parasites des larves (*Phobocampe*) et des chrysalides (*Pimpla instigator* F., *Pimpla examiner* F., *Theronia atalantæ* Poda, etc.).

3° *Les Parasites spécifiques.* — Nous n'avons rencontré qu'un seul parasite spécifique de la Processionnaire du Chêne, un Diptère *Larvævoridæ* : *Carcelia processionæ* Ratz, dont la femelle dépose des œufs prêts à éclore

sur les poils des chenilles ou à leur voisinage sur les fils de soie du nid et dont la larve pénètre activement dans le corps de son hôte.

4° *Les Hyperparasites.* — Ils s'attaquent aux pupes de Tachinaires et aux cocons d'Ichneumonides. Ce sont essentiellement des *Chalcidoidea* :

*Monodontomerus aereus* Walk, *Psychophagus omnivorus* Walk, *Dibrachys cavus* Walk, *Eurytoma appendigaster* Boh. et des Ichneumonides des genres *Gelis* et *Hemiteles*.

Parmi ces espèces, certaines sont strictement hyperparasites (*Hemiteles*), tandis que d'autres peuvent être à la fois parasites primaires ou secondaires (*Monodontomerus*, *Psychophagus*...) en s'attaquant aux pupes de Tachinaires et aux chrysalides de *Thaumetopoea processionea* L.

Enfin, nous avons mis en évidence un parasite tertiaire : *Pleurotropis pyrgo* Walk.

## V. — MODALITÉS ÉCOLOGIQUES DE L'ASSOCIATION PARASITAIRE

Cette classification d'entomophages associés à la Processionnaire du Chêne nous donne une première idée de l'interdépendance des espèces, mais un examen plus détaillé fera ressortir des différences parfois considérables dans le degré de fixité des associations.

La plupart des prédateurs ne sont attirés vers les *Thaumetopœæ* que parce qu'elles sont particulièrement abondantes en un lieu et à un moment donnés et ils sont susceptibles de s'attaquer à toute autre espèce dès que les circonstances auront changé ; ils ne constituent pas un élément stable de l'association. Il faut cependant remarquer que la polyphagie n'atteint pas le même degré chez toutes les espèces et que *Xylodrepa*, par exemple, semble préférer la Processionnaire à d'autres proies possibles.

De plus, quelques-uns d'entre eux peuvent contracter, du moins dans certains mésoclimats, des liens plus étroits avec l'hôte. C'est ainsi que les larves de *Calosoma* s'établissent fréquemment dans les nids de nymphe de la Processionnaire du Chêne, où elles s'attaquent aux larves, puis aux nymphes de cette espèce et de *Lymantria dispar*. L.

Chez d'autres prédateurs, l'association peut devenir encore plus étroite ; c'est ainsi que, lorsque le Syrphide *Xanthandrus comtus* Harr (espèce polyphage pouvant s'attaquer à de nombreuses chenilles comme *Pieris brassicæ* L. ou *Prays oleelus* F.) vit aux dépens de la Processionnaire du Pin, *Thaumetopœa pytiocampa* Schiff, la larve pénètre dans le nid pour s'alimenter et, plus tard, s'y nymphoser.

Parmi les parasites, le même processus s'observe et plusieurs espèces de Tachinaires se nymphosent dans le laci soyeux du nid (c'est le cas pour *Ctenophorocera pavida* Meig). C'est dans ce biotope spécial qu'elles sont attaquées par les hyperparasites et, chez ces derniers, le cas le plus poussé d'association à l'hôte s'observe chez *Monodontomerus aereus* Walk, qui hiverne à l'état adulte dans le nid et dont tout le cycle peut se dérouler au

voisinage immédiat de ce dernier (où il attaque des pupes de Tachinaires parasites de la Processionnaire du Chêne ou de *Lymantria*).

Le maximum d'adaptation écologique à l'hôte s'observe chez le parasite spécifique *Carcelia processioneæ* Ratz. Non seulement la ponte s'effectue fréquemment sur la périphérie du nid, mais l'hivernation de la Tachinaire se fait sous la forme larvaire à l'intérieur de la dépouille des chenilles dans le nid de nymphe.

## VI. — IMPORTANCE ÉCOLOGIQUE DU NID DE NYMPHOSE

Ce caractère rapproche ce parasite d'un groupe d'autres Insectes d'éthologie toute différente : les détritiphages. Ces derniers constituent un groupe nombreux dans lequel nous citerons des Dermestes (*D. lardarius* L. et *D. lanarius* Ill.), des Phorides (*Aphiochæta*) accompagnés de leur parasite spécifique (*Aspilota*) des Anthomyidæ et Muscidæ (*Muscina stabulans* Fall.). Ils accomplissent tout leur cycle vital dans le nid de nymphe et aux dépens de ses éléments, sans être strictement spécifiques, ils sont assez étroitement inféodés à ce milieu spécial pour être considérés comme faisant partie de l'association biocénotique des Processionnaires du Chêne, où on les retrouve constamment. Chez la Processionnaire du Pin, la liaison est encore plus nette et plus constante, puisque *Dermestes aurichalceus* Küst est considéré comme spécifique du nid de cette Chenille.

En définitive, si nous voulons grouper les espèces les plus constantes de l'association, nous constatons que ce sont celles qui ont contracté les relations les plus étroites avec le nid.

## CONCLUSION

Pour mieux caractériser les relations d'interdépendance et leur constance dans le temps, nous sommes amenés à distinguer, parmi les espèces énumérées, deux groupes distincts :

D'abord, une *biocénose fermée* où les dépendances interspécifiques sont étroites et qui groupe les espèces dont la totalité du cycle vital peut être assurée aux dépens de la Processionnaire ou d'autres Insectes en relation étroite avec elle. De telles espèces sont abritées par le nid de nymphe pendant une partie importante de leur cycle ou même pendant toute la durée de celui-ci ; leur ensemble constitue ce qu'on peut appeler la « Biocénose du Nid ». Leur type est :

— la Tachinaire *Carcelia processioneæ* Ratz. ;

— et le détritiphage du nid *Dermestes lanarius* Ill.

Ensuite, une autre association qui peut être qualifiée de *biocénose ouverte*, en perpétuelle évolution, à l'intérieur de laquelle les dépendances interspécifiques sont plus lâches, et qui groupe les espèces qui ne dépendent de la Processionnaire que pour une partie de leur cycle. C'est le cas de

*Zenilia libatrix* Panz, qui nécessite un deuxième hôte (*Pygæra pigra* Hbn., par exemple) pour terminer son cycle vital ; et, en général, des espèces polyphages et polyvoltines qui ne peuvent trouver au voisinage du nid les hôtes nécessaires. On peut également leur adjoindre les prédateurs.

A l'intérieur de ce groupe, l'importance relative des espèces est réglée à chaque saison par le jeu de la « concurrence » entre les hôtes disponibles qui attirent plus ou moins les entomophages présents. C'est ainsi qu'en 1951 *Ctenophorocera pavidata* Meig. jouait un rôle important et les Tachinaires à œufs macrotypes n'intervenaient pas contre la Processionnaire du Chêne, tandis qu'en 1952 ces dernières ont pris une importance beaucoup plus grande dans les localités où *Lymantria dispar* L. est en régression.

On ne peut plus, à ce moment, les associer de façon définie à *Thaumetopoea processionea*. Mais elles doivent être rattachées à une biocénose beaucoup plus vaste dont le centre est non plus un groupement d'Insectes, mais un peuplement végétal.

Leur rôle doit être interprété non pas dans le cadre d'une association temporaire, aussi importante soit-elle localement, avec un Insecte donné, mais en fonction de tous les éléments concurrents du climax de la forêt de Chênes.

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

1951. BILIOTTI (E.). — Remarques biologiques sur *Monodontomerus aereus* Walker (*Hym. Torymidæ*) (*Revue Zool. Agr. et Appl.*, 3<sup>e</sup> trimestre, n<sup>os</sup> 7-9, p. 49-50).
1952. BILIOTTI (E.). — Difficultés rencontrées dans la détermination des périodes d'intervention contre les processionnaires du Chêne et du Pin (*Revue Path. Vég. et Ent. Agric.*, XXXI, pp. 115-120).
1943. CHAUVIN (R.). — Une nouvelle méthode d'appréciation de l'effet de groupe chez les Acridiens migrateurs (*Ann. Sc. Nat., Biol. anim. et Zool.*, 11<sup>e</sup> série, 5, p. 79-87).
1950. *Colloque international sur la structure et la physiologie des Sociétés animales*, Paris, 20-25 mars).
1934. DOWDEN (P. B.). — *Zenilia libatrix* Panzer a Tachinid parasite of the Gipsy Moth and Brown Tail Moth (*Journ. Agr. Res.*, 47, p. 97-114).
1946. GRASSE (P.-P.). — Sociétés animales et effet de groupe (*Experientia*, 2, p. 77-82).
1944. GRASSE (P.-P.) et CHAUVIN (R.). — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'Insectes (*Revue scient.*, 82, p. 461-464).
1947. GRISON (P.). — Développement sans diapause des chenilles du Bombyx Cul-Brun, *Euproctis phæorrhæa* (*C. R. Acad. Sc.*, 224, p. 1089).
1948. GRISON (P.) et LABEYRIE (V.). — Effet de l'humidité sur le tissage des nids chez le Bombyx Cul-Brun (*C. R. Soc. Biol.*, 142, p. 609).
1951. GRISON (P.), SILVESTRE DE SACY (R.) et GALICHET (P.-F.). — La Processionnaire du Pin (*Thaumætopœa pityocampa* Schiff). Mœurs, dégâts, moyens de lutte (*Revue Zool. Agric. et Appl.*, 1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> trimestres, n<sup>os</sup> 1-3 et 4-6).
1952. GRISON (P.). — La Processionnaire du Chêne dans la région parisienne (*Revue Path. Vég. et Ent. Agric.*, XXXI, pp. 103-14).
1951. LEGAY (J.-M.). — De l'effet de groupe chez le Ver à soie (*C. R. Acad. Sc.*, 233, p. 445-447).
1927. MUESEBECK (C. F. W.). — A study in hyperparasitism (*U. S. D. A. Depart. Bull.*, 1487).
1933. PEARL (R.) et PARKER (S.). — On the influence of density of population upon the rate of reproduction in *Drosophila* (*Proc. Nat. Acad. Sc.*, 8, p. 213).
1933. PICARD (F.). — Les phénomènes sociaux chez les animaux (Paris, A. Colin).
1934. PROPER (A. B.). — Hyperparasitism in the case of some introduced Lepidopterous tree defoliators (*J. Agr. Res.*, 48, n<sup>o</sup> 4, p. 359-376).
- THOMPSON (W. R.). — A catalogue of the parasites and predators of insect pests (*Belleville, Ont. Commonw. parasite Service*).
-

# MISE EN ÉVIDENCE DANS UNE COLONIE D'ABEILLES D'UN CENTRE THERMIQUE AUTORÉGULATEUR RÉSISTANCE DE CE CENTRE AUX CHOCS THERMIQUES

Note de M. Maurice MATHIS.

---

On sait depuis fort longtemps que l'intérieur d'une ruche est chaud et humide ; par temps froid, on ressent en l'ouvrant une bouffée d'air chaud ; par temps très chaud et sec, en période de siroco en Tunisie, on ressent, au contraire, une impression de fraîcheur. RÉAUMUR (1), le premier, mesura ce degré de chaleur : 10° R en janvier ; 31° R en mai. C. TOUMANOF (2), utilisant des thermomètres enregistreurs plongés au centre des ruches, compare les températures de deux colonies en Indochine ; nous-même avons publié (3) des courbes enregistrées aux différentes époques de l'année à Paris, et calculé, avec Marcel COURTIN (4), la transformation du miel en chaleur. Mais tous ces résultats étaient imparfaits : prises de températures isolées (RÉAUMUR) ; enregistrements ne donnant que des chiffres moyens, sans préciser la zone de la ruche [C. TOUMANOF, MAURICE MATHIS (5)].

A l'Institut Pasteur de Tunis, qui a mis au point la prise de température rectale des Cobayes typhiques et montré son importance, le directeur actuel, M. le Dr PAUL DURAND, nous a conseillé de considérer les abeilles en colonie comme un organisme dont il fallait prendre la température à différents niveaux sans provoquer la moindre perturbation.

DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL. — Nous nous sommes contenté de copier la ruche vitrée plate de RÉAUMUR, en diminuant ses dimensions pour la rendre plus maniable au cours de nos essais de « chocs thermiques ».

(1) RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes, t. V, Paris, 1740.

(2) C. TOUMANOF, Les ennemis des abeilles, 1939, Hanoï (Tonkin).

(3) Maurice MATHIS, Le peuple des abeilles (Presses universitaires de France, Paris, 1941).

(4) C. R. Acad. Sc., 1941, t. 212, p. 517.

(5) Nos thermomètres enregistreurs ont été construits grâce à une subvention du Centre national de la Recherche scientifique.

DESCRIPTION. — Parallélépipède rectangulaire (en centimètres) ; hauteur : 45 ; largeur : 36 ; épaisseur : 20. Une des grandes faces est vitrée, mais recouverte, en dehors du moment des observations, par un volet de bois tapissé intérieurement de feutre ; la petite face, que nous appellerons antérieure, est percée à la partie médiane à 6 centimètres du fond d'une ouverture de 2 centimètres de diamètre débouchant dans un tube de verre

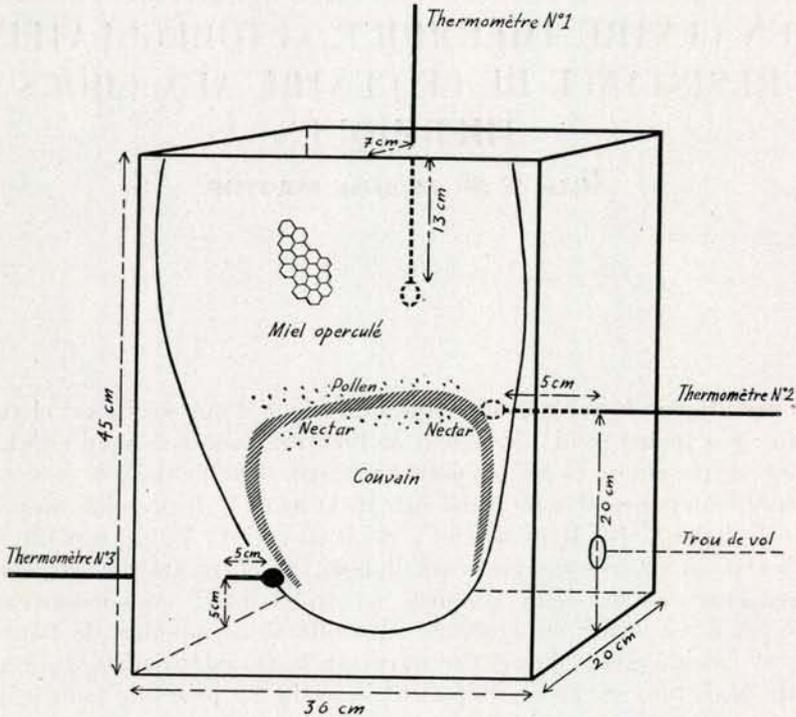


Schéma de la ruche avec les trois thermomètres.

N° 1.	×	—	×	—	×
N° 2.	○	⋯	○	⋯	○
N° 3.	×	⋯	×	⋯	×

long de 1<sup>m</sup>,20 (sorties et entrées des abeilles) ; la face postérieure est percée de plusieurs petits orifices de un centimètre de diamètre, obturés par un grillage (aération de secours ; les abeilles avaient la possibilité de les propoliser, ce qu'elles n'ont pas fait). Tout le reste de la ruche est « espalmé » intérieurement de propolis. (Schéma de la ruche.)

ENRUCHEMENT. — Le 8 avril 1952, nous introduisons dans cette boîte deux kilos d'abeilles : mariage de quatre essaims naturels.

POSITION DES TROIS THERMOMÈTRES. — Ces trois instruments sont fixés à demeure pour la durée de l'expérience : n° 1, en haut, à 13 centimètres du plafond, à peu près au centre, plongeant dans la masse des abeilles et de

leurs gâteaux de cire; n° 2, en avant, derrière la face antérieure, à 20 centimètres du plancher et 5 centimètres de profondeur à l'intérieur; n° 3, en bas, à la partie postérieure, à 5 centimètres du plancher et 5 centimètres à l'intérieur. Ce thermomètre se trouve sous le groupe des abeilles, il indique la température de l'air directement au contact des insectes immobiles sécrétant leur cire.

**COURBES DE TEMPÉRATURES.** — Après une période de quelques jours correspondant à l'établissement de l'essaim : fécondation de la reine vierge, sécrétion et construction des gâteaux de cire, ponte, élevage des larves, nais-

sance des imagos, accumulation de nectar, miel et pollen au cours de laquelle nous constatons des sautes de températures à l'intérieur de la ruche, le centre thermique se crée et le mécanisme autorégulateur fonctionne.

Nous donnons ci-joints :

Fig. I. — Les courbes de température du 3 mai (25<sup>e</sup> jour).

Fig. II. — Celles du 5 mai.

Fig. III. — Celles du 7 mai.

A cette date, l'ensemble de la colonie pèse 7<sup>kg</sup>,500 :

a. Masse active : abeilles et couvain ;

b. Masse passive : gâteaux de cire, pollen, nectar et miel operculé.

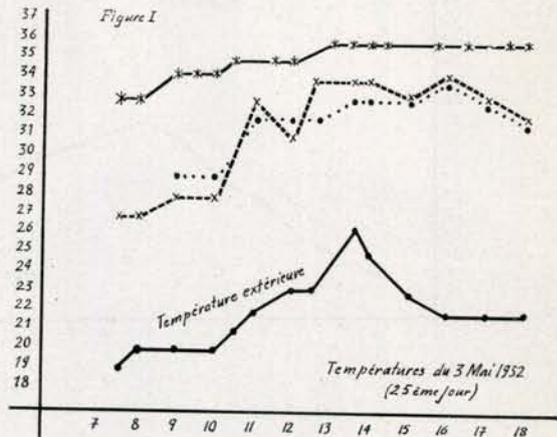


Fig. I. — Les courbes de température du 3 mai (25<sup>e</sup> jour).

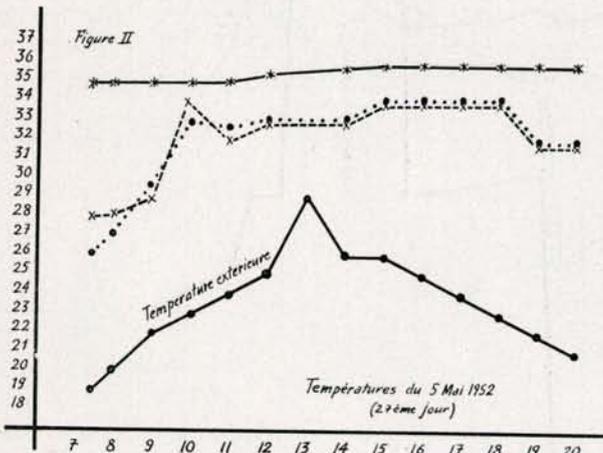


Fig. 2. — Les courbes de température du 5 mai.

Ce dernier représente à lui seul environ 4 kilogrammes.

**EXAMEN ET INTERPRÉTATION DES COURBES DE TEMPÉRATURES.** — La lecture des thermomètres s'est faite selon les circonstances et selon nos commodités toutes les heures ou toutes les demi-heures.

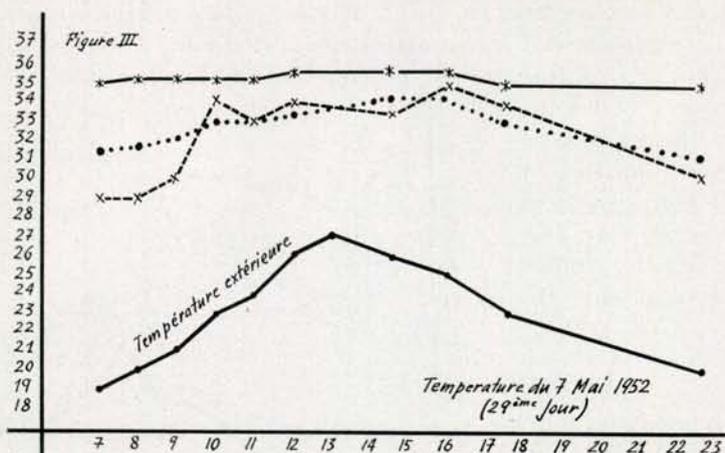


Fig. 3. — Les courbes de température du 7 mai.

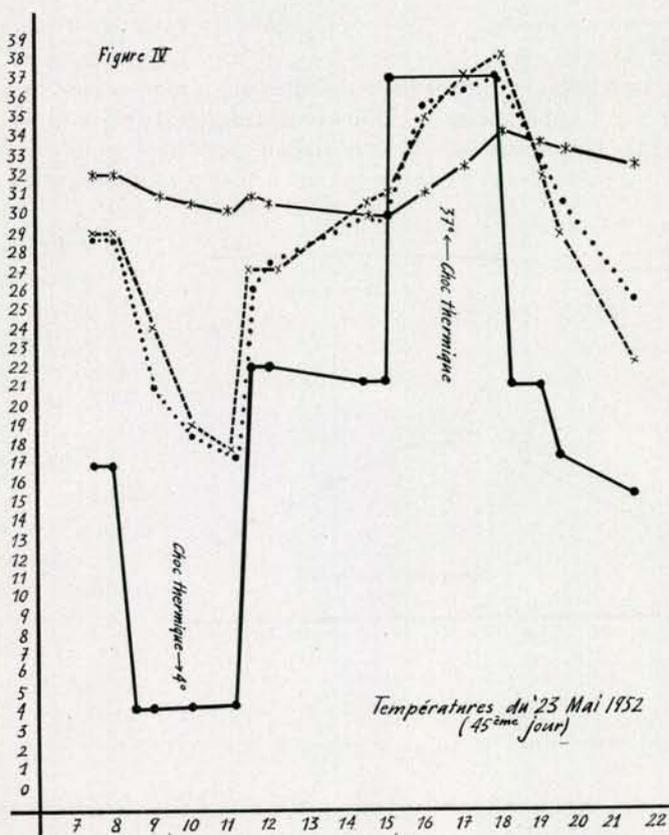


Fig. 4.

Les divisions de nos thermomètres permettent, en s'aidant d'une loupe, d'avoir une précision au dixième de degré.

On notera, d'une part, la constance de la température du thermomètre n° 1 plongeant au centre de la masse des abeilles, ce qui était à prévoir, mais on remarquera, d'autre part, un fait nouveau et qui n'avait pas été vu : les courbes de température des thermomètres n° 2 et 3 se chevauchent l'une l'autre, passant quelquefois au-dessus de la température centrale. On dirait deux flammes qui auraient pour mission d'amener la température centrale à un palier fixe.

Une colonie d'abeilles vibre constamment, réagissant sans cesse aux variations de température extérieure et à ses propres variations locales.

**CHOCs THERMIQUES.** — Notre colonie étant installée depuis peu de temps, nous lui avons fait subir des chocs thermiques, mais pendant des durées relativement courtes, pour ne pas la perturber irrémédiablement.

Nous donnons dans la courbe (fig. 4) deux chocs thermiques dans la même journée :

- l'une pendant trois heures dans une glacière aux environs de  $+ 4^{\circ} \text{C}$  ;
- l'autre dans une étuve de bactériologie à  $37^{\circ} \text{C}$ .

On peut se rendre compte en examinant les courbes de la constance de la température centrale. Un fait à noter, la température du bas de la ruche, étant donné la ventilation énergique des abeilles, est montée d'un degré au-dessus de la température de l'étuve.

*Calorifugeage de la ruche.* — Nous ferons également remarquer que notre ruche est en bois mince, donc très peu calorifugée, ce que nous avons voulu pour rendre les chocs thermiques plus effectifs dans un laps de temps relativement court.

Il est fort probable que la colonie plus développée, ayant une masse de miel de 10 à 20 kilogrammes, résistera à des chocs thermiques plus importants :  $- 10^{\circ} \text{C}$  ou  $+ 40^{\circ} \text{C}$ , pendant des durées beaucoup plus longues.

---

# NEUE UNTERSUCHUNGEN UEBER DAS SEHEN DER INSEKTEN INSBESONDERE DER BIENEN

Hansjochem AUTRUM, Göttingen \*:

---

Ihrem anatomischen Bau nach haben die zusammengesetzten Augen der Insekten nur eine geringe Sehschärfe. Die einzelnen Ommatidien haben Oeffnungswinkel von  $1^{\circ}$  und mehr; ausserdem ist ihr Durchmesser so klein, dass aus physikalischen Gründen (Beugung des Lichtes an engen Oeffnungen) der wahre Oeffnungswinkel grösser ist als der anatomische Divergenzwinkel zwischen den einzelnen Ommatidien. Im besten Fall beträgt daher die Sehschärfe des zusammengesetzten Auges der Insekten  $1/80$  der menschlichen Sehschärfe.

Die Untersuchungen von M. HERTZ (1933, 1934) und E. WOLF (1933) über das Formensehen der Bienen zeigten, dass dem Sehen der Bienen andere Prinzipien zu Grunde liegen als dem Sehen der Wirbeltiere: das Formensehen der Bienen ist abhängig: 1. von der Zahl der Konturen einer Figur (figurale Intensität nach M. HERTZ); 2. von dem Muster (pattern) der Konturbewegungen, das die Figur beim Flug in der Gesamtheit der Ommatidien entstehen lässt (figurale Qualität). Wichtig für die Figurenunterscheidung ist also einerseits die Anzahl der Reizwechsel, die in einem Ommatidium beim Vorbeifliegen auftreten, und andererseits die Anordnung dieser Reizwechsel zu einander; dagegen wird der spezielle räumliche Konturenverlauf, der für den Menschen die Einzelform bestimmt, von der Biene oftmals nicht erkannt.

Da die Zahl der Helligkeitsänderungen in einem Ommatidium für das Formensehen eine Rolle spielt, sollte das Auge der Bienen (und anderer schnell fliegender Insekten) fähig sein, eine möglichst grosse Zahl solcher Helligkeitsänderungen in der Sekunde von einander zu trennen. Im folgenden wird gezeigt, dass tatsächlich das Auge der Bienen eine extrem hohe Zahl von Lichtreizen in der Sekunde zu unterscheiden vermag, und auf welchen Mechanismen diese Fähigkeit beruht.

Als Untersuchungsmethode diente die Analyse der Belichtungspotentiale (Elektroretinogramm). Ihr Vorteil besteht darin, dass das Belichtungspotential nicht nur eine elektrische Reaktion auf den Lichtreiz

\*) Seit dem 1.11.1952, Würzburg, Zoologisches Institut der Universität.

darstellt, sondern dass aus seiner speziellen Form auf die physiologischen Vorgänge in den Augen geschlossen werden kann. Die elektrophysiologischen Untersuchungen müssen, sofern aus der Art der elektrischen Antwort auf die Leistungen des Tieres geschlossen wird, durch Beobachtung des Verhaltens ergänzt und nachgeprüft werden.

## I.

Wie schnell ein Auge den Veränderungen des Reizlichtes folgen kann, lässt sich aus seiner Verschmelzungsfrequenz für Flimmerlicht bestimmen: lässt man auf dem Auge einer Biene Licht und Dunkel rhythmisch

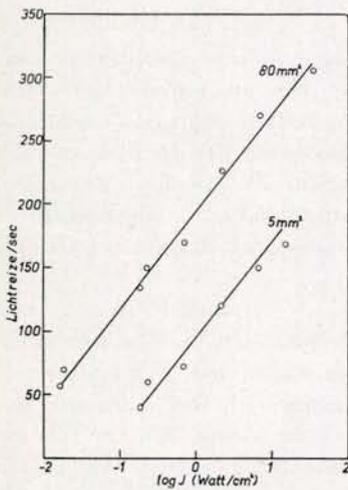


Fig. 1. — Abhängigkeit der Verschmelzungsfrequenzen für das Auge der Biene von der Helligkeit. Ordinate: Zahl der Lichtreize in der Sekunde, bei der gerade Verschmelzung eintritt. Abszisse: Strahlungsdichte der Reizfläche in Watt/cm<sup>2</sup>. Grösse der Reizfläche: 10 mm  $\varnothing$  (obere Kurve) bzw. 2,7 mm  $\varnothing$  (untere Kurve; einem einzelnen Ommatidium entsprechend). Abstand des Auges von der Reizfläche 185 mm.

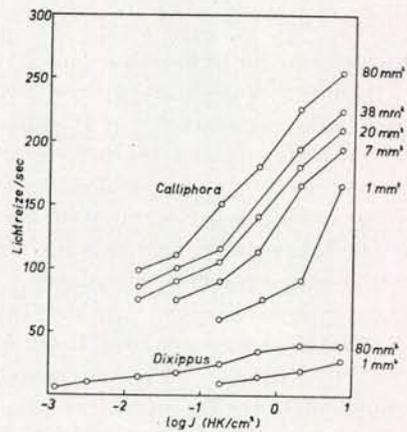


Fig. 2. — Verschmelzungsfrequenzen für die Augen von *Dixippus* und *Calliphora* in Abhängigkeit von Leuchtdichte und Arealgrösse. Auf der Ordinate Lichtreize je Sekunde. Auf der Abszisse Leuchtdichte der Reizfläche. Abstand 185 mm vom Auge. Grösse der Reizfläche 1, 7, 20, 38, 80 mm<sup>2</sup>.

abwechseln, so kann man ein Belichtungspotential abgreifen, dessen Form sich in gleichem Rhythmus ändert. Wenn die Frequenz der Lichtblitze zunimmt, werden die einzelnen Wellen der elektrischen Antwort immer kleiner, bis schliesslich bei einer kritischen Flimmerfrequenz das Belichtungspotential die gleiche Form hat wie bei einem Lichtreiz konstanter Helligkeit (Verschmelzungsfrequenz). Analoge Versuche beim Menschen haben ergeben, dass die aus den Belichtungspotentialen ermittelten Verschmelzungsfrequenzen mit den subjektiv beobachteten übereinstimmen (GRANIT, 1947; eigene unveröffentlichte Versuche).

Die Verschmelzungsfrequenzen, die elektrophysiologisch ermittelt wurden, sind bei *Apis*, *Bombus*, *Vespa*, *Calliphora*, der Imago von

*Æschna* ausserordentlich hoch: bei *Apis* sind bei genügender Lichtintensität 300 Lichtreize in der Sekunde erforderlich (Fig. 1), bei *Calliphora* 270, bei *Æschna* etwa 170. Andere Insekten haben aber viel geringere Verschmelzungsfrequenzen: bei *Dixippus*, *Dytiscus*, der Larve von *Æschna*, bei *Periplaneta* verschmelzen schon 20 bis 30 Lichtreize in der Sekunde (Fig. 2.).

Zur Bestätigung dieser elektrophysiologischen Ergebnisse wurde das Verhalten der gleichen Insekten in der Drehtrommel beobachtet: die Wand der Drehtrommel bestand aus vertikalen, schwarzen und weissen Streifen von gleicher Breite. Der rotierenden Wand kann ein Insekt nur so lange optomotorisch folgen, wie es die einzelnen Streifen noch auflösen kann; rotiert die Trommel zu schnell, so verschmelzen die Streifen (1). Für *Periplaneta* und *Tachycines* ergeben sich mit dieser Methode Verschmelzungsfrequenzen von 8 bis 10 Reizen in der Sekunde, für Fliegen, Bienen und Wespen von etwa 220/sec (AUTRUM et STÖCKER, 1950-1952).

Damit optische Reize einer bestimmten Frequenz verwertet werden können, ist nicht nur ein entsprechendes Auflösungsvermögen des Rezeptors sondern auch des Zentralnervensystems erforderlich. In der Tat bestehen zwischen den beiden Gruppen von Insekten bemerkenswerte Unterschiede im zeitlichen Ablauf zentralnervöser Vorgänge und zwar: 1. in der Frequenz »spontaner« elektrischer Rhythmen, die sich von den optischen Ganglien abgreifen lassen, und 2. in den Zeitgesetzen, die bei stroboskopischen Reaktionen zu beobachten sind.

Reizt man die Augen von Insekten mit konstantem, nicht flimmerndem Licht, so treten rhythmische Potentialschwankungen auf, die aus den optischen Ganglien stammen. Die Frequenz dieser zentralnervösen Spontanrhythmen ist bei den Insekten mit niedrigen Verschmelzungsfrequenzen klein und beträgt etwa 20 bis 40/sec [ADRIAN (1937) für *Dytiscus*; RÖDER (1939, 1940) für die Heuschrecke *MELANOPLUS*]; ist die Verschmelzungsfrequenz hoch, so ist auch die Frequenz der spontanen Rhythmen gross, etwa 120-160/sec.

Die gleichen charakteristischen Unterschiede ergeben sich bei einem komplizierten Sehvorgang, dem stroboskopischen Sehen, also der Wahrnehmung von Gestalten. Hierbei handelt es sich darum, dass Bilder, die nacheinander an verschiedenen Stellen geboten werden, unter bestimmten Bedingungen für den zeitlichen und örtlichen Abstand den Charakter getrennter Phänomene verlieren und als fließende, kontinuierliche Bewegung eines einzelnen Sehdinges erscheinen. Auf diese Erscheinung geht die Bewegungszurück im Film zurück. Solche stroboskopischen Scheinbewegungen von Lichtstreifen können (in entsprechend aufgebauten Drehtrommelversuchen) bei beiden Insektengruppen nachgewiesen werden, nur muss bei der zeitlichen Aufeinanderfolge der Einzelbilder berücksichtigt werden, ob das betreffende Auge träge ist (geringe Verschmelzungsfrequenz hat) oder ob es sehr schnell reagiert (hohe

(1) Bis die Wand die jeweilige Prüfgeschwindigkeit erreicht hat, ist sie für die Versuchstiere durch einen weissen Pappzylinder verdeckt.

Verschmelzungsfrequenz hat). Damit dem Menschen Filmbilder nicht ruckartig springend, sondern in fließender Bewegung erscheinen, dürfen die zeitlichen Pausen höchstens 80 bis 185 msec betragen. Bei *Periplaneta* liegt die obere Grenze für Lichtstreifen, die im räumlichen Abstand von  $23,8^\circ$  auftreten, bei 125 msec, für *Calliphora* aber bei nur 25 msec (AUTRUM und STÖCKER, 1952). Wollte man also Bienen oder Fliegen einen Film vorführen, der bei ihnen die » gleichen « Bewegungszusammenhänge erzeugt, wie wir sie aus dem Film kennen, so müsste man mindestens 200 Bilder/sec projizieren. Erst bei dieser Zahl von Bildwechslern, bei der das Bild nicht mehr flimmert, wird auch die Bewegung kontinuierlich.

## II.

Zwischen der Höhe der Verschmelzungsfrequenz einer Insektenart und der Form des zugehörigen Belichtungspotentials bestehen folgende Zusammenhänge: bei den Arten mit hohen Verschmelzungsfrequenzen,

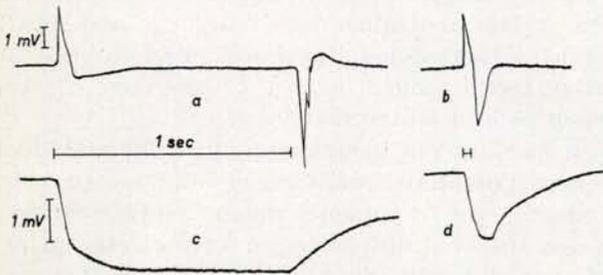


Fig. 3. — Aktionspotentiale vom Auge der Fliege *Calliphora* (a und b) und der Gewächshausheuschrecke *Tachycines* (c und d). Dauer der Lichtreizes in a und c 1 sec, in b und d  $1/20$  sec. Eichmarken am linken Rand. Negative Potentiale (gemessen an der Augenoberfläche gegen einen Bezugspunkt in der Mediaebene des Kopfes) nach unten, positive nach oben. Aufnahme mit direkt gekoppeltem Gleichspannungsverstärker und Kathodenstrahlzillograph.

bei *Apis*, *Vespa*, *Calliphora* beginnt das Belichtungspotential mit einem kleinen negativen Vorschlag(1), dann folgt ein hoher positiver Anstieg, der schnell und steil sein Maximum erreicht und bald darauf, noch während der Dauer des Lichtreizes wieder zum Ruhewert abfällt (Fig. 3.). Das Ende des Lichtreizes beantworten diese Augen mit einem

steilen und schnell—d. h. in einigen  $1/100$  bis  $1/10$  sec—wieder verschwindenden negativen Potential.

Gegenüber dieser komplizierten Form sind die Belichtungspotentiale der Arten mit niedrigen Verschmelzungsfrequenzen sehr viel einfacher: bei der Belichtung wird die Augenoberfläche negativ; dieses negative Potential bleibt während der Dauer der Belichtung bestehen; nach dem Ende des Lichtreizes kehrt es sehr langsam—je nach Stärke und Dauer der Vorbelichtung im Verlauf einiger Sekunden oder Minuten—zum Ruhewert zurück (Fig. 3.). Man kann also schon aus der Form des

(1) Dieser kleine negative Vorschlag ist in den Kurven der Figur 3 nicht zu erkennen. Er wird erst bei stärkerer Vergrößerung der Kurven sichtbar.

Belichtungspotentials mit Sicherheit voraussagen, ob die Verschmelzungsfrequenz hoch oder niedrig sein wird.

Beide Potentialformen enthalten eine gemeinsame Komponente; das

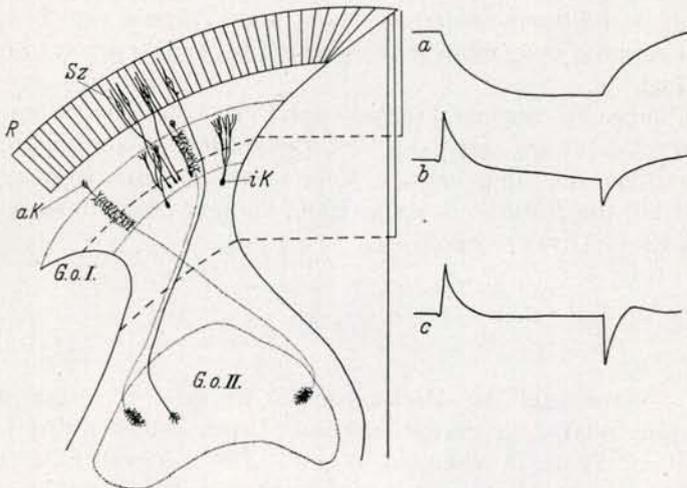


Fig. 4. — Schema der Anordnung der Ganglienzellen im Ganglion opticum I bei *Calliphora* und der Folgen partieller operativer Entfernung der Ganglien auf die Form der Belichtungspotentiale. *aK* äussere Körnerzellen (sie übertragen die Signale der Sehzellen auf das Ganglion opticum II.); *G. o. I*, *G. o. II*. erstes und zweites optisches Ganglion (das dritte ist nicht mehr gezeichnet); *iK* Lokalzellen des Ganglion opticum I mit nur peripherwärts verlaufenden Fortsätzen; *R* Retina; *Sz* Sehzellen, von denen einige wenige ihre Fasern bis zum Ganglion opticum II unmittelbar senden. Rechts die Belichtungspotentiale: *a* von den Sehzellen allein; *b* von Sehzellen und optischem Ganglion I; *c* vom gesamten Auge bei völlig erhaltenen optischen Ganglien. Das Schema ist stark vereinfacht; zahlreiche weitere Arten von Ganglienzellen, deren Funktion hier nicht erörtert wird, sind weggelassen worden.

ist die elektrische Antwort der Sehzellen selbst. Die isolierte, von den anliegenden Nervenzellen der optischen Ganglien befreite Retina von *Calliphora* antwortet stets mit der gleichen einfachen Potentialform, wie sie in Fig. 3. für *Dytiscus* oder *Tachycines* beschrieben wurde (AUTRUM u. GALLWITZ, 1951). Diese einfachen retinalen Potentiale sind stets träge und langsam, sie verschmelzen bei 10 bis 20 Lichtreizen in der Sekunde.

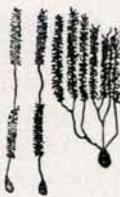


Fig. 5. — Lokalzellen aus dem Ganglion opticum I von *Calliphora* (nach Ramón y Cajal u. Sánchez, aus Weber 1933).

Aus diesen Ergebnissen kann man folgende Schlüsse ziehen: die Reaktion der isolierten Sehzellen ist träge; die hohe Verschmelzungsfrequenz im Auge der Bienen und Fliegen kommt nur unter dem Einfluss der optischen Ganglien zustande.

In den optischen Ganglien und zwar vor allem im Ganglion opticum I, das den Retinazellen am nächsten liegt, gibt es eigentümliche Zellen, die wie Ganglienzellen aussehen, aber nur periphere Fortsätze in Richtung auf die Retina aussenden (Fig. 5.). Nach RAMÓN Y CAJAL u. SÁNCHEZ haben diese peripheren Fortsätze

der sog. Lokalzellen zahlreiche kleine seitliche Aestchen, die ihnen das Aussehen von Lampenbürsten geben. Hiermit berühren sie die Nervenfasersätze der Sehzellen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass aus diesen Lokalzellen die positiven Anteile der komplizierten Belichtungspotentiale der Bienen und Fliegen stammen; denn diese Anteile verschwinden aus dem Retinogramm erst, wenn man operativ die Zellkörper der Lokalzellen entfernt (Fig. 4.).

Es liegt nahe, die geringe Trägheit der Retina der Bienen und Fliegen darauf zurückzuführen, dass von den Lokalzellen elektrische Potentiale erzeugt werden, die umgekehrtes Vorzeichen wie die Retinapotentiale haben und auf die Retinazellen einwirken können (siehe dazu AUTRUM u. GALLWITZ 1951, AUTRUM 1952).

### III.

Welcher Natur sind die Mechanismen, die in den Augen der einen Insekten nur relativ langsame, in den Augen anderer Insekten sehr viel schnellere Prozesse ablaufen lassen? Die Untersuchung der elektrischen Aktionspotentiale gibt keine direkte Antwort auf diese Frage, aber sie vermag wenigstens zu klären, was die betreffenden Mechanismen leisten und welche Eigenschaften sie haben müssen.

Nach der Theorie von LAZAREFF und von HECHT führt die Belichtung der Sebstoffe zu deren Zerfall, an den sich eine Regeneration anschliesst. Der Zerfall ist eine Folge der Lichtabsorption; je mehr Licht absorbiert worden ist, um so mehr Sehsbstanz ist verändert und um so mehr muss anschliessend regeneriert werden. Je grösser aber die Menge an veränderter Substanz ist, um so längere Zeit ist bis zu ihrer vollständigen Regeneration erforderlich.

Um zu erfahren, in welchem Umfang die Sehsbstanz bei Lichteinfall zersetzt wird, kann man erstens die Geschwindigkeit messen, mit der sich das Auge nach einer Belichtung wieder erholt, und zweitens die Zeit, nach der sich überhaupt eine Regeneration bemerkbar macht.

Beide Messungen ergeben bei den Insekten mit geringer und bei denen mit grosser Trägheit des Auges sehr verschiedene Werte: die Geschwindigkeit, mit der sich das Auge nach einer Belichtung wieder erholt (Adaptation), kann aus dem Verlauf des Elektroretinogramms nach der Beendigung des Reizes abgelesen werden (Einzelheiten siehe bei AUTRUM, 1950). Die Erholung erfolgt langsam (Fig. 3) bei den trägen Augen (sie erfordert hier Zeiten von 0,6 sec bis zu 4 Minuten, je nach Intensität und Dauer des Lichtreizes); sie erfolgt sehr schnell (in einigen 20 bis 30 msec) bei den Augen mit geringer Trägheit (Fig. 3.), was den Erwartungen entspricht.

Unerwartete Ergebnisse erhält man jedoch, wenn man nach der Zeit fragt, nach welcher überhaupt eine Regeneration von Sehsbstanz einsetzt. Bevor die hier gefundenen Verhältnisse präzise dargestellt werden können, muss eine weitere Gesetzmässigkeit berücksichtigt werden. Reizt man die

Augen mit konstanten Energien aber variabler Leistung, d. h. wählt man die Intensität  $I$  und die Reizzeit  $t$  so, dass ihr Produkt konstant bleibt ( $I \cdot t = \text{const}$ ), so erhält man nach dem BUNSEN-ROSCÆSchen Gesetz der Photochemie gleiche Effekte, vorausgesetzt, dass die durch die Belichtung entstehenden Produkte nicht inzwischen durch restitutive (oder andere) Prozesse beseitigt worden sind. Bei vorhandener Restitution der Sehstoffe müssen trotz Konstanz von  $I \cdot t$  mit zunehmender Belichtungsdauer die Effekte kleiner werden. Man kann also den Umfang der Restitutionsvorgänge abschätzen, indem man die längste Zeit bestimmt, für die das Reizmengengesetz noch erfüllt ist. Während dieser Zeit können sich messbare Restitutionen nicht abgespielt haben. Die Maximalzeit, bis zu der das Reizmengengesetz gilt, ist nun gerade für die isolierte Retina kurz—bei *Dixippus* und *Æschna* etwa 30 msec,—bei den Augen mit komplexen Potentialen aber erheblich länger—bei *Calliphora* mindestens 500 msec (AUTRUM, 1950). Das Reizmengengesetz gilt in beiden Fällen für die Höhe der negativen Komponente des Belichtungspotentials, deren Grösse bei den komplexen Potentialen der Biene oder Fliege im Aus-Effekt sichtbar wird (Fig. 3., 4.). Es kann also in beiden Fällen den Vorgängen in den Retinazellen zugeschrieben werden.

Damit erhalten wir das—zunächst paradoxe—Ergebnis, dass in den isolierten Retinazellen schon frühzeitig (nach 30 msec) während der Belichtung Restitutionsprozesse bemerkbar werden, die Restitution nach Aufhören der Belichtung aber langsam verläuft und Zeiten von 0,6 sec bis Minuten erfordert; dass umgekehrt in den von den optischen Ganglien beeinflussten Retinazellen von *Calliphora* selbst während längerer Belichtung von 500 msec keine Restitution von Sehsubstanzen nachweisbar ist, nach Aufhören der Belichtung aber die gesamten Folgen derselben ausserordentlich schnell (in 10 bis 60 msec) verschwunden sind. Die Restitution der Belichtungsprodukte scheint also unter der Einwirkung der optischen Ganglien in den Retinazellen gehemmt zu werden, um nach Fortfall dieser Hemmung um so vehementer ablaufen zu können.

Es ist verfrüht, genaue Vorstellungen über den physikochemischen Mechanismus zu entwickeln, der diese Erscheinung ermöglicht. Es soll nur eine Rahmenhypothese aufgestellt werden, die für die Suche nach Modellen fruchtbar werden kann: die auf die Lichtabsorption folgende Veränderung im Sehfärbstoffkomplex ist zunächst nur geringfügiger Natur, eine Ladungsverschiebung oder Ionisierung; sie führt aber bereits über noch unbekannte Zwischenglieder zur Erregung der Sehzelle. Es ist möglich, die Sehsubstanz in diesem Zustand trotz weiterer Belichtung festzuhalten, also Sekundärreaktionen zu verhindern, indem elektrische Felder oder Ströme auf sie einwirken. Fällt das elektrische Feld gleichzeitig mit dem Aufhören der Belichtung fort, so ist die angeregte Substanz noch in einer der Reizmenge  $I \cdot t$  entsprechenden Konzentration vorhanden und tritt augenblicklich in einem entsprechend hohen Potential in Erscheinung (Aus-Effekt); da sie nicht tief greifend verändert ist bzw. keine Sekundärreaktionen stattgefunden haben, kehrt sie im Verlauf einiger

Millisekunden in den ursprünglichen Zustand zurück: die Sehzelle ist wieder voll empfindlich. Fehlt dagegen während der Belichtung das stabilisierende elektrische Feld, so treten einerseits tiefer gehende, vielleicht chemische Aenderungen auf, indem die Substanz z. B. zerfällt; andererseits aber setzt alsbald eine Restitution ein, die teils—als schneller Vorgang—unmittelbar aus dem angeregten Zustand, teils—als langsamer Vorgang—aus den chemischen Folgeprodukten (z. B. durch Resynthese) vor sich geht. Die chemischen Veränderungen der Sehsubstanzen gehören demnach nicht in die Kette der Vorgänge, die von der Absorption zur Erregung führen; sie setzen aber die Empfindlichkeit der Sehzelle nachhaltig für lange Zeit herab, sind also für die langsame Adaptation verantwortlich.

Diese Vorstellungen über die Primärvorgänge im Insektenauge sind Hypothesen und sollen nur einen Weg zeigen, auf dem die experimentell ermittelten Tatsachen erklärt werden und auf dem weitere Untersuchungen einsetzen können. Unsere vorläufigen Kenntnisse von den Primärvorgängen des Sehens sind noch so lückenhaft, dass hier die Natur mit dem Wort von André Gide zu uns spricht: » Ne me comprenez pas si vite, je vous en prie. »

---

## LITERATURVERZEICHNIS

---

1937. ADRIAN (E. D.). — Synchronized reactions in the optic ganglion of *Dytiscus* (*J. of Physiol.*, **91**, 66).
1950. AUTRUM (H.). — Die Belichtungspotentiale und das Sehen der Insekten (Untersuchungen an *Calliphora* und *Dixippus*) (*Z. vergl. Physiol.*, **32**, 176).
1952. AUTRUM (H.). — Ueber zeitliches Auflösungsvermögen und Primärvorgänge im Insektenauge (*Naturwissenschaften*, **39**, 290).
1951. AUTRUM (H.) und GALLWITZ (U.). — Zur Analyse der Belichtungspotentiale des Insektenauges (*Z. vergl. Physiol.*, **33**, 407).
1950. AUTRUM (H.) und STÖCKER (M.). — Die Verschmelzungsfrequenzen des Bienenauges (*Z. Naturforschg.*, **5 b**, 38).
1952. AUTRUM (H.) und STÖCKER (M.). — Ueber optische Verschmelzungsfrequenzen und stroboskopisches Sehen der Insekten (*Biol. Zbl.*, **71**, 129).
1921. CAJAL (S. R.) und SÁNCHEZ (D.). — Sobre la estructura de los centros opticos de los insectos (*Rev. chilena hist. nat.*, **25**, 1).
1947. GRANIT (R.). — *The sensory mechanisms of the retina* (Oxford Univ. Press).
1933. HERTZ (M.). — Uber figurale Intensitäten und Qualitäten in der optischen Wahrnehmung der Biene (*Biol. Zbl.*, **53**, 10).
1934. HERTZ (M.). — Zur Physiologie des Formen- und Bewegungssehens (*Z. vergl. Physiol.*, I., **20**, 430 ; II., **21**, 579 ; III., **21**, 604).
1940. ROEDER (K. D.). — The origin of visual rhythms in the grasshopper *Melanoplus femur-rubrum* (*J. cell. comp. Physiol.*, **16**, 399).
1933. WOLF (E.). — Das Verhalten der Bienen gegenüber flimmernden Feldern und bewegten Objekten (*Z. vergl. Physiol.*, **20**, 151).
1935. WOLF (E.). — An analysis of the visual capacity of the bee's eye (*Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **3**, 255).
-

# OBSERVATIONS SUR LES RELATIONS ENTRE LE COUVAIN ET LES ADULTES CHEZ LES FOURMIS

Par Georges LE MASNE

---

## SOMMAIRE

Introduction (p. 1).

- I. — L'alimentation des larves de Fourmis et les échanges stomodéaux entre larves et adultes (p. 3).
- II. — Le léchage des larves par les ouvrières (p. 24).
- III. — L'enlèvement et la consommation des excréta larvaires (p. 25).
- IV. — Les soins donnés au couvain au cours des mues et de la métamorphose (y compris l'éclosion des adultes) (p. 29).
- V. — Les soins donnés aux œufs (p. 36).
- VI. — La répartition et le transport du couvain (p. 38).
- VII. — Les rapports des sexués avec le couvain (p. 44).
- VIII. — L'évolution des rapports entre les jeunes et les adultes chez les Fourmis (p. 47).
- IX. — L'importance de ces relations dans la vie de la fourmilière ; la notion de trophallaxie (p. 50).

## INTRODUCTION

Les rapports entre les Fourmis adultes et leur couvain ont fait l'objet de travaux trop nombreux pour qu'il soit possible d'en faire ici l'inventaire. En apparence, ces relations sont bien étudiées. En fait, certains de leurs aspects restent connus de manière fort incomplète, incertaine ou hypothétique. D'autre part, les exposés classiques renferment à ce sujet quelques erreurs : certaines opinions anciennes (parfois abandonnées depuis longtemps par leurs auteurs) sont inlassablement répétées ; bien des hypothèses difficiles à vérifier sont présentées comme faits acquis. Il semble donc que cette question mérite d'être reprise (comme d'ailleurs l'étude générale des relations entre individus au sein des Sociétés d'Insectes).

J'indiquerai ici le résultat d'observations personnelles sur les « soins » donnés au couvain dans la fourmilière. Je rapprocherai ces observations

des faits déjà établis, des données classiques, et de quelques résultats récemment acquis par d'autres auteurs. Enfin, pour certains points, je m'attacherai surtout à montrer nos incertitudes ou les lacunes de nos connaissances.

Dès maintenant, il est possible d'indiquer que certaines des relations entre adultes et couvain se présentent chez les diverses espèces avec une allure assez constante, parfois même avec une monotonie plus grande que n'ont voulu l'admettre les anciens auteurs. Sur d'autres points, au contraire, les rapports entre adultes et couvain montrent des variations importantes d'une espèce à une autre, mais surtout d'une tribu ou d'une famille à une autre : *en beaucoup de cas, ces variations paraissent avoir une valeur évolutive.*

#### 1° MÉTHODES EMPLOYÉES.

Les résultats personnels mentionnés ici ont été obtenus grâce à :

a. Des observations faites *sur le terrain*, observations forcément très brèves, mais indispensables pour confirmer certains résultats établis au laboratoire ;

b. L'observation prolongée, à la loupe binoculaire, de sociétés aussi complètes que possible, maintenues *en élevage* ;

c. *L'étude de larves et de nymphes isolées*, entretenues sans l'aide d'ouvrières. Cette méthode, dans laquelle l'expérimentateur doit remplacer les « nourrices » dans le soin du couvain, est susceptible de fournir des indications précieuses ; elle est malheureusement d'un emploi difficile.

La plupart de mes élevages ont été conduits dans des « nids Janet » en plâtre, de diverses formes ; parfois j'ai employé des « nids Lubbock-Fielde » (entièrement en verre) ou « Lubbock-Crawley » (en verre, avec le fond du nid couvert d'une mince pellicule de plâtre). La nourriture offerte comporte d'une part des Insectes (Grillons domestiques en général), vivants ou fraîchement tués (selon l'espèce de Fourmis), d'autre part du miel ; enfin, pour certaines espèces, des graines.

#### 2° ESPÈCES ÉTUDIÉES.

Les espèces examinées appartiennent toutes à la faune française et représentent trois familles de *Formicoidea* (1) :

— Poneridæ : *Ponera eduardi* Forel.

— Camponotidæ : *Lasius niger* L., *Lasius emarginatus* Ol. ; *Camponotus* divers ; *Plagiolipsis pygmæa* Latr.

— Myrmicidæ : *Myrmica* diverses ; *Leptothorax* des sous-genres *Temnothorax* (*L. recedens* Nyl.) et *Leptothorax* s. s. (*L. massiliensis* Bondr., *L. nylander* Först., var. *parvula* Schenck, *Leptothorax angustulus* Nyl.) ; *Stenammas westwoodi* West. ; *Aphænogaster subterranea* Latr. ; *Aph. testaceo-pilosa* Lucas, var. *senilis* Mayr. ; *Messor barbarus* L. ; *Pheidole pallidula* Nyl. ; *Solenopsis* de diverses espèces ; *Myrmecina graninicola* Latr. ; *Tetramorium* divers.

Les résultats les plus importants ont été acquis par l'observation de *Ponera eduardi*, espèce relativement archaïque, qui présente un comportement social très particulier (cf. LE MASNE, 1948, 1952, 1953), de divers *Leptothorax* (dont j'examine d'autre part la biologie en rapport avec celle de Fourmis parasites des genres *Epimyrmica* et *Chalepoxenus*), et de *Solenopsis*.

(1) A la suite de F. BERNARD (1951), je considère l'immense ensemble des Fourmis comme une « superfamille » (*Formicoidea*, ASHMEAD, 1905) ; j'écris ici non pas : *Ponerinæ*, *Myrmicinæ*, mais bien *Poneridæ*, *Myrmicidæ*.

## I. — L'ALIMENTATION DES LARVES. LES ÉCHANGES STOMODÉAUX ENTRE LARVES ET ADULTES

L'alimentation des larves et les échanges par voie buccale entre larves et ouvrières constituent chez les Fourmis la part la plus importante des relations entre couvain et adultes. Il s'agit d'un double courant alimentaire, qui comporte, d'une part, la distribution aux larves d'aliments régurgités ou non, et, d'autre part, le rejet par les larves de salive qu'absorbent les ouvrières.

Examiner l'importance relative de ces deux courants, et leur signification dans la vie de la fourmilière, reviendrait à aborder l'étude de la notion de *trophallaxie* (WHEELER, 1918) : je ne le ferai que très brièvement, et seulement à la fin de cet exposé (IX, p. 50).

Je m'attacherai plutôt à rechercher quelle est, dans l'alimentation des larves de Fourmis, l'importance des divers éléments : *aliments solides non régurgités* et *aliments liquides régurgités par les adultes* (p. 3), auxquels peut s'ajouter un autre élément, mal connu : les *aliments solides régurgités* (p. 13). J'examinerai ensuite le degré de *dépendance alimentaire* des larves de Fourmis à l'égard des adultes (p. 16), *le comportement des deux partenaires avant le nourrissage* de la larve (p. 19), enfin, *le rejet de salive par les larves* (p. 23).

Les rapports entre couvain et sexués seront examinés plus loin (VII, p. 44), et ce qui suit a trait surtout aux relations alimentaires *entre larves et ouvrières*.

### 1° L'IMPORTANCE RELATIVE DES ALIMENTS SOLIDES NON RÉGURGITÉS ET DES LIQUIDES RÉGURGITÉS, DANS L'ALIMENTATION DES LARVES.

L'importance relative de ces deux éléments essentiels du régime des larves n'a pas toujours été appréciée de manière exacte : celle de l'aliment solide, non régurgité, a été souvent sous-estimée, l'accent étant mis uniquement sur les aliments liquides que les ouvrières dégorgent aux larves.

#### A. — Rappel historique.

Il est nécessaire de retracer les principales étapes de l'acquisition de nos connaissances sur cette importante question. Ce rappel historique permettra de comprendre l'origine de l'erreur que je viens de signaler et d'arriver, je l'espère, à une appréciation plus exacte des éléments qui composent le régime des larves de Fourmis.

C'est RÉAUMUR qui découvrit le premier, il y a plus de deux siècles, la régurgitation de liquide aux larves de Fourmis ; mais l'existence d'aliments solides lui échappa totalement (1).

Le manuscrit de l'*Histoire des Fourmis* (écrit sans doute en 1742 : cf. WHEELER, 1926 b, p. XIV) resta longtemps inconnu (jusqu'à sa découverte par FLOURENS en 1860, puis sa publication par W. M. WHEELER en 1926). Mais il est très probable que la correspondance active qu'entretenait RÉAUMUR avec les hommes de science de son temps (Ch. BONNET, LYONET, DE GEER, etc.) fit connaître à ses contemporains certaines de ses observations sur la biologie des Fourmis (2). Sans doute aussi d'autres naturalistes purent-ils renouveler la découverte capitale que RÉAUMUR avait faite : c'est ainsi que GOULD (1747, p. 77), puis Pierre HUBER (1810, p. 76-77) mentionnent pour les larves de Fourmis l'aliment liquide, mais nullement l'aliment solide.

Jusqu'à la fin du siècle dernier, c'est un point de vue identique à celui de RÉAUMUR et de P. HUBER qui prévaut : pour les anciens auteurs, les larves de Fourmis reçoivent uniquement un aliment liquide, provenant du jabot des ouvrières ou de leurs glandes salivaires.

TANNER (1892) fut sans doute le premier à décrire le nourrissage des larves de Fourmis à l'aide d'un aliment solide, à vrai dire très particulier : il indiqua que les larves d'*Atta cephalotes* sont nourries de champignons ; les plus jeunes se contentent de spores, les larves âgées absorbent des boulettes de mycélium que leur apportent les ouvrières.

C'est JANET (1897) qui signala le premier la consommation directe de nourriture animale (fragments de Vers ou d'Insectes) par des larves d'espèces diverses (*Lasius mixtus*, *L. niger*, *L. flavus*, *Tetramorium caespitum*) : il pensait cependant que « cette manière de prendre la nourriture doit être considérée comme tout à fait exceptionnelle ».

Soupçonnée par EMERY (1899), — à partir d'un argument morphologique, le grand développement des mandibules, — l'existence d'un véritable régime entomophage régulier fut découverte par WHEELER (1900, a et b) chez les larves de Ponérides, mais aussi chez celles de quelques Myrmicides (*Aphænogaster fulva*, *Pheidole* sp.). WHEELER voyait encore là des cas exceptionnels et pensait que les liquides régurgités constituent la seule nourriture des larves chez la plupart des Fourmis.

Des observations analogues s'étant multipliées (WHEELER, 1902 ; JANET, 1904 ; EMERY, 1912, 1915, 1916 etc.), WHEELER admettait plus tard (1910, 1918) une répartition beaucoup plus large de ce mode d'alimentation : fragments d'Insectes ou de graines sont le lot des larves, note-t-il, non seulement chez les Ponérides ou les Dorylides, mais aussi chez beaucoup de Myrmicides. Pour certaines espèces (*Aphænogaster*, *Pheidole*, *Lasius*), aliments liquides et solides coexistent. Cependant WHEELER continue à penser que beaucoup de Fourmis (la plupart des Camponotides, des Dolichodérides, et des Myrmicides) nourrissent leurs larves uniquement de liquides régurgités.

WHEELER et BAILEY (1920) reconnaissent une grande diversité de régimes larvaires. Cependant, hors les régimes très spécialisés des larves de Dorylides, de Promyrmicides (= Pseudomyrmnés) et d'Attines, ainsi que celui des Fourmis granivores, ils maintiennent une opinion analogue à celle des auteurs précédents ; ils pensent que le régime à

(1) « Cette becquée ne m'a jamais paru être autre chose qu'une goutte de liqueur que la nourrice fait sortir de sa bouche et qu'elle présente à celle du ver... Je n'ai jamais vu d'ouvrières qui portassent aux vers des aliments solides, tels que pourraient être des portions de fruits, des intestins d'Insectes, etc. » (RÉAUMUR, 1742 ; édit. 1929, p. 73-74).

Publiant pour la première fois l'*Histoire des Fourmis*, WHEELER (1926 b) a joint au texte des annotations de grande valeur ; il relève les faits découverts par RÉAUMUR, mais aussi ceux qui ont échappé au fondateur de la myrmécologie, ou dont celui-ci a mal saisi la signification. Il est curieux de noter que WHEELER ne fait aucune remarque au sujet de cette dernière phrase de RÉAUMUR, qui nie l'existence d'aliments solides. En fait, si WHEELER n'a pas été frappé par cette erreur, c'est qu'en 1926 il sous-estime encore, semble-t-il, l'importance relative des aliments solides dans le régime des larves.

(2) Cf. M. CAULLERY, 1929.

base d'Insectes ou de fragments d'Insectes n'appartient qu'aux larves de Ponérides et de certaines Myrmicides et Camponotides. Ils découvrent cependant (p. 265) que l'estomac des larves de certains *Leptothorax* est rempli d'appendices de petits Insectes qui peuvent avoir été prélevés sur une proie volumineuse fournie par les ouvrières. Mais les résultats de cet important travail de WHEELER et BAILEY (*loc. cit.*, p. 237) ont été obtenus exclusivement par l'examen de matériel conservé, et non pas de Fourmis vivantes.

Depuis, c'est chez un nombre toujours plus grand d'espèces de Fourmis qu'a été signalée la consommation directe par les larves d'aliments solides non régurgités, parfois plus ou moins élaborés (cf. plus loin, p. 7), mais n'ayant subi, le plus souvent, aucune préparation de la part des ouvrières.

### B. — Les aliments solides non régurgités.

En fait, chez toutes les Fourmis que j'ai pu étudier de manière approfondie, les larves, au plus tard à partir du troisième stade, reçoivent de façon régulière des aliments solides non régurgités : morceaux de graines pour quelques espèces, mais le plus souvent fragments d'Insectes. Même lorsque s'y ajoutent des aliments liquides régurgités, la nourriture solide non dégorgée constitue une part importante du régime des larves de Fourmis. Cette part est difficile à préciser, mais doit être, en bien des cas, la plus importante.

a. Les larves de *Poneridæ* sont essentiellement entomophages. Des morceaux d'Insectes fort volumineux sont distribués par les ouvrières à toutes les larves, même aux plus jeunes. Nous verrons (p. 13) que, dans certains cas, contrairement aux notions classiques, de petites quantités de liquide dégorgé par les ouvrières peuvent sans doute compléter ce régime. Il n'en reste pas moins que des Insectes récemment tués constituent la part la plus importante du régime larvaire chez la plupart des Ponérides, et forment sans doute sa totalité au moins chez les formes les plus archaïques de cette famille (*Amblyoponini*, *Myrmeciini* : cf. HASKINS, etc.).

b. Chez les *Myrmicidæ*, les très jeunes larves ne semblent recevoir des ouvrières que des liquides dégorgés, et nul aliment solide (nous y reviendrons : cf. p. 11) (1).

Au contraire, les larves de taille moyenne ou forte (trois derniers stades larvaires, s'il en existe cinq, ce qui est probable) reçoivent les deux catégories d'aliments : nourriture liquide dégorgée et aliments solides bruts ; mais ces derniers occupent à coup sûr dans le régime une place quantitativement beaucoup plus importante.

Il en est ainsi non seulement pour les larves à thorax mobile, dites

(1) Il y a toutefois une exception : les larves du deuxième et peut-être du premier stade, chez beaucoup d'espèces, sont capables de consommer des œufs, que les ouvrières (et plus encore la femelle fondatrice) leur donnent parfois, comme aux larves plus âgées.

*orthocéphales* (1), de *Myrmica*, *Aphænogaster*, *Messor*, *Stenammas*, *Myrmecina*, etc., mais aussi chez les *Leptothorax* : leurs larves en tonnelet, dites *hypocéphales* (1 bis), à thorax immobile, sont tout juste capables de soulever la tête (qui reste le plus souvent collée à l'abdomen); elles dévorent cependant sans difficulté de volumineux morceaux d'Insectes (une tête, un fémur, un abdomen entier), parfois aussi gros qu'elles; les ouvrières leur distribuent, sans les avoir nullement triturés à l'avance, ces énormes « quartiers de viande ». De même, les larves de *Solenopsis*, cependant bien faiblement armées en apparence, consomment aussi d'assez gros morceaux d'Insectes.

Les aliments solides qu'ingèrent les larves de *Myrmicidæ* peuvent d'ailleurs être de nature très variée; il s'agit le plus souvent d'Insectes, ou de fragments d'Insectes ou d'autres animaux (2); mais, en certains cas, s'y ajoutent des graines ou des fragments de graines (*Messor*, *Pogonomyrmex*, *Tetramorium*, *Pheidole*, etc.), voire des pétales de fleurs (*Aphænogaster testaceo-pilosa*: cf. STÄGER, 1923), ou bien du mycélium et des spores de Champignons (*Atini*: TANNER, 1892; cf. plus haut, p. 4).

c. Chez les *Camponotidæ* également, les larves reçoivent des ouvrières, en même temps que des liquides régurgités, une forte proportion d'aliments solides: *Lasius*, *Camponotus* et même *Formica* donnent à leurs larves des fragments d'Insectes en quantité importante, et ces proies sont dévorées aussi vite que chez les Myrmicides ou même les Ponérides. Du moins en est-il ainsi pour les larves moyennes et grandes; comme chez les Myrmicides, les larves très jeunes ne reçoivent sans doute que l'aliment régurgité (cf. plus bas, p. 11).

Mes observations sur l'importance du « régime carné » des larves de Camponotides diffèrent donc sensiblement des indications données par des ouvrages classiques, et couramment cités (cf. FOREL, 1921, etc.) (3), —

(1 et 1 bis) Les larves dites *orthocéphales* par EMERY (1899), ou *orthognathes* par ESCHERICH (1906), s'opposent aux larves *hypocéphales* ou *hypognathes*: chez celles-ci « les premiers segments post-céphaliques sont plus développés dorsalement que ventralement; ils apparaissent latéralement comme disposés en éventail, leur contour dorsal formant une courbe qui constitue l'extrémité antérieure apparente de la larve; la tête — extrémité antérieure morphologique — se trouve placée sur la face ventrale du corps » (EMERY, 1899). Chez ces larves hypocéphales, seule la tête est mobile, à l'opposé des larves orthocéphales à thorax mobile. En somme, chez les larves hypocéphales, la tête est fixée à demeure sur la face ventrale; chez beaucoup de larves orthocéphales, la tête vient souvent, par flexion du thorax, toucher la face ventrale, mais elle peut aussi être rejetée jusque dans le prolongement du corps, lorsque le thorax se déplie.

(2) Même lorsque des proies constituent presque tout le régime des larves de Fourmis, il s'agit là, en bien des cas, d'une alimentation plus variée qu'il ne paraît: il faut songer, en effet, que le contenu intestinal des proies, — souvent très volumineux, — est effectivement dévoré par beaucoup de larves de Fourmis, comme les chairs elles-mêmes (cf. p. 16, note 1).

(3) FOREL écrit par exemple (1921, *Monde Social des Fourmis*, vol. I, p. 24): « Chez la sous-famille des *Camponotinæ*, les larves, quoique souvent mobiles, sont presque toujours alimentées directement par dégorgement du contenu du jabot de l'ouvrière qui les nourrit. » FOREL ajoute même aussitôt: « Mais l'extrême le plus complet [dans le sens du nourrissage par dégorgement de liquides] se voit chez les *Leptothorax*, chez les Fourmis vivant par lextobiose et chez la sous-famille des *Dolichoderinæ*, surtout chez notre genre européen *Tapinoma*. »

Je connais mal le mode d'alimentation des larves de Dolichodérides, et, pour elles, l'opinion de FOREL est peut-être valable; mais non pas pour les larves de *Leptothorax* (entomophages bien qu'hypocéphales, cf. ci-dessus), ni pour celles des Camponotides, et pas davantage sans doute pour

qui font des liquides dégorgés par les ouvrières l'essentiel du régime de beaucoup de larves de Fourmis, en particulier chez les *Camponotides*.

Je serai moins affirmatif, cependant, en ce qui concerne le régime des larves de *Plagiolepis* : cette prudence est motivée autant par l'extrême difficulté que l'on éprouve à observer de façon sûre le nourrissage de ces larves minuscules (les grossissements relativement forts, nécessaires à une bonne observation, exigent un éclairage puissant, qui trouble le comportement) que par la considération des quantités relativement énormes de liquides que les ouvrières de *Plagiolepis* peuvent rapporter au nid dans leur gastre distendu à l'extrême. La question est à l'étude.

De même, il est possible que les liquides régurgités prennent une place prépondérante dans l'alimentation des larves (même âgées) de certaines *Camponotides* exotiques, ou de quelques espèces aphidophiles de régions tempérées : ainsi pour certains *Lasius* jaunes ; mais je n'en suis nullement assuré dans ce dernier cas ; en tout cas, l'aliment carné ne disparaît pas entièrement ; les *Lasius* aphidophiles récoltent des Insectes (adultes et larves) et en donnent des morceaux à leurs larves : on se rappelle d'ailleurs (cf. p. 4) que c'est en particulier chez des *Lasius* que JANET (1897) découvrit l'existence d'une « nourriture prise directement par les larves ».

En fait, il convient d'éviter toute généralisation trop catégorique et d'examiner dans chaque cas le régime larvaire, par des observations faites dans la nature et en élevage.

### C. — La préparation des aliments solides, non régurgités, donnés aux larves.

Les aliments solides distribués aux larves de Fourmis subissent-ils préalablement, de la part des ouvrières « nourrices », une élaboration quelconque, simple ou complexe ?

#### a. Le dépeçage des proies.

Dans la plupart des cas, et en particulier pour la majorité des espèces à larves entomophages, les aliments solides non régurgités sont distribués par les ouvrières sans autre élaboration qu'un simple dépeçage.

On ne constate guère de différence, à cet égard, entre *Ponera eduardi* (ou d'autres Ponérides supérieures : cf. WHEELER, 1900, a et b) et des

toutes les « Fourmis vivant par lestobiose » (c'est-à-dire certains *Solenopsis*, et plusieurs Fourmis qui vivent dans les termitières), puisque les larves de *Solenopsis* reçoivent des fragments d'Insectes (cf. plus haut, p. 6).

Les deux grands ouvrages de FOREL (1920 et 1921-1923) ne sont pas toujours appréciés à leur exacte valeur. Ils constituent une source extrêmement riche d'observations précieuses et de faits suggestifs ; mais ils contiennent aussi quelques erreurs : celles-ci sont inlassablement répétées dans les ouvrages de vulgarisation, parfois même dans des travaux de recherche.

Fourmis supérieures (Myrmicides ou Camponotides). Dans un cas comme dans l'autre, les larves reçoivent tantôt des Insectes entiers (tant que leur taille ne dépasse pas de beaucoup celle des larves adultes), — en général débarrassés en grande partie de leurs appendices, — tantôt des fragments d'Insectes : tête, thorax et abdomen, ou appendices.

Tout au plus peut-on indiquer que les larves de *Leptothorax* (hypocéphales) ou de *Solenopsis* (très petites) reçoivent moins souvent des proies entières, et *plus souvent* des appendices détachés, que celles de *Ponera*, d'*Aphænogaster* et de *Lasius*. Mais cette différence est statistique : on voit, pour de petites sociétés d'égale importance, moins de larves occupées à dévorer une proie volumineuse chez des *Leptothorax* que si l'on observe des *Ponera*. Cette différence est aussi, il faut bien le dire, approximative. Enfin elle perd de son importance en ce qui concerne les *Solenopsis* : en effet, j'offre à une société expérimentale de Fourmis de ce genre des proies *proportionnellement* plus grosses qu'à un élevage d'*Aphænogaster*, de *Myrmica* ou même de *Leptothorax*.

En fait, si, d'une société à une autre, il existe, dans le degré de fragmentation des proies, des différences plus ou moins importantes, celles-ci ne dépendent que pour une faible part de la position systématique des Fourmis considérées : il n'y a pas à cet égard d'opposition vraiment importante entre Ponérides (ou au moins Ponérides supérieures) et Fourmis supérieures. Les différences que l'on constate dans le degré de fragmentation des proies dépendent plutôt de contingences multiples (dont certaines n'ont aucun intérêt biologique) : nombre relatif de nourrices ou de larves, degré d'affaiblissement des larves, nombre de proies offertes simultanément à la société, taille des proies offertes (comparée à celle des Fourmis). C'est ainsi que, si l'on nourrit une société de *Solenopsis* avec des Insectes relativement volumineux (larves moyennes de Grillon domestique), les minuscules ouvrières ne démembrent pas ces proies énormes : elles pénètrent à l'intérieur des Insectes par des blessures quelconques, ou par des orifices pratiqués par elles aux niveaux de moindre résistance; exploitant séparément le corps et les appendices, elles ramènent de minuscules fragments de chair, dont certains sont apportés aux larves. Une même espèce de Fourmis peut d'ailleurs utiliser les proies de manières bien différentes, selon les circonstances. Ces menus faits peuvent être curieux, et même instructifs à certains égards; mais ils n'apportent l'indication d'aucune divergence fondamentale, quant au régime des larves entomophages, entre Fourmis inégalement évoluées (1).

De toute façon, qu'il s'agisse de Camponotides, de Myrmicides ou de Ponérides, dans chacune des espèces que j'ai pu étudier, les proies ne subissent, avant d'être données aux larves, *aucun malaxage* (comme c'est, par exemple, le cas chez beaucoup de Guêpes), mais *une simple fragmentation, plus ou moins poussée*.

#### b. La salive des ouvrières et des larves.

Avant d'être donnée aux larves, la proie est léchée plus ou moins abondamment par les ouvrières : soit aussitôt après qu'elle a été tuée à l'aide de l'aiguillon (cas des Ponérides), soit au cours de son transport et de son dépeçage. Une fois déposée sur une larve, la proie est encore, bien souvent, léchée par les « nourrices ». Enfin, dans la plupart des espèces, il arrive souvent qu'une proie soit enlevée à une larve avant d'être entièrement

(1) Au sujet du dépeçage des proies par les ouvrières, voir également p. 15, note 1, et p. 16, note 1.

consommée : elle peut ensuite être achevée par une ouvrière, ou bien donnée à une autre larve (observations faites surtout chez *Ponera eduardi*, divers *Leptothorax*, divers *Solenopsis*).

Dans chacune de ces circonstances, l'aliment donné à une larve *peut se trouver enduit ou imprégné de la salive des ouvrières ou des autres larves*, qui *peut* en modifier la composition d'une manière que nous ignorons, il faut le dire, totalement. Il ne me semble pas, *en l'état actuel de nos connaissances*, qu'on doive voir là une cause de transformation importante ni fréquente des aliments bruts donnés aux larves de Fourmis. En effet, ce n'est qu'à titre d'hypothèse que l'on peut penser à un rejet de salive par les ouvrières au moment où elles lèchent une proie. Quant au rejet de salive par les larves au moment du repas, il a été signalé dans quelques cas (nous y reviendrons, p. 23-24) : par STÄGER (1923) chez *Aphænogaster testaceo-pilosa* (je n'ai pu observer ce fait chez la même espèce, mais les observations de STÄGER sont excellentes, et celle-ci doit être exacte) ; par WHEELER (1918) chez la Ponéride *Pachycondyla harpax*, de manière massive. Je n'ai pu jusqu'ici retrouver ce rejet de salive au moment du repas, ni chez *Ponera eduardi*, ni chez d'autres Fourmis. Sauf en quelques cas (tel *Pachycondyla*), on peut, jusqu'à plus ample informé, admettre qu'il s'agit d'un fait occasionnel et non point régulier, — tout en restant attentif à cette possibilité.

De manière occasionnelle aussi, d'autres substances ou des liquides organiques peuvent, bien entendu, venir au contact des aliments carnés en cours de consommation, voire les imprégner. J'ai vu une ouvrière de *Ponera eduardi* déposer, sur une proie qu'une larve était en train de dévorer, la gouttelette d'excreta rectal (cf. p. 26) dont elle venait de débarrasser une autre larve.

### c. Cas des Fourmis moissonneuses.

Aucune différence ne semble exister entre les Moissonneuses et les autres Fourmis, quant à la préparation des proies qui sont consommées concurremment aux graines (cf. p. 6). Par contre, *la situation est loin d'être claire en ce qui concerne les graines qui servent de nourriture aux larves de Fourmis Moissonneuses.*

Les larves de *Messor* recevraient des graines déjà imprégnées de la salive des ouvrières, selon EMERY (1912 a). Selon EIDMANN (1926), au contraire, elles rongeraient des graines non préparées. GÆTSCH (1928), complétant les observations de NEGER (1911), décrit la préparation (mastication, imprégnation de salive) que les ouvrières de *Messor* font subir aux graines ; mais il n'a pu observer l'alimentation des larves.

D'après les observations que j'ai faites sur des sociétés en élevage, je pense que les larves de *Messor* (et aussi celles de *Tetramorium*) reçoivent, des ouvrières, des morceaux de graines qui ne semblent avoir reçu d'*autre élaboration que cette simple fragmentation.* C'est aussi la conclusion des observations de STÄGER (1928, 1929 a, et surtout 1929 b, p. 440-441).

Sans doute, il est difficile d'affirmer qu'en outre ces morceaux de graines ne sont point imprégnés parfois de la salive des ouvrières (celle-ci s'y dépose peut-être au cours de la fragmentation, qui est plus longue que dans le cas des proies). Mais, dans la plupart des cas, les morceaux de graines semblent ingérés par les larves sans avoir subi aucune transformation préalable.

#### d. Cas des *Dorylides*.

Si l'on connaît bien (surtout grâce aux travaux de SCHNEIRLA et ses collaborateurs, et bientôt de RAIGNIER et VAN BOVEN), la biologie globale des *Dorylides*, et en particulier leur cycle de reproduction, les mouvements de la société et l'influence du couvain sur ces déplacements, il semble que nous soyons jusqu'ici peu renseignés sur le détail des relations entre individus au sein de ces sociétés nomades, ainsi que sur la biologie individuelle des larves et en particulier sur leur alimentation.

On sait que les *Dorylides* adultes ne pratiquent pas entre elles la régurgitation et l'échange stomodéal (1). Il semble donc exclu également que les ouvrières puissent régurgiter aux larves des aliments liquides. Les larves d'*Eciton* ne montrent, dans leur estomac à paroi très musculeuse, que des boulettes compactes, formées de parties molles d'insectes, avec parfois quelques fragments de chitine (WHEELER et BAILEY, 1920). Étant donné le faible développement des pièces buccales larvaires, WHEELER et BAILEY pensent que les nourrices préparent la nourriture des larves en débarrassant les proies de leurs parties chitineuses et en tassant en pelotes les parties molles, non sans consommer elles-mêmes les liquides qui s'écoulent au cours de cette opération. Dédution logique sans doute, mais qui mériterait d'être vérifiée par l'observation directe des rapports entre larves et ouvrières nourrices... Il ne semble pas (cf. G. C. WHEELER, 1943) que, depuis, nos connaissances aient progressé sur ce point.

Dans le cas des *Promyrmicidæ*, on trouve un mode de préparation des aliments larvaires qui rappelle en partie celui qu'imaginent WHEELER et BAILEY pour les *Eciton*, mais les boulettes données aux larves sont beaucoup plus complexes. Nous examinerons ce cas plus loin (p. 14).

\* \* \*

*En résumé*, les aliments solides non régurgités que les Fourmis distribuent à leurs larves ne subissent, en général, aucune élaboration complexe préalable. Insectes ou graines sont seulement divisés en morceaux, et même point toujours. Rien n'indique de façon certaine que les fragments d'insectes soient imprégnés de la salive des ouvrières, non plus que les morceaux de graines donnés aux larves de Fourmis Moissonneuses. La situation est la même à cet égard chez les *Ponérides*, les *Camponotides* et les *Myrmicides* à larves entomophages ou granivores.

Le cas des larves de *Dorylides* doit être mis à part, car leur régime alimentaire est fort mal connu.

(1) Tel est du moins l'état actuel de cette question. Cependant, depuis que j'ai observé en détail des échanges stomodéaux parfaitement nets entre ouvrières de *Ponera eduardi* (LE MASNE, 1952; cf. ici p. 13), — alors que la régurgitation était considérée comme absente, improbable ou rare pour l'ensemble des *Ponérides*, — je suis amené à me demander si l'absence d'échanges de bouche à bouche chez les *Dorylides* doit être considéré comme un fait vraiment acquis, en l'absence d'élevages prolongés.

### D. — L'aliment liquide régurgité.

Si les aliments solides, bruts, tiennent, comme nous venons de le voir, une place prépondérante dans l'alimentation des larves de Fourmis, même chez les Myrmicides et les Camponotides, il ne faudrait cependant pas minimiser à l'excès l'importance des liquides régurgités dans le régime alimentaire de ces larves : ce serait tomber dans l'erreur inverse de celle que j'ai indiquée plus haut. En fait, l'aliment liquide régurgité intervient dans le régime larvaire non seulement chez les Fourmis supérieures (Dolichodérides, Camponotides, Myrmicides), mais aussi peut-être, — et ce fait est nouveau. — chez certaines Fourmis inférieures.

#### a. *Camponotides et Myrmicides* (1).

α. **Larves âgées.** — Chez toutes les Fourmis supérieures étudiées, les larves âgées (3<sup>e</sup>, 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> stades ?) reçoivent, de la bouche des ouvrières, un aliment liquide en quantité non négligeable : le volume fourni à chaque fois est faible, mais ces « nourrissements » ne sont point rares. Ni la fréquence ni l'importance des échanges ne sont d'ailleurs faciles à apprécier. Chaque « nourrissement » peut, chez des *Leptothorax*, par exemple, durer depuis quelques secondes seulement jusqu'à plusieurs minutes ; mais le flux alimentaire est discontinu ; il peut parfois s'arrêter assez longtemps, sans que les deux partenaires, ouvrière et larve, se séparent. *Peut-être* même le flux peut-il se renverser et passer de la larve à l'adulte (cf. p. 23). La fréquence des nourrissements est difficile à estimer aussi ; il semble que, dans une société équilibrée (avec proportions normales des divers stades ; dans une société complète, par exemple), des larves restent longtemps sans recevoir la régurgitation (cf. p. 20).

β. **Larves jeunes.** — Les très jeunes larves (1<sup>er</sup> et 2<sup>e</sup> stades ?) de Camponotides et de Myrmicides *ne semblent recevoir d'autre nourriture que les liquides régurgités par les ouvrières*. Elles ne reçoivent aucun aliment solide, *sauf une exception* : dans beaucoup d'espèces, elles consomment des œufs de leur propre société, que les adultes leur donnent parfois.

La différence de régime entre larves jeunes et larves âgées est connue au moins depuis FIELDE (1901, p. 432) qui l'a observée chez *Aphænogaster fulva*. Il reste, à vrai dire, *bien des points à préciser* quant à l'alimentation des jeunes larves de Fourmis. Mais l'observation des rapports stomodéaux entre ces larves et les adultes est particulièrement malaisée : d'une part, la petite larve est souvent tout à fait dissimulée par la tête de la « nourrice » ; d'autre part, les deux partenaires sont très sensibles aux perturbations extérieures et très vite troublés par la forte lumière qu'exige une observation précise.

(1) Comme je l'ai indiqué, les Dolichodérides sortent du cadre de cet exposé.

γ. **Larves de sexués.** — Il est probable que les larves de sexués ne reçoivent également que cet aliment liquide régurgité, au moins lorsqu'il s'agit d'espèces présentant une grande différence de taille entre ouvrières et sexués. On trouve dans la littérature mainte indication de ce fait important. Encore qu'il soit nécessaire d'être très prudent lorsqu'il s'agit d'un fait négatif (absence d'aliment solide), je crois pouvoir le confirmer au moins en ce qui concerne les *Solenopsis* : les grosses larves de sexués, à tête minuscule, sur lesquelles sont constamment perchées plusieurs ouvrières, ne me paraissent pas consommer de fragments d'Insectes.

#### b. *Ponérides.*

Contrairement aux notions classiques, des observations récentes me font croire que non seulement les adultes de Camponotides et de Myrmicides, mais aussi les ouvrières de *Ponérides*, peuvent dégorger à leurs larves des aliments liquides. Du moins semble-t-il en être ainsi chez certaines espèces appartenant aux tribus les plus évoluées des *Poneridæ*, — famille qui est probablement la souche de tous les autres groupes de Fourmis.

En ce qui concerne les *Poneridæ* les plus archaïques (*Myrmeciini*, *Amblyoponini*), les observations des auteurs (WHEELER, HASKINS, etc.) concordent pour indiquer que les ouvrières ne régurgitent jamais de nourriture à leurs larves, pas plus qu'elles ne pratiquent entre elles l'échange stomodéal.

Il semblait jusqu'ici en être de même pour les tribus de *Ponérides* moins archaïques. La régurgitation et l'échange stomodéal entre adultes n'avaient été observés que chez un très petit nombre d'espèces, et encore de manière incomplète ou incertaine, laissant dans le doute les auteurs eux-mêmes (1). Les larves non plus ne semblaient pas recevoir d'aliment régurgité (ce qui n'étonnait pas, les deux faits étant considérés comme liés); en deux cas seulement, nous avons l'indication d'une possibilité de dégorger aux larves, par la reine fondatrice de *Ponérides* supérieures (2). Au total, les échanges stomodéaux sont fort mal connus chez les *Ponérides*, et il est classique d'indiquer qu'ils manquent tout à fait dans cette famille primitive.

(1) Chez *Euponera gilva*, var. *hardeni*, HASKINS (1931) a observé l'échange d'aliment liquide entre ouvrières, mais en une seule occasion et sans pouvoir l'examiner en détail. Chez *Proceratium croceum*, le même auteur (1930) observe des léchages de la gula, dans lesquels il voit seulement un « signe annonciateur » de la régurgitation : en fait, il s'agit sans doute d'un échange stomodéal effectif.

Quant aux observations de COOK (1904, a, b, c, d; 1905, a, b; 1906), — nullement éclairées par sa controverse violente avec WHEELER (1904, a, b; 1905; 1906), — elles n'apportent à cet égard que des renseignements incertains : il est difficile de savoir si COOK a vraiment observé l'échange stomodéal, ou seulement le transport de nectar dans les mandibules des ouvrières.

Tel était jusqu'ici le maigre bilan de nos connaissances sur les échanges de bouche à bouche entre ouvrières de *Poneridæ*.

(2) C. P. et E. F. HASKINS (1950 b) vérifient, après WHEELER (1933), que la fondatrice d'*Odontomachus* renonce parfois à l'approvisionnement progressif qui est de règle chez beaucoup de *Ponérides* (CLARK, 1925-1927, 1938; WHEELER, 1932, 1933; HASKINS et collab.); ils découvrent de plus que la reine de *Brachyponera* adopte entièrement la claustration totale, qui caractérise les Fourmis supérieures et ne va pas sans régurgitation de liquide aux premières larves. C. P. et E. F. HASKINS pensent que ces fondatrices, qu'il s'agisse de *Brachyponera* ou d'*Odontomachus*, sont capables de donner de la nourriture régurgitée à leurs larves.

Or, j'ai montré (1948, 1952) que *les échanges stomodéaux sont pratiqués par les adultes d'une Ponéride, Poner a eduardi*, — sous une forme qui diffère d'ailleurs de celle qu'on observe chez les Fourmis supérieures. Il est probable que ce type de relations entre individus existe chez d'autres espèces de Ponérides, au moins dans les tribus les plus évoluées. Dès lors, il n'est pas étonnant de constater aussi l'existence d'échanges stomodéaux entre ouvrières et larves, dans cette famille.

J'ai pu, en effet, observer chez *Poner a eduardi* les faits suivants : de temps en temps, une ouvrière se tient au-dessus d'une larve (jeune ou âgée), tête contre tête, mandibules ouvertes, pièces buccales au contact de la bouche de la larve ; elle reste ainsi, immobile, durant dix à vingt secondes. L'observation des pièces buccales de la larve est difficile, comme toujours en pareil cas (cf. p. 11). Après le départ de l'ouvrière, on aperçoit parfois une gouttelette claire sur le ventre de la larve. Il est rare que cet acte se présente de façon à être bien observable, mais alors il affecte *une* allure très constante. Il est, d'autre part, indépendant des « repas » constitués par un morceau de proie. Il est difficile de ne pas voir là une *transmission de liquide de bouche à bouche*. Il semble que le liquide est *dégorgé par l'ouvrière et absorbé par la larve* ; mais il faut reconnaître que ce point (fort important) est, pour le moment, difficile à préciser : il en est ainsi pour beaucoup d'échanges stomodéaux entre larves et adultes (cf. p. 23) ; il est possible également que le liquide soit fourni tantôt par la larve, tantôt par l'ouvrière, comme c'est le cas chez les Fourmis supérieures. Ces relations entre larves et adultes semblent s'effectuer moins fréquemment que chez la plupart des Fourmis supérieures : faut-il voir là un indice du caractère archaïque de tels rapports inter-individuels chez cette Ponéride ? Il est intéressant, en tout cas, de rencontrer *chez une Ponéride ce type de relations entre individus, considéré jusqu'ici comme limité aux Fourmis supérieures* (1).

\*  
\*  
\*

## 2° LES ALIMENTS SOLIDES DÉGORGÉS AUX LARVES PAR LES OUVRIÈRES

Dans les pages qui précèdent, j'ai distingué dans le régime larvaire les *aliments solides*, peu ou pas élaborés, et les *aliments liquides régurgités* (contenu du jabot des ouvrières, auquel peuvent s'ajouter des sécrétions salivaires). Outre ces deux catégories, il convient de mentionner *les aliments solides dégorgés par les ouvrières*, qu'ils proviennent de leur jabot ou seulement de leur cavité buccale. On ne connaissait jusqu'ici qu'un petit nombre d'exemples de ce type d'aliment, mais je pense qu'il s'agit là d'un mode de nourrissage *plus fréquent qu'on ne l'a cru*.

(1) Depuis la rédaction du présent mémoire, HASKINS et WHELDEN (*in lit.*, et note à paraître au *Bulletin de l'U. I. E. I. S.*, vol. 2, 1953) ont retrouvé l'échange stomodéal entre adultes, ainsi qu'entre ouvrières et larves chez certaines *Myrmecia*, Ponérides très archaïques.

### A. — Le cas des Promyrmicides.

Le régime des larves de Promyrmicides (*Pseudomyrmicæ*) est en partie formé de ce type d'aliment. Ces larves extraordinaires, étudiées par WHEELER (1918, 1922), WHEELER et BAILEY (1920), BAILEY (1922), reçoivent des ouvrières, dans une poche spéciale (le *trophothylax*), située ventralement sous la bouche, de petites boulettes alimentaires dont la composition est fort complexe, et d'ailleurs variable d'une espèce à une autre. On y trouve :

α. D'une part, des *fragments d'Insectes*, qui représentent sans doute (selon les auteurs) les débris de la nourriture malaxée par les ouvrières ; ou bien des *débris de tissus végétaux* (dont certains semblent être des formations d'origine traumatique, provoquées par ces Fourmis dans les organes des plantes qu'elles habitent) (cf. BAILEY, 1922, p. 606, etc.) ;

β. D'autre part, des débris hétéroclites (spores, mycélium, pollen, poussières diverses) : les ouvrières récoltent tous ces éléments à la surface de leur corps, en parcourant feuilles et rameaux ; elles les prélèvent ensuite en se nettoyant sans cesse avec les pièces buccales et les « peignes » tibio-tarsiens, et les entassent dans leur sac infra-buccal ; c'est de là qu'elles les sortent enfin pour les donner aux larves, mêlés à des restes de nourriture. Ce régime étrange (1) comporte donc en partie des éléments qui ont séjourné dans la cavité buccale des adultes et sont ensuite dégorgés aux larves (2).

### B. — Le cas des Dorylides.

J'ai indiqué plus haut (p. 10) le peu que nous savons sur l'alimentation des larves de Dorylides, ou au moins d'*Eciton*. Si les pelotes retrouvées dans l'estomac de ces larves sont, comme le pensent WHEELER et BAILEY (1920), l'œuvre des adultes, nul ne sait comment s'effectue cette préparation : y a-t-il malaxage et trituration des proies entre les mandibules des ouvrières et dans leur cavité buccale ? La boulette alimentaire *n'est-elle pas transmise directement* de la bouche de l'ouvrière à celle de la larve ? Seule l'observation directe du nourrissage pourra nous renseigner.

### C. — Observations nouvelles.

Si l'on examine, par exemple, une société de *Leptothorax recedens*, peu d'heures après lui avoir fourni des Insectes fraîchement tués, on peut voir les ouvrières donner aux larves (au moins aux larves moyennes ou âgées) de minuscules morceaux de proies ; *ces fragments d'Insectes sortent de la bouche de l'ouvrière et pénètrent directement dans celle de la larve*. Cet acte ne dure que quelques secondes ; lorsque les circonstances (orientation des partenaires par rapport à l'observateur, éclairage, etc.) ne permettent pas une observation très précise, il semblerait aussi bien que l'aliment a été

(1) On a beaucoup insisté sur l'économie sordide de ces Fourmis, qui nourrissent leurs larves d'un mélange de débris de nourriture et de déchets provenant de la toilette des adultes : « contenu de la pelle à poussières et du seau à ordures », disent à peu près WHEELER et BAILEY !...

(2) Dans le contenu du sac infra-buccal des ouvrières, comme dans les pelotes que reçoivent les larves, il est souvent difficile, d'ailleurs, de faire la distinction entre les débris de nourriture et les détritres de nettoyage (BAILEY, 1922, p. 607). Il est bien certain que les observations de WHEELER et BAILEY, faites sur des matériaux fixés, mériteraient d'être reprises sur le vivant.

transporté dans les mandibules de l'ouvrière : en effet, dès qu'il est dégorgé, rien ne le distingue plus d'un quelconque débris d'Insecte ; bien souvent il n'est nullement transformé ni abimé, et l'on y reconnaît facilement un fragment d'appendice (quelques articles antennaires, ou un morceau de tarse, etc.) (1). Quand l'observation est favorable (éclairage assez puissant, partenaires visibles latéralement, acte aperçu dès son début...), *le passage direct de bouche à bouche est très net.*

Lorsque la larve accepte cet aliment (cf. 3<sup>o</sup>, p. 16 sq.), elle l'absorbe aussitôt, et tel quel. Elle fait jouer ses mandibules tout en avalant, mais sans altérer le fragment d'appendice. Par exemple, des fragments d'antennes de Grillons des 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> ou 4<sup>e</sup> stades, comprenant 3 ou 4 articles, pénètrent sans changer de forme ; on peut s'en assurer, dans les cas favorables, grâce à la semi-transparence de la tête des larves.

Jusqu'ici il ne m'est pas possible de dire si ces minuscules morceaux d'Insectes ont d'abord pénétré jusque dans le jabot des ouvrières et y ont subi une transformation quelconque ; ou bien s'ils n'ont pas été plus loin que la cavité buccale des nourrices et ne subissent qu'une transformation minimale (imprégnation de salive?). Sans en avoir encore de preuve certaine, j'opinerai plutôt pour la seconde hypothèse : les ouvrières nourrices paraissent aller rapidement des ouvrières à la proie et vice versa, et ne transportent à chaque fois qu'un très petit nombre de fragments d'Insectes, voire un seul. Sur ce dernier point, un doute subsiste pour le moment.

J'ai observé ce *dégorgement d'aliments solides* surtout chez des *Leptothorax* (*Temnothorax*) *recedens*, et de manière vraiment trop fréquente pour qu'il puisse en aucune façon s'agir d'un fait accidentel. Je l'ai observé aussi (de manière moins suivie) chez d'autres *Leptothorax* (s.-g. *Leptothorax s.s.*) et chez des *Solenopsis* (cf. note 1).

En d'autres cas, et non seulement chez des Myrmicides (*Leptothorax*, *Solenopsis*), mais aussi chez une Ponéride (*Ponera eduardi*), j'ai vu, alors que la consommation des proies était déjà bien avancée, une ouvrière, qui ne semblait rien porter dans ses mandibules, déposer sur la bouche d'une larve une parcelle de substance blanchâtre, sans forme définie. La larve absorbe cet aliment moins vite que les fragments d'appendices mentionnés plus haut. Ces boulettes, qui proviennent selon toute vraisemblance du jabot des ouvrières, doivent être le plus souvent constituées de la chair des Insectes consommés par elles. Le contenu intestinal des proies entre

(1) Chez la plupart des Fourmis que j'ai observées, c'est par les parties les plus fines des appendices que commence le dépeçage des proies : c'est à ce moment qu'on voit les ouvrières dégorgées de tels fragments aux larves. Ensuite seulement, les pattes sont arrachées tout à fait. Si la proie n'est pas très petite (ni très grosse : cf. ci-dessous), elle est alors décapitée ; enfin, thorax et abdomen sont séparés.

Cet ordre des opérations, bien entendu, est valable pour des proies de dimension modérée (approximativement : de longueur au plus double de celle des ouvrières). Des proies plus volumineuses (par exemple des Grillons de 10 à 12 millimètres, pour des *Solenopsis*) sont souvent vidées sans être désarticulées (cf. p. 8) ; cependant les antennes sont détachées tout d'abord, et des fragments en sont dégorgés aux larves.

très probablement aussi dans leur composition (1). Des substances liquides, sucrées ou non, peuvent contribuer à donner l'aspect pâteux qu'elles présentent souvent.

Il semble donc que le *dégorgement d'aliments solides aux larves soit un fait moins rare qu'il ne paraît*. Ce comportement mériterait d'être recherché chez des espèces où il a pu fort bien passer inaperçu. A un examen trop rapide, en effet, les deux partenaires semblent être, tant le fragment est minime parfois, engagés dans un quelconque échange de nourriture liquide. A un examen plus précis, il paraît souvent s'agir d'un banal apport d'aliment solide dans les mandibules de l'ouvrière. La véritable nature de cet acte n'apparaît que si l'on saisit l'*instant exact* où l'aliment sort de la bouche de l'ouvrière.

Outre son extrême fragmentation, ce genre d'aliment offre une autre particularité. Il peut être imprégné des sécrétions salivaires des ouvrières, ou du contenu de leur jabot ou de leur cavité buccale ; dans le cas des boulettes plus ou moins « pâteuses », il peut y avoir eu transformation plus importante de l'aliment.

\*  
\* \*

### 3° LA DÉPENDANCE ALIMENTAIRE DES LARVES DE FOURMIS A L'ÉGARD DES OUVRIÈRES

Il n'est pas rare que des auteurs, même récents, attribuent aux larves de la plupart ou de la totalité des espèces de *Poneridæ*, voire aux larves de certaines *Myrmicidæ*, une mobilité assez étendue, la capacité de se déplacer et d'atteindre, puis de saisir elles-mêmes les aliments que les ouvrières placeraient *près d'elles* ; en somme, ces larves seraient capables de se nourrir seules, une fois les aliments apportés dans la loge qu'elles habitent (cf. par exemple : FOREL, 1920, p. 266 ; 1921, vol. I, p. 23-24 ; F. BERNARD, 1951, p. 1041, 1043, 1059, etc.).

En fait, il n'en est rien, sauf chez certaines Ponérides très archaïques. *Hors ce cas*, et lui seul, en l'état actuel de nos connaissances, on peut indiquer que la *dépendance alimentaire des larves à l'égard des adultes est totale*,

(1) Il est curieux de noter que les auteurs qui étudient le régime alimentaire des Fourmis ne mentionnent guère, *parmi les aliments, le contenu intestinal des proies dévorées*. Pour beaucoup d'Insectes, surtout phytophages, il s'agit pourtant d'une masse importante de matière, qui en bien des cas est *effectivement dévorée, comme les chairs, par les Fourmis et par leurs larves*.

Lorsqu'une larve a reçu une proie entière, ou bien l'abdomen d'un Insecte, elle se les voit parfois enlever par une ouvrière avant de les avoir achevés (cf. p. 8-9). Mais souvent elle consomme entièrement la proie reçue, y compris le contenu de l'intestin. D'autre part, quand des Fourmis dévorent un Grillon relativement volumineux, il n'est pas rare qu'elles enlèvent d'abord téguments et chairs, pour arriver finalement à un boudin verdâtre, le contenu intestinal : elles le dévorent alors et en portent des fragments aux larves (cf. p. 8).

On peut d'ailleurs trouver dans le tube digestif clos des larves de Fourmis, et dans le méconium rejeté à la fin de la vie larvaire, des éléments végétaux qui proviennent à coup sûr de l'intestin des Grillons donnés en nourriture à la société de Fourmis en élevage.

leur « mobilité » très étroitement limitée, et leurs déplacements nuls ou négligeables.

A. Sans doute, chez des *Poneridæ* très archaïques appartenant aux tribus des *Myrmeciini* et des *Amblyoponini*, les larves sont capables (grâce à des mouvements de flexion et d'extension du thorax ?) de quelques déplacements restreints ; elles peuvent saisir les proies placées au milieu d'elles par les ouvrières, et même, paraît-il, en cas de disette, s'attaquer entre elles ou même attaquer leurs « nourrices » (C. P. et E. F. HASKINS, 1950 a, 1951) (1).

Encore que des observations précises plus nombreuses fassent défaut, il est possible que les larves de quelques autres Ponérides soient capables de courts déplacements lorsqu'elles sont affamées (2).

La mobilité et l'agressivité de ces larves de Ponérides très archaïques sont de grande importance pour l'éthologie comparée des *Formicoidea*. Mais il faut se garder de croire que ces particularités s'étendent aux autres Fourmis, ni même seulement aux autres Ponérides. En dehors de ce cas particulier (3), les larves de Fourmis sont incapables d'aucun déplacement réel.

B. Les larves de Fourmis sont souvent fixées au support de manière plus ou moins solide. Chez certaines espèces de *Ponera* (dont *P. eduardi*), les larves présentent dorsalement deux ou trois paires de « pseudopodes » élargis à l'extrémité, et gluants, qui les fixent au substrat en une position déterminée. Ce sont les ouvrières qui les placent ainsi, et elles ne peuvent aucunement se déplacer elles-mêmes. Un grand nombre de larves de Fourmis sont plus ou moins accrochées au sol ou aux parois des loges, — ou bien les unes aux autres, — par des poils plus ou moins recourbés à leur extrémité (parfois terminés en double hameçon) qui se dressent nombreux sur toute la surface de leur corps (« poils d'accrochage » de JANET). Cet « accrochage » se rompt plus facilement que l'adhérence des pseudopodes qui fixent les larves de *Ponera* ; cependant il est souvent assez solide.

C. Fixées ou non au substrat, quels mouvements peuvent accomplir ces larves ? Les larves hypocéphales (*Leptothorax*, etc.) sont tout juste capables de décoller la tête du ventre, sur lequel elle repose le plus souvent. Pour les larves orthocéphales (*Poneridæ*, la plupart des *Camponotidæ*, *Myrmica*, *Stenamma*, *Aphænogaster*, *Messor*, etc.), les mouvements du thorax dans un plan sagittal peuvent déterminer, s'ils sont très violents, et si la larve est détachée du support, un léger déplacement de l'animal :

(1) Il serait intéressant de savoir si, dans une société de *Myrmeciini* ou d'*Amblyoponini* pourvue d'*Insectes en très grande abondance*, les ouvrières déposent les proies sur les larves même, ou bien à côté d'elles.

(2) Selon N. A. WEBER (1946), les larves d'une autre Ponéride, *Ectatomma ruidum*, peuvent progresser lentement par un mouvement d'ondulation. Celles d'*Euponera gilva*, var. *hardeni*, seraient très « actives », mais HASKINS (1931) n'indique pas si elles atteignent d'elles-mêmes la nourriture. Et nous ignorons si ces faits s'observent dans des sociétés abondamment approvisionnées.

(3) Et en réservant le cas des larves de *Dorylidæ*, ou d'autres familles encore moins connues à cet égard, comme les *Leptanillidæ*.

mais ce déplacement n'est *jamais* orienté, même si un aliment se trouve à proximité immédiate (1).

D. Chez toutes les espèces que j'ai étudiées, l'aliment est placé par les ouvrières (ou par la reine fondatrice) *directement sur les larves, et non pas en un point quelconque, mais presque toujours sur leur bouche même* ; et cela même en ce qui concerne les aliments solides (fragments de proies ou de graines).

En bien des cas, certes, on trouve des larves qui ont un morceau d'Insecte *posé sur le ventre*. Si leur thorax est mobile, tantôt elles plongent les mandibules dans la proie, tantôt elles rejettent la tête plus ou moins loin en arrière. Mais chaque fois que l'on peut voir l'ouvrière apporter, l'aliment, celui-ci *est bien déposé sur la tête de la larve, au contact des pièces buccales* ; et c'est la larve qui ensuite, ramenant sa tête vers le ventre, dépose sur celui-ci le morceau de proie.

Chez quelques espèces de Fourmis il arrive qu'au lieu de placer des morceaux d'Insectes sur chaque larve, les ouvrières *disposent les larves, en groupes parfois nombreux, sur des proies volumineuses* qu'elles se dispensent de dépecer. C'est ainsi que, dans des fourmilières naturelles d'*Aphænogaster* ou de *Myrmica*, on peut souvent voir un grand nombre de larves attablées sur une même Chenille, ou sur un morceau de Ver Oligochète, serrées les unes à côté des autres, formant un manchon qui cache presque complètement la proie ; elles se fixent solidement par leurs mandibules, ou même enfoncent leur tête à travers les téguments, de sorte que l'on peut saisir l'ensemble du groupe avec une pince sans qu'aucune larve ne tombe, du moins durant quelque temps (2). Les larves peuvent être ainsi fixées *tout autour* de la proie : certaines reposent sur le sol par leur face dorsale, mais beaucoup, dos en l'air, ne reposent que sur la Chenille ou le Ver, à quelque distance du sol. Jamais une larve de *Myrmica* ou d'*Aphænogaster* ne pourrait prendre seule pareille position : les ouvrières les ont placées ainsi une à une. J'ai d'ailleurs pu observer en élevage ce groupement des larves sur une proie et constater qu'il est *entièrement l'œuvre des adultes*.

(1) Si beaucoup d'ouvrages donnent une image insuffisante de la dépendance des larves à l'égard des ouvrières chez les Fourmis, et en particulier chez les Ponérides, c'est, je crois, pour les mêmes raisons qu'en ce qui concerne l'importance des aliments solides dans le régime larvaire (cf. p. 3 sq.), et à l'imitation de quelques passages de FOREL (cf. plus haut). Auguste FOREL restait frappé du même étonnement qu'avait éprouvé W. M. WHEELER (en 1900) lorsqu'il vit des larves de Ponérides dévorer des fragments d'Insectes : il voyait là un mode d'alimentation relativement « indépendant » ; alors qu'en réalité (sauf chez les Ponérides *les plus archaïques*), c'est *sur chaque larve* que sont déposées les proies ; et ce mode de nourrissage, nullement « indépendant », se retrouve chez bien d'autres Fourmis que les *Poneridæ*.

(2) De pareils groupes de larves attablées sur la même proie ont été vus il y a longtemps par JANET (1897), et depuis, certainement, par bien des observateurs (cf. FIELDE, 1901, p. 432 ; etc.).

\*  
\* \*4° LE COMPORTEMENT INTERINDIVIDUEL PRÉPARATOIRE  
A L'ALIMENTATION DES LARVES

## A. — Observations.

Immédiatement avant chaque « repas » larvaire, les deux partenaires — larve et adulte — effectuent des gestes et des actes bien définis, dont la succession (qui peut varier selon les circonstances et l'état physiologique des individus) représente à coup sûr *un échange de stimulations et de réponses*.

Bien que ces préliminaires trophallactiques se déroulent assez rapidement, un examen répété en permet une analyse suffisante. Il existe, sans doute, des différences d'une espèce à une autre, ou au moins d'un groupe à l'autre ; mais la description qui suit reste générale et valable pour les diverses espèces que j'ai étudiées.

a. L'ouvrière ne prend *aucune position déterminée* par rapport à la larve qu'elle va nourrir, contrairement à ce qu'on observe pour les échanges entre adultes. Certes, elle l'aborde du côté ventral, mais elle se place aussi bien sur elle (ventre à ventre) qu'en avant d'elle (tête contre tête), voire de côté. La position varie, au sein de chaque espèce et pour chaque ouvrière, selon la façon dont se présente la larve.

Par contre, l'ouvrière nourrice effectue *des gestes et des mouvements des appendices qui sont très caractéristiques*. Les scapes antennaires sont dirigés latéralement, voire un peu en arrière ; les funicules, formant avec les scapes des angles aigus, pointent vers l'avant et vers la ligne médiane ; leurs extrémités, rapprochées et parfois jointes, se trouvent très peu en avant des pièces buccales ; maintenues au contact de la larve, elles sont agitées de mouvements de petite amplitude, selon un rythme rapide. Si l'ouvrière ne tient pas un aliment solide dans ses mandibules, elle amorce parfois un léchage de la tête de la larve : surtout si celle-ci tarde à « répondre » à son offre.

b. La *réponse de la larve* consiste en un redressement de la tête, qui, chez les larves hypocéphales (1), s'écarte du ventre et se place dans un plan presque perpendiculaire à sa position de repos. Chez les larves orthocéphales (1 bis), le thorax se redresse également jusqu'à porter la tête vers celle de l'ouvrière. En même temps, les mandibules se meuvent plus ou moins rapidement. Souvent le mouvement des mandibules précède le déplacement de la tête.

Lorsque la larve répond de cette façon à ses sollicitations, l'ouvrière, tout en gardant les antennes dans la même position, commence à régur-

(1 et 1 bis) Cf. note 1, p. 6.

giter, ou bien dépose la proie sur la bouche de la larve ; il semble bien qu'elle ne lâche le fragment de nourriture solide que lorsque la larve y a implanté ses mandibules.

c. *Cette réponse positive ne se produit pas toujours.* Il n'est pas rare que la larve conserve tête et mandibules rigoureusement immobiles. En ce cas, après quelques gestes de sollicitation parfaitement caractérisés, l'ouvrière quitte cette larve sans rien lui donner, et va « offrir » l'aliment à une autre. On peut la voir ainsi solliciter plusieurs larves successivement, avant d'obtenir une réponse positive du type indiqué ci-dessus.

On observe ces faits même dans les heures qui suivent l'approvisionnement de la société, après un jeûne de quelques jours. *Il y a toujours un certain nombre de larves qui refusent d'accepter la nourriture*, qu'il s'agisse d'aliments solides ou de liquides contenus dans le jabot, et encore plus souvent dans ce dernier cas (1). Parmi les larves qui « refusent », on en trouve d'adultes, mais aussi de plus petites. *Il existe assurément un rythme de jeûne et d'alimentation*; peut-être est-il seulement lié à celui des mues, une période de jeûne précédant la mue comme on l'observe chez bien des Insectes. Peut-être aussi n'est-ce qu'un rythme alimentaire banal, une période de digestion faisant suite à un repas important (2). Toujours est-il que les ouvrières ne sont pas capables de distinguer *a priori* à quel stade de ce cycle se trouve une larve : seule la réponse positive (ou son absence) les « renseigne ».

d. *Les larves peuvent « solliciter » l'octroi de nourriture*, en soulevant la tête (larves hypocéphales), ou en la rejetant à plusieurs reprises vers l'arrière, dans le plan sagittal (larves orthocéphales), et en faisant en même temps jouer leurs mandibules (3). *On peut parler de sollicitation, car cette attitude entraîne une réponse spécifique, l'octroi de nourriture*, de la part des ouvrières qui passent à proximité, à condition qu'il s'agisse d'individus occupés à ce moment à nourrir des larves.

Ce mode de sollicitation fort simple paraît se retrouver chez toutes les larves de Fourmis, des plus primitives aux plus évoluées. Il représente au

(1) *Il est permis de parler d'une offre de régurgitation de nature déterminée* (liquide ou solide), même après un refus, à condition de suivre l'ouvrière « éconduite » et de la voir offrir avec succès la nourriture à une autre larve : tout porte à croire qu'elle offre le même aliment aux deux larves.

(2) Ce fait (alimentation intermittente des larves de Fourmis) concourt peut-être à expliquer que les myrmécologues, et en particulier les anciens auteurs, aient souvent sous-estimé l'importance relative des aliments solides, bruts, dans le régime des larves de Fourmis (cf. p. 3-5). Même pour les espèces les plus entomophages (*Ponera eduardi*, etc.), et dans des sociétés abondamment approvisionnées en Insectes par l'observateur, on ne voit, à chaque moment, qu'une partie des larves en train de dévorer des fragments de proies. Les autres larves n'ont pas accepté, sans doute, la nourriture offerte par les ouvrières.

C'est sans doute aussi à cause de cette alimentation intermittente que STÄGER (1929 b, p. 439-440) a eu de grandes difficultés à examiner le mode de nutrition des larves de *Messor*, lorsqu'elles étaient isolées, tandis qu'il l'observait plus aisément sur un groupe de larves.

(3) Les gestes, on le voit, sont à peu près les mêmes lorsqu'une larve répond à une offre d'aliment et lorsqu'elle sollicite la nourriture. Cependant le mouvement du thorax (larves orthocéphales) a souvent plus d'amplitude dans le cas de la sollicitation : il peut aller jusqu'à porter la tête, à plusieurs reprises, dans l'axe du corps. Certaines observations me font croire qu'il doit être possible de distinguer avec plus de précision, chez la même larve, les gestes de sollicitation et ceux de réponse positive. J'espère y revenir ultérieurement.

fond une simple agitation générale chez la larve affamée (apode, elle remue ce qui, dans son corps, est mobile : pièces buccales, tête, et, dans certains cas, thorax) ; mais cette agitation est un *stimulus parfaitement significatif* pour les ouvrières.

e. *Pour faire accepter la nourriture à des larves de Fourmis élevées indépendamment des ouvrières*, il faut reproduire, au moins de manière grossière et approximative, les stimulations prétréphallactiques qu'effectuent normalement les ouvrières. La mise au point de cette technique donne d'ailleurs des renseignements précieux sur la biologie des larves, sur leur comportement, et en fait, sur ces stimulations même et sur les rapports des larves avec les ouvrières, — que l'expérimentateur doit remplacer.

Le simple contact de quelques poils de pinceau très doux sur la tête d'une larve *peut* suffire (si elle est affamée) à provoquer le redressement de la tête et le déploiement du thorax. Mais il est plus simple de déterminer cette réaction par le contact de la proie offerte elle-même.

Lorsque la larve refuse de redresser la tête, et si l'on dépose cependant la proie sur son ventre (1), celle-ci est parfois saisie un peu plus tard, mais le plus souvent elle reste là sans être consommée : il s'agit d'une larve en période de jeûne (digestion, préparation à la mue ? cf. p. 20). Au contraire, lorsque la larve dresse la tête et agite les pièces buccales, il est possible de lui faire crocher la proie avec ses mandibules. Dans les cas heureux, elle peut la consommer entièrement, sans interruption dans le repas.

*J'ai pu de même faire accepter de la nourriture liquide à des larves de Fourmis* en la leur offrant dans des tubes semi-capillaires de forme convenue. La larve peut conserver quelques minutes ce minuscule « biberon » contre sa bouche, et avale incontestablement du liquide. Mais l'offre est moins souvent acceptée que lorsqu'il s'agit de fragments d'Insectes (2) : ce fait cadre avec les indications données plus haut (p. 5-7) sur la prédominance quantitative des aliments solides sur les aliments liquides, dans le régime des larves de Fourmis ; il est possible aussi que le liquide offert par l'expérimentateur convienne mal ; si peu que les sucs offerts par l'ouvrière séjournent dans son jabot, ils peuvent être modifiés, ne fût-ce que par l'addition de salive. D'autre part, la quantité de liquide avalé est toujours minime, et la larve détache assez vite sa bouche du tube : rappelons, en comparaison, que les échanges buccaux entre larves et ouvrières ne durent également jamais plus de quelques minutes, et parfois quelques secondes seulement, alors que la consommation d'une proie peut se prolonger sans interruption durant un temps beaucoup plus long.

(1) Ce qui d'ailleurs n'est guère aisé. En fait, la proie tient mal en équilibre sur le ventre de la larve si les mandibules de celles-ci ne la saisissent pas...

(2) Au moins avec les espèces expérimentées, appartenant principalement aux genres *Myrmica* et *Aphaenogaster*.

## B. — Historique.

Pour la plupart des espèces de Fourmis dont la biologie a fait l'objet d'études attentives, nous connaissons mieux la vie à l'extérieur de la fourmière (orientation individuelle, déplacement en colonnes ou sur des pistes, récoltes, etc.) ou les phénomènes essentiels du cycle biologique (vol nuptial, fondation de la colonie), que les détails intimes de la vie à l'intérieur du nid : telles ces relations entre larve et ouvrière, qui préludent à la distribution de la nourriture.

Nous ne manquons cependant point tout à fait d'observations sur ce point. A condition de les rapprocher en un ensemble cohérent, les résultats divers, et souvent incomplets, obtenus par les auteurs coïncident assez exactement, je crois, avec mes observations et avec la description sommaire que je viens de donner. Qu'il suffise donc d'indiquer les principales étapes de l'acquisition de nos connaissances sur ce comportement interindividuel préthropallactique.

POUR RÉAUMUR (1742), la nourriture n'est jamais refusée par les larves, car les ouvrières ne l'offrent qu'à celles qui ont besoin de manger (1).

Pierre HUBER (1810) est sans doute le premier à avoir observé comment les larves de Fourmis sollicitent des ouvrières l'octroi de nourriture (2).

Dans des travaux plus récents, il n'est pas rare que les auteurs mentionnent seulement la sollicitation qu'exerce la larve et passent sous silence toute offre, toute sollicitation émanant de l'ouvrière. Je me demande si, dans certains cas, cette lacune n'est pas due à une sous-alimentation des sociétés observées : en ce cas, en effet, les larves sollicitent sans cesse la nourriture ; au contraire, dans une société abondamment nourrie, les larves ne sollicitent pas en permanence, et même (cf. p. 20) n'acceptent pas toujours la nourriture offerte.

ESCHERICH (1906, p. 76) ne fait, au fond, que combiner des observations analogues à celles de RÉAUMUR et de P. HUBER, lorsqu'il indique que les ouvrières de Fourmis savent bien quelles larves il faut nourrir, car les larves affamées se font remarquer en agitant leur partie antérieure. Cet exposé n'est point faux : mais il est incomplet.

NEWELL (1909), étudiant le nourrissage des larves d'*Iridomyrmex humilis*, a bien vu que les ouvrières « inspectent chaque larve..., plaçant leurs mandibules sur la bouche des larves l'une après l'autre, et nourrissant celles qui paraissent en avoir besoin ». Mais il n'a pas observé quelle forme revêt la sollicitation de l'ouvrière, ni quelle est la « réponse » de la larve.

Cependant, J. HUBER (1905) avait déjà décrit de manière excellente ce phénomène en étudiant les relations des larves de première couvée d'*Atta cephalotes* avec la femelle fondatrice : avec ses antennes, la mère, dit-il, flatte (chatouille, excite) la larve, jusqu'à ce que celle-ci commence à faire mouvoir ses mandibules ; alors la fondatrice applique l'œuf offert (cf. p. 45) sur les mandibules de la larve.

C'est ainsi que les choses se passent pour toutes les catégories d'aliments, et pour toutes les Fourmis chez qui j'ai pu étudier le nourrissage des larves.

(1) RÉAUMUR (édit. 1929, p. 73) parle de la « goutte de liqueur que la nourrice fait sortir de sa bouche et qu'elle présente à celle du Ver, qui ne manque pas de la sucer, parce qu'elle n'est apparemment présentée qu'à celui qui en a besoin ».

(2) « Quand elles ont faim, elles redressent leurs corps et cherchent avec leur bouche celle des ouvrières qui sont chargées de les nourrir » (*loc. cit.*, p. 76).

\* \* \*

## 5° LE REJET DE SALIVE PAR LES LARVES

A. On voit de temps en temps les larves de Fourmis rejeter par la bouche un liquide clair, que les ouvrières lèchent ensuite; mais ce rejet ne se produit pas de manière très fréquente. En général, le liquide fourni est en quantité très minime, souvent difficile à apercevoir; il est certain, cependant, que la tête et la région buccale des larves sont léchées par les ouvrières plus souvent que le reste du corps.

Tantôt le liquide est rejeté *spontanément*, en l'absence de tout adulte, et lèché ensuite par une ouvrière qui passe. Tantôt, au contraire, une ouvrière *sollicite ce rejet* par des mouvements d'antennes. Cette sollicitation intervient souvent au cours d'un léchage prolongé du corps de la larve; il est difficile en ce cas de distinguer quels sont les stimuli préparatoires, ou même si le léchage de la bouche et celui du corps se distinguent en rien. Mais, d'autres fois, l'ouvrière ne lèche que la bouche de la larve: elle se place alors en avant d'elle, sa tête au-dessus de celle de la larve. Elle sollicite avec des mouvements d'antennes analogues à ceux qui précèdent le nourrissage des larves (cf. p. 19), et obtient d'abord une réponse identique: soulèvement de la tête de la larve (1). C'est ensuite celle-ci qui rejette un liquide, et non l'ouvrière.

Dans ces échanges buccaux entre larves et ouvrières, il est à vrai dire souvent bien difficile de savoir exactement dans quel sens circule le liquide, et qui, des deux partenaires, reçoit ou donne. D'ailleurs il est fort possible, en réalité, qu'au cours du même acte les deux partenaires puissent intervertir leurs rôles, et qu'ouvrière et larve soient alternativement, et chacune plusieurs fois, « donneuse » et « sollicitieuse ». Du moins certaines observations semblent-elles me l'indiquer.

B. Il faut le rappeler ici, c'est d'abord à propos de ce type d'échange (distribution de nourriture aux larves, octroi de salive larvaire aux ouvrières) qu'a été créée la notion de *trophallaxie*. WHEELER (1918) a proposé ce terme pour remplacer celui d'*œcotrophobiose* qu'avait forgé ROUBAUD (1916) et par lequel il désignait des relations interindividuelles analogues, ou du moins la symbiose larve-adulte que caractérisent ces échanges (cf. LE MASNE, 1951).

Il ne faut pas exagérer (WHEELER l'indiquait dès 1918) le caractère de *réciprocité* immédiate de tels échanges. Il y a bien *réciprocité globale*; mais, lorsque les ouvrières donnent la nourriture aux larves (et surtout la

(1) Du moins, je ne puis jusqu'ici indiquer de façon certaine une différence notable entre les sollicitations et réponses qui précèdent le rejet de salive par la larve, et celles qui sont suivies du dégorgeement de nourriture par l'ouvrière. Peut-être, dans l'avenir, cette distinction nous sera-t-elle possible.

nourriture solide), elles ne sollicitent et n'obtiennent d'elles, en général, nul rejet de liquide. C'est surtout lorsque l'ouvrière fournit l'aliment liquide régurgité qu'elle *peut* recevoir en même temps la salive larvaire : au point que l'observation exacte est alors difficile, — je l'ai indiqué plus haut, — et même la confusion possible.

C. *La composition et l'origine des liquides stomodéaux* fournis par les larves ne nous sont pas connus. Il est possible qu'il s'agisse en certains cas, au moins en partie, du contenu du tube digestif. Mais il semble que le plus souvent ce sont des *sécrétions salivaires* ; la chose ne fait guère de doute dans le cas de la Fourmi termitophile *Pædalagus termitolestes*, dont les grosses larves sont pourvues de glandes labiales énormes (WHEELER, 1918, 1923). WHEELER pense qu'il faut attribuer la même fonction aux glandes salivaires volumineuses de beaucoup de Myrmicides, du fait même que ces larves ne filent pas de cocon.

Selon WHEELER (1918), les larves de certaines Ponérides (*Pachycondyla harpax*) rejettent une salive abondante *dès qu'elles reçoivent une proie* : ces sécrétions exerceraient une digestion externe de l'aliment, en même temps qu'elles constitueraient un appoint alimentaire pour les ouvrières, contribuant à les attirer et à les retenir près du couvain.

Je n'ai rien pu déceler de tel, jusqu'ici, chez *Ponera eduardi* ; mais, à vrai dire, le rejet d'un peu de liquide dans une proie souvent volumineuse ne serait pas aisé à observer. C. P. et E. F. HASKINS n'ont rien trouvé d'analogue non plus pour les larves des Ponérides les plus archaïques, chez qui d'ailleurs la régurgitation réciproque semble manquer totalement, même entre adultes. Chez des Fourmis supérieures, quelques auteurs ont vu les larves rejeter par la bouche une gouttelette liquide au moment du repas ; ainsi STÄGER (1923, p. 355) pour *Aphænogaster testaceo-pilosa*.

En fait, les sécrétions salivaires des larves de Fourmis sont fort mal connues, et leur étude mériterait d'être reprise entièrement.

\* \* \*

## II. — LE LÉCHAGE DES LARVES PAR LES OUVRIÈRES

Les Fourmis (le fait est connu depuis les premiers myrmécologues) lèchent très fréquemment toute la surface du corps de leurs larves. J'ai indiqué plus haut que l'on peut passer facilement de ces léchages à ceux de la région buccale, et sans doute à l'absorption de salive larvaire.

Les larves de certaines *Ponera* sont fixées au support par deux paires de « pseudopodes » dorsaux à extrémité élargie et adhésive (cf. p. 17). Durant le léchage, qui est pratiqué de manière fort énergique, elles restent en général fixées, mais il arrive aussi que deux des pseudopodes se détachent du support. La larve peut alors être ramenée sur ses quatre pseudopodes par l'ouvrière. Ou bien au contraire celle-ci, tout en continuant à lécher

la larve, la saisit dans ses pattes antérieures et la retourne en tous sens (comme le font, de manière plus fréquente, les ouvrières de *Myrmicidæ*) : à ce moment, l'ouvrière de *Ponera* lèche durant quelques secondes les pseudopodes larvaires, et en particulier leur extrémité, qui est assurément gluante.

Certaines larves de Fourmis présentent des appendices abdominaux, considérés comme *exsudatoires*, dont la structure est très particulière : sous la cuticule, leur extrémité distale contient un liquide granuleux, tandis qu'à la partie proximale se trouvent des amas de cellules adipeuses. La base de ces appendices est souvent pourvue d'une couche musculaire développée ; il est possible que la cuticule de l'apex laisse filtrer le liquide contenu. Cette structure se rencontre, très analogue, chez des larves fort différentes : celles de divers *Promyrmicides* (*Pachysima*, etc. : cf. WHEELER, 1918, 1922, 1923 ; WHEELER et BAILEY, 1920) et de quelques *Crematogaster* exotiques (*Cr. rivai* : cf. MENOZZI, 1930) (1). Même après les beaux travaux de WHEELER et BAILEY sur les *Promyrmicides*, il serait de grand intérêt de reprendre l'étude de tels appendices et de leur léchage par les adultes.

Indépendamment de tout autre rôle, le léchage des larves est indispensable à leur nettoyage. Nous le verrons (cf. III, ci-dessous) à propos des excréta larvaires. Mais les léchages sont nécessaires aussi à la suite des repas d'aliments solides que prennent les larves. Une larve qui a consommé entièrement la proie offerte (ou à qui les « nourrices » ont enlevé le fragment d'Insecte avant qu'elle ne l'ait achevé) est léchée très longuement par une ou plusieurs ouvrières, en particulier dans la région ventrale.

Lorsqu'on élève des larves indépendamment des ouvrières, il est nécessaire de les nettoyer après les repas ; mais cette opération délicate est difficile à pratiquer de manière complète : les sillons intersegmentaires conservent parfois des débris de nourriture séchée, qui constituent une des causes de mortalité pour ces larves (2).

\*  
\* \*

### III. — L'ENLÈVEMENT ET LA CONSOMMATION DES EXCRETA LARVAIRES

J'ai montré (1951) que les excréta liquides ou solides des larves de Fourmis sont constamment enlevés par les ouvrières, et en bien des cas léchés

(1) Des expansions latérales se remarquent d'ailleurs aussi sur l'abdomen des larves de certains *Crematogaster* de la région méditerranéenne. Je pense qu'il y aurait lieu d'examiner de très près la structure et le rôle éventuel de ces formations. EIDMANN (1926) les a mentionnées chez *Crematogaster scutellaris*, où elles sont en effet assez développées ; mais il n'a donné aucun détail à leur sujet.

(2) J'indiquerai plus loin (p. 34, note 1) que le léchage des nymphes par les ouvrières a aussi un rôle de simple nettoyage ; il est beaucoup moins intense, d'ailleurs, et moins indispensable que celui des larves.

et absorbés par elles (1). Je puis apporter ici quelques précisions au sujet de ces faits, et de la forme qu'ils revêtent dans les diverses familles de *Formicoidea*.

#### 1° LES EXCRETA LIQUIDES DES LARVES.

On voit apparaître de temps en temps, à l'extrémité postérieure de la face ventrale des larves, au niveau de l'anus, un liquide clair, rarement laiteux, qui s'étale à moitié en une gouttelette hémisphérique. Il s'agit à l'évidence du contenu de la vésicule rectale, alimentée par les tubes de Malpighi.

a. Chez la Ponéride *Ponera eduardi*, le rejet de ces excreta larvaires semble *toujours spontané* ; il se produit indépendamment des ouvrières, et la larve conserve parfois pendant quelques minutes la gouttelette sur le ventre. Des ouvrières qui passent peuvent tâter ce liquide du bout des antennes, sans s'arrêter plus d'un instant. Finalement une ouvrière s'arrête plus longtemps et *saisit dans ses mandibules* la gouttelette qui, à ce moment, apparaît visqueuse ; elle se détache facilement de la larve, et adhère aux mandibules de l'ouvrière (celle-ci fait-elle aspiration avec ses pièces buccales et son tube digestif ?). L'ouvrière quitte aussitôt la larve, se promène quelque temps dans le nid, puis brusquement abaisse la tête et *fait adhérer la gouttelette au sol, qui l'absorbe* tout de suite.

Ce comportement est très constant, et jamais les excreta liquides des larves ne sont absorbés par les ouvrières. Chez cette *Ponera*, il y a donc *enlèvement, mais non consommation des déchets*. Il serait intéressant de connaître à cet égard le comportement des autres Ponérides, en particulier les plus archaïques d'entre elles.

b. Chez les *Myrmicidæ* (2), il en va autrement : les excreta liquides des larves (nullement gluants comme chez *Ponera*) me paraissent *constamment absorbés par les ouvrières* (3), qui les lèchent avec grande activité, tout en

(1) Il est étonnant que ce type de relations interindividuelles n'ait fait l'objet d'aucune étude attentive avant 1951. M. V. et A. D. BRIAN (1952) manifestent le même étonnement devant une inattention aussi prolongée : « It is curious that the method which ants adopt for disposing of larvæ urine has never, so far as we are aware, received the attentions of trophallaxis exponents » (p. 18, note 10). Le mémoire de M. V. et A. D. BRIAN a paru en 1952 ; mais le manuscrit en avait été remis dès octobre 1950, avant que les auteurs aient eu connaissance du chapitre du *Traité de Zoologie* dans lequel je publiais ces faits, à propos de la trophallaxie. Dans leur très intéressant mémoire, M. V. et A. D. BRIAN étudient la biologie de *Vespula sylvestris* ; ils donnent, à la suite de la phrase citée plus haut, une brève description de l'enlèvement des excreta larvaires liquides, tels qu'ils l'ont observé chez *Myrmica rubra*. Leurs observations coïncident avec les miennes, sauf peut-être sur un point (cf. plus bas, note 3).

(2) *Leptothorax*, *Myrmica*, *Aphænogaster*, *Stenammas*, *Myrmecina*, et, je crois, *Solenopsis* ; mais la petite taille des larves de ce dernier genre rend les observations plus difficiles.

(3) Selon M. V. et A. D. BRIAN (1952, p. 18, note 10), ce liquide, au moins chez *Myrmica rubra*, est soit avalé, soit emporté dans les mandibules des « nourrices » et déposé sur les tas de détrit. Je n'ai pas observé ce dernier fait chez *Myrmica*, ni chez d'autres Myrmicidés ; mais bien que la consistance très liquide de l'« urine » de ces larves me paraisse devoir rendre difficile son transport à quelque distance, sans doute faut-il admettre que des actes de ce genre varient quelque peu d'un cas à un autre, dans leur conclusion comme dans leurs prémices. Il en est de même pour le méconium (p. 28-29).

titillant l'abdomen de la larve avec leurs antennes. Lorsqu'on tente d'entretenir des larves isolées, indépendamment des ouvrières, il est indispensable de les débarrasser souvent de la gouttelette d'« urine » (qui, autrement, grossit très vite), en l'absorbant avec du papier filtre. Les échecs qu'on enregistre dans l'élevage des larves isolées proviennent en grande partie (1) de la difficulté éprouvée à exécuter de manière assez fréquente ce travail astreignant !...

Cette excrétion liquide *peut s'effectuer spontanément* chez les larves de Myrmicides (comme chez celles de Ponérides). On l'observe aisément en élevage, et les dimensions importantes que prend la gouttelette sur le ventre d'une larve qu'on a isolée des ouvrières le montrent aussi (2). Rejeté spontanément, le liquide est rapidement absorbé par une ouvrière qui passe, et qui, ensuite, reste un moment à lécher l'arrière de la larve et parfois ensuite tout son corps.

Cette excrétion est parfois *provoquée* aussi, de manière fortuite, par le *simple contact sur le ventre de la larve de la patte d'une ouvrière* qui passe ; souvent cette ouvrière continue son chemin sans aucun changement (et la gouttelette brusquement apparue sera absorbée plus tard par un autre adulte) ; mais il arrive que l'ouvrière s'arrête immédiatement et absorbe le liquide dont elle vient de déterminer le rejet (LE MASNE, 1951, p. 1111).

De plus, *les ouvrières peuvent provoquer cette excrétion*, par des titillements de l'extrémité des antennes sur la région postéro-ventrale des larves (sauf le point d'application, cette sollicitation semble presque identique à celle de salive larvaire). A cette sollicitation la larve répond souvent par l'excrétion, mais non toujours ; si elle n'a rien obtenu, l'ouvrière peut passer à une autre larve et recommencer le même acte.

*Sur des larves isolées*, il n'est nullement difficile (en caressant l'arrière de la larve avec l'extrémité d'un pinceau très fin, ou à l'aide d'un simple morceau de papier filtre taillé en pointe : reproductions grossières des stimulations antennaires de l'ouvrière) de provoquer le rejet de la gouttelette d'excrétion. C'est même le meilleur moyen, en débarrassant les larves de ce liquide, d'éviter qu'elles n'en soient trop largement enduites quelques heures après (3).

c. Je pense que, chez les *Camponotidæ* (ou au moins les *Lasius*), ces

(1) En même temps que du caractère malaisé et souvent imparfait du nettoyage de ces larves, après les repas formés de fragments de proie (cf. p. 25).

(2) M. V. et A. D. BRIAN (1952, p. 18, note 10) ne semblent pas avoir observé l'excrétion spontanée : « This fluid (at any rate in *Myrmica rubra* L.) is expelled in response to a slight mechanical stimulus on the ventral abdomen ». (C'est là le processus que j'indique plus bas.) J'ai bien observé aussi, cependant, l'excrétion en l'absence de tout stimulus mécanique. En fait, je pense qu'ici encore les observations de M. V. et A. D. BRIAN et les miennes, bien loin de se contredire, se complètent mutuellement.

(3) STÄGER (1923, p. 355) obtenait déjà le rejet d'excrément liquide d'une larve d'*Aphænogaster*, en lui touchant l'abdomen avec une aiguille. Il semble d'autre part que, pour cet auteur, l'excrétion de liquide ait lieu *durant les repas* de la larve. Je n'ai jusqu'ici rien observé de tel, ni chez *Aphænogaster testaceo-pilosa* ou *A. subterranea*, ni chez d'autres Myrmicides. En fait, l'excrétion se produit aussi et même surtout en dehors des repas larvaires.

actes s'effectuent de manière analogue à celle que j'ai observée chez des *Myrmicidæ*; mais je n'ai pu jusqu'ici les étudier en détail.

Il existe donc entre les Fourmis supérieures (au moins les Myrmicides) et les Ponérides (ou au moins *Ponera eduardi*) des différences sensibles quant au rejet des excréta liquides et à leur enlèvement par les ouvrières. Dans ces différences de comportement, il est difficile de ne pas voir la marque d'une *évolution éthologique* (que l'on retrouve en bien d'autres points) dans le sens d'un *développement des relations inter-individuelles et de la dépendance réciproque des membres de la société* : cette dépendance apparaît de plus en plus étroite lorsqu'on passe des formes relativement archaïques aux espèces plus évoluées.

D'autre part, ce comportement curieux joue dans la biologie des larves un rôle non négligeable : elles périssent rapidement si ces soins leur font défaut.

\* \* \*

## 2° LE MÉCONIUM.

On sait que, chez les Fourmis, l'intestin moyen reste fermé à l'arrière durant toute la vie larvaire (1) : son contenu apparaît comme une masse ovoïde opaque, de teinte plus ou moins sombre selon l'âge des larves. Cette masse volumineuse est formée à la fois des déchets alimentaires accumulés et des cuticules chitineuses successives rejetées par l'épithélium intestinal (cf. Ch. PÉREZ, 1903, p. 200). L'ensemble des excréta et de leurs enveloppes (ainsi que peut-être une partie de l'épithélium intestinal) se trouve évacué à la métamorphose, lorsque la larve (enfermée déjà, éventuellement, dans le cocon), changeant de forme par suite du développement des appendices thoraciques, va devenir une « prénymphe » blanche. Cet ensemble est expulsé sous forme d'un boudin noirâtre, arrondi à ses extrémités, le *méconium*, excrément digestif unique de ces larves.

Les ouvrières ne restent pas indifférentes à l'expulsion du méconium. Il est, au minimum, léché par elles.

a. *Poneridæ*. — Chez *Ponera eduardi*, à mesure que le méconium sort du corps de la larve en train de se transformer en « prénymphe », il est expulsé en même temps hors du cocon, par un orifice qui est resté ménagé au pôle postérieur de celui-ci au moment de son filage. Les ouvrières saisissent le méconium avec leurs mandibules, le tirent et aident apparemment à son extraction. En même temps elles le lèchent activement, et continuent à le lécher après qu'il est complètement sorti du cocon. Tantôt les ouvrières le dévorent en entier, tantôt elles l'abandonnent, inachevé, en quelque coin du nid. Une fois enlevé, le méconium ne laisse aucune trace sur la soie jaunâtre du cocon ; l'orifice postérieur, bien souvent, n'est ensuite même plus visible.

(1) Seules quelques espèces sahariennes (*Monomorium*, etc.) présentent chez leurs larves une communication permanente entre rectum et intestin moyen, et sans doute une évacuation continue (cf. F. BERNARD, 1951, p. 1021 ; S. VALENTINI, 1951).

Pour les autres Ponérides, nous ne trouvons guère d'indications dans la littérature myrmécologique sur le sort du méconium. Chez la plupart sans doute, à la différence de *Ponera eduardi* (et de quelques autres espèces ?), il reste, desséché, à l'arrière du cocon, comme chez les *Camponotidæ* (1).

b. Chez les *Camponotidæ*, le méconium vient boucher l'orifice postérieur du cocon, où il forme, en se desséchant, une tache noire toujours bien visible (2). Les ouvrières se contentent de le lécher, tant qu'il n'est pas complètement sec. Encore ce léchage peut-il parfois manquer.

c. Chez les *Myrmicidæ*, plusieurs ouvrières lèchent le méconium très activement durant son expulsion. Elles le saisissent dans leurs mandibules et *semblent* le tirer vers l'extérieur (3). Cependant des larves âgées, expérimentalement isolées des ouvrières (4), peuvent rejeter seules le méconium, mais il laisse alors à l'extrémité postérieure de la prénymphe une tache noirâtre difficile à effacer.

Après l'extraction du méconium, les ouvrières de Myrmicides le consomment fréquemment. Mais, quand un grand nombre de prénymphe se forment en même temps, des méconiums sont rejetés parmi les détritux du nid.

\* \* \*

Dans cette activité des ouvrières à l'égard des excreta liquides des larves et de leur méconium, il n'y a rien de comparable en importance aux échanges d'aliments proctodéaux si fréquemment pratiqués chez les Termites. Cependant, ces phénomènes tiennent une place non négligeable dans l'ensemble si complexe des relations entre les membres d'une société de Fourmis ; et ils sont, en bien des cas, indispensables à la survie du couvain.

\* \* \*

#### IV. — LES SOINS DONNÉS AU COUVAIN AU COURS DES MUES ET DE LA MÉTAMORPHOSE

##### 1° LES MUES LARVAIRES.

Les mues larvaires s'effectuent, selon toute probabilité, avec le secours des ouvrières, mais d'une manière qui ne nous apparaît pas clairement.

(1) J'ai (1951, p. 1111) généralisé aux *Poneridæ* les observations que j'avais faites sur ce point chez *Ponera eduardi*. Je pense que cette généralisation n'est pas valable ; le cas de *P. eduardi* est sans doute assez isolé en ce qui concerne le rejet du méconium, comme pour quelques autres faits, qui sont liés, eux aussi, à l'existence d'un orifice à l'arrière du cocon de cette espèce (cf. p. 32, 33, 35).

(2) C'est sans doute P. HUBER (1810, p. 79, note 1) qui a compris le premier la signification et l'origine de cette tache noire sur le cocon des *Camponotides*.

(3) L'enlèvement du méconium par les ouvrières de *Myrmicidæ* est un fait connu depuis longtemps (cf. WHEELER, 1910, p. 78). Mais W. M. WHEELER ne semble connaître ni le léchage de cet excrément, ni sa fréquente consommation par les ouvrières.

(4) Observations faites chez *Myrmica*, *Aphænogaster*, *Stenamma*.

Au cours de longues observations de fourmilières de diverses espèces, je n'ai vu *que deux ou trois fois* une exuvie larvaire rejetée à l'arrière du corps d'une larve, — et encore d'une façon qui laissait place au doute : il s'agissait d'une membrane blanc jaunâtre, manipulée par les ouvrières, et très vite disparue (1). Dans les essais d'entretien de larves indépendamment des ouvrières, il *semble* que l'impossibilité d'un élevage prolongé vienne surtout de l'incapacité des larves à muer sans aide.

Rappelons que le nombre des stades larvaires n'est connu de façon précise que chez un très petit nombre d'espèces de Fourmis (2). F. BERNARD (1951) pense qu'il est habituellement de quatre, plus rarement de cinq. Un assez grand nombre de formes me paraissent posséder cinq stades larvaires, mais je ne puis, non plus, apporter pour le moment aucune certitude à cet égard.

C'est dire à quel point *l'étude de la mue larvaire des Fourmis mérite d'être reprise.*

\* \* \*

## 2° LA CONFECTION DU COCON.

*La confection du cocon nécessite l'aide des ouvrières* qui entassent sur la larve âgée des matériaux divers (terre, sable, fragments végétaux, parfois débris de cocons ou déchets alimentaires). La larve colle à ces matériaux les premiers fils de son cocon. Une fois celui-ci filé, les ouvrières le débarrassent complètement de tout débris (3). Les faits se déroulent à peu près de la même manière chez toutes les Fourmis à nymphes enveloppées qui ont été étudiées, qu'elles appartiennent aux *Poneridæ Amblyoponini* et *Myrmecini* (C. P. et E. F. HASKINS, 1950 a, 1951), aux autres *Poneridæ* (WHEELER, 1900 a; O. F. COOK, 1904 c; HASKINS,

(1) A cet égard, il faut noter que FOREL (1920, p. 210) indique, après plus de quarante ans de recherches sur la biologie des Fourmis, n'avoir été témoin *qu'une seule fois* (en 1869) de la mue d'une larve de Fourmis, et encore avec quelque doute.

Je ne pense pas que d'autres myrmécologues aient été plus heureux sur ce point. Une phrase de RÉAUMUR pourrait faire croire qu'il a trouvé les exuvies en grand nombre dans le nid : « Le temps précis qu'il faut pour l'accroissement de chaque ver dans les saisons favorables m'est inconnu, mais il y a apparence qu'ils ne l'acquiescent qu'après plusieurs changements de peaux, des dépouilles de différentes grandeurs qu'on trouve en certain temps en très grand nombre me le font juger » (1742, édit. 1929, p. 74). Je pense que RÉAUMUR a pris pour des exuvies larvaires quelque autre sorte de débris (restes de cocons vides et déchirés ?) ; car semblable observation me paraît n'avoir jamais été répétée, et l'on serait bien en peine de trouver ces exuvies nombreuses dans une fourmilière. Toutefois, il convient de rappeler que RÉAUMUR observait surtout des *Formica*, et que j'ai peu étudié les Fourmis appartenant à ce genre.

(2) Le nombre des mues n'est connu de façon assez sûre que dans les cas (peu nombreux) où il existe d'importantes différences morphologiques entre les stades successifs. Ainsi l'on sait qu'il existe quatre stades chez les *Promyrmecidæ* (*Pseudomyrminæ*) (WHEELER, 1918, etc.) ; encore peut-il en principe subsister quelque doute, puisque ces Fourmis n'ont jamais été entretenues en élevage.

(3) Ainsi que l'a fait remarquer WHEELER (1926 b, p. 249), c'est encore RÉAUMUR (1742 ; édit. 1929, p. 74-76) qui décrit le premier les soins donnés aux larves au moment de la confection du cocon.

1931; LE MASNE), aux *Camponotidæ* (1), ou bien aux *Dorylidæ* (2).

Parfois, les ouvrières ne recouvrent les larves adultes d'aucun matériau ; en ce cas, la larve n'édifie pas de cocon ; la métamorphose, cependant, s'effectue normalement, sans que la rétention de la soie entraîne de conséquences nocives ; elle fournit une *prénympe nue* (après rejet du méconium et modification de la forme de la larve), puis une *nympe nue* (après rejet de l'exuvie prénymphale, ou dernière exuvie larvaire). Ces faits bien connus se produisent spontanément dans quelques genres : de manière assez rare dans les sociétés naturelles de *Lasius*, plus fréquente dans celles de certaines *Formica*. On les provoque expérimentalement sans difficulté, aussi bien chez des Ponérides que chez des Camponotides, en privant les Fourmis de tout matériau utilisable à cet effet.

Il y a un lien de cause à effet tout à fait évident entre l'absence du dépôt de terre ou de débris quelconque sur les larves mûres et l'apparition de nymphes nues. Non recouverte de matériaux, une larve « adulte » agit quelque temps la tête et le thorax ; mais son agitation cesse après quelques heures (elle n'est apte à filer que pendant un laps de temps assez court) et quelques jours plus tard elle se transforme en prénympe nue. C'est de toute évidence *faute de point d'appui* qu'elle s'est abstenue de filer. Les matériaux normalement accumulés sur elle lui sont indispensables à la fixation des premiers fils et à la confection des couches externes du cocon, qu'elle épaissit ensuite de l'intérieur (3).

Chez les *Lasius*, ces nymphes nues sont habituellement respectées par les ouvrières et fournissent des adultes normaux. Il en est certainement de même chez les *Formica*. Au contraire, les ouvrières de *Ponera* consomment le plus souvent la nymphe restée nue, et déjà parfois la prénympe. Chez les *Myrmecia* et les *Promyrmecia*, les prénymphes nues sont toujours dévorées par les ouvrières (C. P. et E. F. HASKINS, 1951).

D'ailleurs, il arrive chez les Ponérides, même dans des élevages en bon état, que les ouvrières déchirent quelques cocons prématurément et détruisent les nymphes ou

(1) On sait que les nymphes sont enveloppées dans un cocon chez presque toutes les formes de Camponotides. Font exception : un très petit nombre de genres (*Ecophylla*, *Prenolepis*), et quelques espèces du genre *Camponotus* (cf. par exemple F. BERNARD, 1954).

(2) Chez les espèces de Dorylides à nymphes enveloppées, il semble que la larve qui est sur le point de filer soit également recouverte de débris de toute sorte par les ouvrières. C'est, du moins, ce que l'on peut déduire, en accord avec WHEELER (1921, p. 303), des observations de BEEBE (1919) sur *Eciton burckhelli*.

(3) On sait que pour Pierre HUBER (1810) et quelques autres auteurs, si l'on trouve des nymphes nues dans les fourmilières naturelles de certaines Camponotides, c'est parce que les ouvrières ont précocement débarrassé ces nymphes de leur cocon, peu après qu'elles l'ont filé, et bien avant le temps normal de l'éclosion. Si ce fait se produit parfois (voir plus bas), il n'est pas la cause habituelle de l'apparition des nymphes nues, surtout dans les fourmilières naturelles.

C'est sans doute FOREL (1920, sinon plus tôt) qui a montré qu'en réalité les nymphes nues découvertes dans la nature proviennent de larves qui n'ont pas filé de cocon. Mais il semble que FOREL n'avait pas saisi que la cause de ce défaut de tissage réside dans l'absence de matériaux pouvant servir de point d'appui.

Il reste d'ailleurs à préciser quels sont les facteurs qui amènent parfois les ouvrières à négliger de couvrir les larves, dans des nids naturels où les matériaux, certes, ne manquent pas. Peut-être la cause principale en est-elle simplement le très grand nombre des larves qui deviennent mûres en même temps, nombre tel que les ouvrières ne parviendraient pas à s'occuper de toutes à la fois (or

les prénymphe qu'ils contiennent. Le fait ne se produit, chez les *Camponotidæ*, que dans des élevages sous-alimentés : ainsi au moins pour les *Lasius*.

\* \* \*

### 3° LA MUE NYMPHALE.

La mue nymphale (qui transforme la prénymphe en nymphe, quelques jours après l'évacuation du méconium) *paraît pouvoir s'effectuer en grande partie sans l'aide des ouvrières, chez la plupart des Fourmis.*

a. *Fourmis à nymphes enveloppées.* — Il en est ainsi, bien entendu, pour les Fourmis qui possèdent un cocon clos par le méconium (la plupart des Camponotides et des Ponérides, quelques Dorylides) : la dernière exuvie larvaire, ou exuvie prénymphe, est rejetée à l'intérieur du cocon et vient se tasser au pôle postérieur, contre le bouchon méconial.

Le cas de *Ponera eduardi*, dont le cocon reste ouvert à l'arrière (cf. p. 28), est très particulier : comme le méconium, la dernière exuvie larvaire file à travers l'orifice postérieur du cocon, où l'on voit les ouvrières la saisir avec leurs mandibules et achever de l'arracher ; en général, les ouvrières abandonnent cette dépouille en un coin du nid, après l'avoir mastiquée quelque temps. L'intervention des ouvrières est constante ; elle semble indispensable au maintien de l'ouverture du cocon, qui sera encore utilisée (cf. p. 33 et 35).

b. *Fourmis sans cocon.* — Chez les Myrmicides (dont les nymphes sont toujours nues), l'exuviation s'effectue indépendamment des adultes, *du moins au début* (et pour les espèces que j'ai pu observer) : la dernière exuvie larvaire apparaît, chiffonnée et jaunâtre, à l'arrière du corps de la nymphe très jeune, aux appendices encore courts. Les ouvrières saisissent cette exuvie, puis la mastiquent quelque temps ; tantôt elles la dévorent en entier, tantôt elles la donnent à manger à une larve ; elle n'est en général pas rejetée parmi les détritiques du nid (mais le fait se produit peut-être, comme pour le méconium, lorsque beaucoup de nymphes se forment à la fois).

Lorsque j'éleve des larves de Myrmicides isolées, la mue nymphale s'effectue sans difficulté, presque dans son entier : j'obtiens des nymphes parfaitement constituées, portant à l'extrémité de l'abdomen l'exuvie larvaire chiffonnée. Il suffit de l'enlever avec des pinces fines, comme le font les ouvrières avec leurs mandibules : *cette action semble obligatoire, sinon pour la survie de la nymphe, du moins pour permettre ensuite une éclosion normale de l'adulte.*

chaque larve n'est apte à filer que pendant un temps assez court : cf. plus haut). Mais l'on sait que, chez quelques espèces de *Formica*, certains nids sont beaucoup plus riches que d'autres en nymphes nues...

\* \* \*

## 4° LA MUE IMAGINALE.

Chez les Fourmis à nymphe enveloppée, la mue imaginaire s'effectue, selon les cas, avant ou après la rupture du cocon, que nous examinerons au paragraphe suivant (p. 34).

a. *Poneridæ*. — Chez les Ponérides les plus archaïques (*Myrmeciini* et *Amblyoponini*), la mue imaginaire a lieu à l'intérieur du cocon, avant toute rupture de celui-ci, donc à coup sûr sans aucune aide des ouvrières (WHEELER, 1900 b ; C. P. HASKINS et E. F. HASKINS, 1950 a) (1).

Nous sommes moins renseignés en ce qui concerne la mue imaginaire chez la plupart des autres *Poneridæ*, malgré des recherches nombreuses (WHEELER, 1900 a et b ; HASKINS, 1931, 1941 ; VAN BOVEN, 1947, etc.). Si cette question reste confuse, c'est qu'elle est liée étroitement à celle de la rupture du cocon chez les Ponérides : et nous verrons qu'à ce sujet nous sommes encore souvent dans l'incertitude (cf. p. 35). Une expérience toutefois semble indiquer que les Ponérides supérieures sont aptes à se débarrasser de l'exuvie nymphale sans l'aide des ouvrières : VAN BOVEN (1947) extrait de leur cocon des « nymphes » mâles de *Ponera coarctata* et constate qu'elles remuent ; l'une d'elles est capable de marcher ; c'est sans doute que la mue imaginaire était effectuée déjà dans le cocon, et qu'il s'agissait non de nymphes mais d'imagos.

*Ponera eduardi* fait encore exception à cet égard parmi les Ponérides (en l'état actuel de nos connaissances), et cela du fait même de l'ouverture qui persiste à l'arrière des cocons (cf. p. 28 et 32). On voit l'exuvie nymphale être expulsée par cet orifice postérieur du cocon : elle progresse sans l'aide des ouvrières, mais à la fin celles-ci l'arrachent de l'abdomen du jeune adulte encore enclos dans son cocon ; et cette action des ouvrières semble constante et indispensable.

b. *Camponotidæ*. — Chez les Camponotides, de l'avis de tous les auteurs, ce sont les ouvrières qui « démaillotent » le jeune adulte de son exuvie nymphale (après avoir extrait du cocon la nymphe encore immobile ; cf. p. 34). Il est exact que les ouvrières s'affairent autour des individus en train d'effectuer la mue imaginaire, et il est très probable qu'elles coopèrent à l'arrachement de la dernière dépouille. Mais, expérimentalement, l'exuvie peut, parfois, être rejetée sans l'aide des ouvrières. FOREL (1874, 1920) obtient l'éclosion indépendante des jeunes adultes de divers Camponotides, à condition d'extraire lui-même les nymphes du cocon.

c. *Myrmicidæ*. — Chez les Myrmicides, la jeune Fourmi qui effectue sa mue imaginaire est entourée d'ouvrières, qui lèchent son corps et ses

(1) Chez les Dorylides à nymphe enveloppée, la mue imaginaire a sans doute lieu aussi à l'intérieur du cocon, d'après la description que donne SKNEIRLA (1934) de l'éclosion des *Eciton* (cf. note 1, p. 36).

appendices et *semblent* arracher des fragments de l'exuvie nymphale. Mais il convient de rechercher si cette activité est indispensable à l'éclosion du jeune individu. En fait, *en isolant des nymphes j'obtiens l'éclosion d'une certaine proportion des adultes*. Cette proportion est très forte pour des *Myrmica* ; au contraire, avec des nymphes d'*Aphænogaster testaceopilosa*, l'éclosion indépendante de l'adulte échoue presque toujours : cet échec paraît dû simplement à la grande longueur des appendices chez cette espèce, qui rend plus difficile leur dégagement hors des fourreaux nymphaux. Pour les sexués, la sortie des ailes est difficile également.

FOREL (1874 ; 1920, p. 270 *sq.*) avait obtenu des résultats analogues en séparant des ouvrières quelques nymphes de *Tetramorium cæspitum* ; la jeune ouvrière est capable de se dégager seule de l'exuvie nymphale ; des mâles conservent l'exuvie accolée à l'extrémité de l'abdomen et des ailes et n'évoluent normalement ensuite que si on achève de les délivrer (1). D'autres auteurs, par exemple Miss FIELDE (1901, p. 437), ont constaté aussi expérimentalement l'aptitude des nymphes de *Myrmicidæ* à éclore sans l'aide des ouvrières.

Il me semble que ce peut aussi être le cas parfois dans les conditions naturelles, au sein de la société. Dans les élevages, il est probable que certaines nymphes, surtout lorsqu'il y en a beaucoup, ne sont pas entourées d'ouvrières durant toute leur éclosion.

\* \* \*

#### 5° LA RUPTURE DU COCON.

A la suite surtout des travaux de C. P. et E. F. HASKINS (1950 a, 1951), l'étude comparée de la rupture du cocon et de la sortie du jeune adulte, chez les diverses Fourmis à nymphe enveloppée, présente un grand intérêt.

a. On sait que chez les Fourmis supérieures à nymphes encloses (*Camponotidæ*) les ouvrières ouvrent le cocon, en extraient la nymphe, et aident celle-ci à effectuer sa mue imaginale (cf. ci-dessus). Aucune Camponotide ne semble apte à rompre son propre cocon et à en sortir sans le secours des ouvrières (2).

(1) FOREL (*loc. cit.*, p. 271 *sq.*) ne réussit ces expériences qu'avec des nymphes déjà âgées ; il pense que les jeunes nymphes « ont encore besoin des soins continuels des ouvrières pour ne pas périr » ; il ne lui « paraît pas qu'on puisse les conserver en vie sans les donner à des ouvrières ».

En fait, ces soins indispensables se limitent à quelques léchages sommaires, *qui n'ont qu'un rôle de nettoyage*. Celui-ci, bien entendu, est beaucoup moins nécessaire que pour les larves. En prenant des précautions pour éviter saleté et moisissures, il est assez facile d'entretenir sans ouvrières des nymphes de Fourmis, *depuis leur formation jusqu'à leur éclosion*.

Miss FIELDE (1901, p. 437) a d'ailleurs montré cette aptitude des nymphes à survivre loin des ouvrières, même si on les en a séparées très tôt. Il n'est pas inutile, peut-être, de rappeler que les mémoires de A. FIELDE, à côté d'indications erronées, voire fantaisistes (par exemple les ouvrières de Fourmis qui « apprennent à se servir d'une éponge » pour nettoyer les larves ! Cf. 1901, p. 435), renferment beaucoup d'observations justes, souvent originales.

(2) Comme WHEELER l'a montré (1926 b, p. 429), RÉAUMUR, dans son manuscrit (1742 ; édit. 1929, p. 77), a ignoré l'aide apportée par les ouvrières aux jeunes Camponotides qui sortent du cocon ; la nécessité de cette aide a été démontrée par LYONET (lettre à RÉAUMUR, 1743 [?], publiée en 1926 ; édit. 1929, p. 114-115) et par GOULD (1747).

b. Chez les quelques espèces de *Poneridæ* supérieures (*Ponerini*, etc.) qui ont été étudiées, nous n'avons en général aucune observation directe de l'éclosion, mais seulement des suppositions des auteurs; ceux-ci tendent souvent à admettre une indépendance relative du jeune adulte dans sa sortie hors du cocon.

Pour *Ponera coarctata* var. *pennsylvanica*, FOREL (1899) « soupçonne » la sortie hors du cocon sans l'aide des ouvrières. Il semble que FOREL tire surtout argument du prétendu « abandon » des cocons par les ouvrières que l'on dérange (cf. p. 43). Son opinion, cependant, a été reprise bien souvent (ESCHERICH, 1906, p. 76; etc...). Mais WHEELER (1900 b), isolant des cocons de la même espèce, n'obtient aucune éclosion.

En ce qui concerne *Euponera gilva*, var. *hardeni*, HASKINS (1931) opine pour l'aptitude à l'éclosion indépendante; mais, en fait, les ouvrières paraissent intervenir fort activement dans la sortie du jeune adulte hors du cocon.

Chez *Ponera eduardi*, j'ai observé les faits suivants: l'éclosion se fait tantôt par l'orifice postérieur du cocon (qui a déjà servi au rejet du méconium et des exuvies prénymphale et nymphale; cf. p. 28, 32 et 33), tantôt par un orifice qui s'ouvre ventralement, au tiers antérieur du cocon: cette fenêtre est-elle découpée dans la paroi du cocon par les ouvrières âgées, ou bien par le jeune adulte (comme chez *Stigmatomma pallipes*; cf. WHEELER, 1900 b)? Je ne puis encore l'indiquer de façon sûre. La jeune ouvrière joue un rôle *très actif* dans son éclosion, marchant et progressant d'elle-même à l'intérieur du cocon, soit vers l'avant, soit vers l'arrière. En même temps, elle est de temps en temps léchée par des ouvrières; de plus celles-ci, à intervalles éloignés, mordillent le bord de l'orifice de sortie, et parfois exercent une traction sur le jeune adulte (sur ses tarsi postérieurs ou sur ses mandibules, selon que la sortie s'effectue par l'arrière ou par l'avant). Parfois les ouvrières pincent le cocon, en son milieu, avec leurs mandibules. *Bien qu'intermittente, il est possible que cette action des ouvrières âgées soit indispensable.* Dans les quelques essais d'isolement de cocons que j'ai pratiqués chez *P. eduardi*, l'éclosion n'a jamais pu aller jusqu'à son terme. Certaines observations me font envisager l'hypothèse suivante: l'activité des ouvrières autour du cocon jouerait, en particulier, un rôle de *stimulant* sur la progression du jeune adulte hors de son enveloppe.

c. Chez les *Myrmecia* et *Promyrmecia* (*Myrmeciini*), après la mue imaginale, qui a lieu dans le cocon (cf. p. 33), les ouvrières aident les adultes encore incomplètement pigmentés à sortir de ce cocon. Expérimentalement, une partie des cocons privés du secours des ouvrières fournit des adultes: ceux-ci peuvent sortir indépendamment, mais avec quelque retard et déjà pigmentés (C. P. et E. F. HASKINS, 1950 a).

d. Les *Amblyoponini* se montrent à cet égard encore plus primitifs (en considérant comme une marque d'évolution sociale la plus grande dépendance de l'individu à l'égard du groupe): après la mue imaginale qui s'effectue dans le cocon, l'adulte ronge lui-même son enveloppe, un peu en arrière du pôle antérieur, puis il sort seul et tout à fait indépendamment des ouvrières; d'ailleurs, sa pigmentation est déjà très avancée. Sans doute les ouvrières ne sont-elles pas sans prêter attention aux cocons en train de s'ouvrir, et parfois elles concourent à l'ouverture de l'enveloppe, ou à son arrache-

ment. Mais à coup sûr l'éclosion peut s'effectuer sans aide, comme on l'a vérifié expérimentalement (WHEELER, 1900 b ; C. P. et E. F. HASKINS, 1951).

Il y a donc, dans les variations de ce caractère éthologique d'une tribu à une autre, une série de stades, — de l'indépendance totale à la dépendance la plus complète, — qui paraissent bien avoir valeur évolutive. Il serait très intéressant de préciser l'allure que revêt cet acte chez un plus grand nombre d'espèces de *Poneridæ*, et peut-être aussi d'examiner s'il ne présente pas des variations au sein de la famille des *Camponotidæ* (1).

\* \* \*

## V. — LES SOINS DONNÉS AUX ŒUFS

### 1<sup>o</sup> MANIEMENT DES ŒUFS AU MOMENT DE LA PONTE.

Chez presque toutes les Fourmis, c'est la pondeuse elle-même (qu'il s'agisse de la reine, ou bien d'une ouvrière féconde) qui saisit l'œuf dans ses mandibules lorsqu'il apparaît à l'extrémité de son abdomen (qu'elle a replié ventralement), puis le transporte quelque temps dans le nid, enfin le dépose sur un amas d'œufs. Il n'est pas rare que la pondeuse lèche son œuf, soit lorsqu'elle le tient encore dans ses mandibules, soit après l'avoir déposé sur les autres œufs.

Les premières descriptions exactes de ce processus datent de JANET, voire de LUBBOCK, et les faits semblent se dérouler de la même manière chez presque toutes les espèces. La position et le comportement des ouvrières fécondes, au cours de la ponte et aussitôt après, sont les mêmes que chez les reines normales.

Mais il en va différemment chez quelques espèces dont la reine est très volumineuse, relativement aux ouvrières : par exemple chez les *Solenopsis*. La femelle replie bien son abdomen ventralement, mais sans que l'extrémité du gastre atteigne ses mandibules ; et ce sont les minuscules ouvrières qui saisissent les œufs à la sortie de la vulve et les emportent ; dans une société âgée, la reine ne touche pas ses œufs avec ses mandibules ou ses appendices, ni ne les lèche. Sans doute en est-il de même chez les *Carebara* et pour d'autres Fourmis à dimorphisme extrême.

J'ai observé à plusieurs reprises un fait curieux dans des sociétés mixtes d'*Epimyrma* et de *Leptothorax* (2). Lorsqu'une ouvrière-hôte (*Leptothorax*)

(1) Chez les *Dorylidæ* qui ont des nymphes enveloppées, l'éclosion s'effectue de manière bien différente, d'après la description qu'en donne SCHNEIRLA (1934) pour les *Eciton*. Sans doute, le jeune n'est que rarement capable de sortir seul ; mais il s'agit dans son cocon ; en réponse, les adultes saisissent celui-ci et l'entraînent hors des « murs » du bivouac. Les ouvrières tirent sur l'enveloppe, qui finit par se déchirer en son milieu, sous l'action de leurs mandibules et peut-être aussi par suite des mouvements du jeune. Celui-ci est emporté à l'intérieur de l'essaim, tandis que le cocon reste abandonné à l'extérieur. On voit que, si l'intervention des individus âgés est fort active et paraît indispensable, le jeune adulte manifeste aussi une activité réelle.

(2) *Epimyrma krausseii* Em. de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales), et *Epimyrma* sp. (*sp. nova* ?) des Eyzies (Dordogne).

pond un œuf (1) à petite distance de la reine parasite (*Epimyrma*), il arrive que celle-ci s'approche et saisisse dans ses mandibules l'œuf de l'ouvrière, qui le lui cède immédiatement, sans résistance. La reine parasite commence aussitôt à sucer cet œuf et le consomme entièrement (2).

\* \* \*

## 2° GROUPEMENT DES ŒUFS.

En ce qui concerne les soins donnés aux œufs, comme à bien d'autres égards, un certain nombre de *Poneridæ* très archaïques s'opposent à toutes les autres Fourmis. Chez la plupart des espèces de *Myrmeciini*, les œufs, subsphériques, sont disséminés dans le nid (C. P. et E. F. HASKINS, 1950 a). Chez quelques espèces de cette tribu très primitive, telle *Promyrmecia pilosula*, ils forment parfois des amas.

Chez toutes les autres Fourmis, y compris les autres formes de *Poneridæ* (3), les œufs, oblongs ou allongés (4), sont rassemblés en amas souvent denses, parfois ramifiés et parcourus de canaux étroits où circulent les ouvrières. Ils adhèrent fortement les uns aux autres, ainsi que — éventuellement — au corps des larves ou des adultes : cette adhérence est-elle due à une exsudation propre de l'œuf, ou plutôt à la salive des ouvrières ? Il est difficile de le dire.

(1) Il n'est pas rare que, dans une société de *Leptothorax* parasitée par des *Epimyrma*, les ouvrières pondent des œufs. GÖSSWALD (1930, 1933) l'a observé chez *Epimyrma gösswaldi*, et je l'ai vu aussi dans les espèces que j'ai étudiées (cf. p. 36, note 1). Mais ces œufs ne sont pas tous consommés par la reine parasite, selon le mode décrit ici. Ce n'est le sort que d'une partie d'entre eux ; et il s'agit, semble-t-il, d'œufs de petite taille, peut-être non viables. D'autres œufs sont déposés sur l'amas commun par l'ouvrière pondreuse, et sans doute respectés par la suite. GÖSSWALD, d'ailleurs, indique que ces œufs se développent et donnent naissance à des ouvrières *Leptothorax*, ce qui assurerait la pérennité de la société mixte.

Quant à l'existence même d'ouvrières pondreuses, il n'est peut-être pas inutile de rappeler que c'est un fait assez fréquent chez beaucoup d'espèces de Fourmis : non seulement dans des cas particuliers comme celui des *Ecophylles* (BHATTACHARYA, 1943 ; LEDOUX, 1949), ou bien celui de *Ponera eduardi*, dont certaines sociétés possèdent des mâles ergatoïdes et des ouvrières pondreuses, et aucune vraie femelle (LE MASNE, 1948, 1953) ; mais aussi chez des espèces à biologie beaucoup plus banale, comme les *Myrmica* ou les *Leptothorax*. Ainsi que je l'ai déjà signalé (LE MASNE, 1950-1952, p. 138), j'ai observé à maintes reprises, dans plusieurs espèces appartenant à ces deux genres, la ponte d'œufs par les ouvrières en présence de la femelle (reine normale de la société) et tout près de celle-ci, voire en contact avec elle. La présence de la reine, chez les Fourmis, ne semble nullement inhiber la fécondité des ouvrières ; ou, tout au moins, s'il y a inhibition (ce dont je doute fort), celle-ci n'est point constante, ni totale.

(2) Il n'est pas rare que des œufs soient consommés par la femelle, par les ouvrières ou par les larves (cf. p. 11, p. 45), non seulement au cours de la fondation de la société avec claustration, mais aussi dans des sociétés âgées et équilibrées, même si elles sont largement approvisionnées. Dans l'observation mentionnée ci-dessus, ce n'est donc pas la consommation même de l'œuf qui est intéressante, mais le fait que la femelle s'approche de l'ouvrière aussitôt après la ponte et lui prend l'œuf des mandibules.

(3) Les œufs sont groupés en amas chez les *Amblyoponini*, autre tribu archaïque parmi les Ponérides (C. P. et E. F. HASKINS, 1951), chez les *Proceratiini* (HASKINS et ENZMANN, 1938), chez les *Ponerini* (WHEELER, 1900 a, etc. ; LE MASNE, pour *Ponera eduardi*).

(4) Sauf chez les *Myrmeciini*, les œufs de Ponérides présentent souvent une forme plus allongée que ceux des autres Fourmis. Chez quelques genres (*Pachycondyla*, *Leptogenys*), ils sont disposés, au sein des amas, de manière assez régulière, parallèlement les uns aux autres (WHEELER, 1900, a). Ce n'est nullement le cas chez *Ponera eduardi*.

\* \*

## 3° LÉCHAGE DES ŒUFS.

Chez toutes les Fourmis (sauf les *Myrmecia* : C. P. et E. F. HASKINS, 1950 a), les œufs sont fréquemment léchés par les ouvrières, ou par la femelle fondatrice. Dans certaines espèces, la reine, après avoir achevé la fondation de la société, continue à lécher les œufs.

\* \*

## 4° « MARTÈLEMENT » DES ŒUFS.

J'ai constaté chez *Leptothorax recedens* un comportement curieux et difficilement explicable. La reine, durant les longues heures qu'elle passe sur les œufs, se met de temps en temps à *frapper l'un de ceux-ci avec ses mandibules entr'ouvertes*, par séries de quatre à huit coups très rapprochés, séparées par des intervalles plus ou moins longs. Lorsque les conditions d'observation sont très favorables, on peut voir la coque de l'œuf se déprimer à chaque coup frappé, sous la poussée des mandibules de la reine. On serait tenté de voir là une sorte de « sollicitation », qui s'adresserait mieux aux larves : il n'en est rien, semble-t-il, car la reine ne frappe presque jamais une larve de cette manière. A deux reprises seulement (durant des observations très prolongées), j'ai vu une ouvrière adopter le même comportement, mais de manière très brève. La reine, au contraire, exécute parfois cet acte durant des heures, avec des arrêts, des déplacements de l'animal, et des reprises du même geste, souvent sur le même œuf. Je ne suis pas encore en mesure de dire quelle peut être la signification d'un tel comportement.

\* \*

## VI. — GROUPEMENT, RÉPARTITION ET TRANSPORT DU COUVAIN

La façon dont les Fourmis groupent larves, œufs et cocons, et les répartissent dans le nid, le transport de ce couvain d'un point à un autre de la fourmière, ou bien à l'extérieur lorsqu'elles changent de nid, tous ces faits sont connus *grosso modo* depuis les plus anciens observateurs : RÉAUMUR, P. HUBER et bien d'autres se sont étendus sur ce sujet avec un enthousiasme, une admiration, qui d'ailleurs n'excluaient, en bien des cas, ni la précision ni l'exactitude des observations. Dans la littérature myrmécologique plus récente, on trouve aussi sur ces faits des remarques fort nombreuses, à vrai dire très dispersées et le plus souvent accessoires par rapport à l'ensemble du travail entrepris.

Je ne tenterai pas ici de faire l'inventaire de ces données et me contente-

rai de rappeler les notions classiques qui semblent les plus valables, en y ajoutant quelques remarques et le résultat d'observations personnelles.

\* \* \*

### 1° GROUPEMENT ET ENTASSEMENT DU COUVAIN.

Chez la plupart des Fourmis, œufs (cf. p. 37), larves, nymphes ou cocons sont accumulés par les ouvrières en amas denses, souvent sur plusieurs couches. Les larves sont au contact les unes des autres (1). Lorsque les amas de larves sont très épais, ils sont percés de véritables canaux dans lesquels circulent les ouvrières : c'est le cas chez les *Solenopsis*, mais aussi pour bien d'autres Fourmis : comme les *Crematogaster*, les *Tapinoma*, etc.

Il arrive que les larves soient plus dispersées. J'en citerai deux cas. Dans des sociétés peu peuplées comme celles des *Stenammas*, des *Myrmecina*, mais surtout des *Leptothorax* (s.-g. *Mychothorax* non compris), si l'emplacement occupé par le nid est assez grand, on observe souvent (dans la nature comme en élevage) une certaine dispersion des larves, surtout des plus âgées. Chez *Ponera eduardi* (dont les larves sont fixées au substrat par quatre pseudopodes dorsaux), cette dispersion est la règle dans presque toutes les sociétés : jamais deux larves, même néonates, ne sont placées au contact l'une de l'autre (2).

\* \* \*

### 2° CLASSEMENT DU COUVAIN PAR CATÉGORIES.

On le sait depuis bien longtemps, dans la plupart des fourmilières il existe un *classement approximatif du couvain par catégories* : œufs, cocons ou nymphes, larves (et très souvent même les larves de taille différente) forment des amas distincts, ou bien sont placés dans des logettes séparées.

Cette répartition est plus ou moins nette selon les espèces, en particulier en ce qui concerne les larves de taille diverse. De toute façon elle est, bien entendu, approximative : elle se manifeste soit à un examen global, soit à une étude statistique précise ; mais il y a des variations d'une société

(1) Cet entassement des larves n'entraîne normalement aucun cannibalisme, ni dans la nature ni dans des élevages bien nourris ; et cela même avec les larves les plus entomophages (*Myrmica*, *Aphænogaster*, etc.) : fussent-elles « mobiles » ou prétendues telles (cf. p. 16 sq.), ces larves ne prennent que la nourriture offerte par les ouvrières ; et, s'il arrive qu'elles consomment des œufs ou des larves plus petites qu'elles, ce sont presque toujours les ouvrières qui les ont placés sur leur bouche (cf. p. 18), et non pas elles qui les auraient saisis dans les amas au sein desquels elles se trouvent. Au moins toutes mes observations m'amènent-elles à cette conclusion.

(2) Il en est de même probablement chez les autres *Ponera* à larves pourvues de pseudopodes ; mais aussi sans doute chez bien d'autres Ponérides. Chez les *Myrmeciini* (C. P. et E. F. HASKINS, 1950 a) et chez les *Amblyoponini* (id., 1951), les jeunes larves sont agglomérées en paquets, tandis que les larves plus âgées sont dispersées sur le sol des loges.

à une autre, ou d'un moment à l'autre, et des exceptions individuelles : quelques larves moyennes peuvent être logées au milieu des plus petites, etc...

*Ainsi compris, le classement du couvain par catégories est un fait assez général, qui se retrouve chez beaucoup de Ponérides ; c'est le cas chez Ponera eduardi, non seulement pour les œufs ou les cocons, mais aussi pour les larves : leur espacement (cf. page précédente) n'empêche pas leur classement par ordre de taille.*

Les toutes jeunes larves sont en général assez vite séparées du paquet des œufs par les ouvrières. Parfois, cependant, elles restent accolées aux œufs durant quelques heures ou quelques jours, et sont nourries là (*Solenopsis*, etc.). Chez la Ponéride *Proceratium croceum*, les larves néonates restent trois ou quatre jours sur les amas d'œufs, dont les ouvrières ne paraissent pas les distinguer (HASKINS, 1930).

Il est prématuré, je pense, de chercher à indiquer quels sont les facteurs qui déterminent ce classement du couvain. En tout cas, l'existence même du classement montre que *les ouvrières sont capables de discerner à quelle catégorie appartient tel ou tel individu du couvain ; ou du moins certains caractères propres à chaque catégorie (taille, forme, structure du tégument, mobilité) agissent sur les adultes comme des stimuli distincts, entraînant, de leur part, des réactions définies et différentes.*

\* \* \*

### 3° RÉPARTITION DU COUVAIN DANS LE NID.

A. Il est bien connu, et depuis fort longtemps, que, dans *beaucoup* de fourmilières, non seulement le couvain est groupé en catégories distinctes, mais de plus *ces catégories occupent des emplacements différents dans le nid.*

a. Ce phénomène est en général peu manifeste dans les nids peu peuplés (*Leptothorax s. s.* et *Leptothorax s.-g. Temnothorax ; Stenamma ; Myrmecina*). Tout au plus, lorsque la société occupe une loge unique, observe-t-on que les œufs et les plus jeunes larves sont placés *plus fréquemment* au milieu du nid qu'à la périphérie.

b. Par contre, cette répartition apparaît souvent de manière nette dans des fourmilières *populeuses et terricoles*, que le nid soit entièrement souterrain (recouvert ou non par une pierre) ou qu'il se continue par un dôme formé de terre ou de brindilles. En général, les stades les plus jeunes occupent les couches profondes du nid, tandis que les plus âgés, en particulier nymphes ou cocons, se trouvent placés plus haut. Ce fait est très inégalement marqué selon les espèces. Même lorsque cette répartition est nette, elle conserve un caractère approximatif et purement statistique ; mais il n'est pas rare non plus que tel ou tel stade manque complètement

à une certaine profondeur et à un moment donné. Dans une même fourmilière, cette répartition varie au cours de la saison et souvent durant la journée : si, par exemple, les très jeunes larves manquent en surface au fort de l'été, on peut les y trouver au printemps, — voire même aux heures matinales de l'été, — en même temps que les reines.

Une telle répartition s'observe aussi chez les Ponérides : chez *Ponera eduardi*, par exemple, il est fréquent que seuls les cocons et quelques ouvrières se trouvent près de la surface : sous une pierre, ou bien sous une mince couche de terre, voire (en des lieux abrités du soleil) entre deux feuilles sèches tombées sur le sol. Selon divers auteurs, certaines Ponérides exotiques vont jusqu'à exposer directement leurs cocons au soleil : je pense que cette observation appelle vérification.

c. Il semble qu'une répartition analogue du couvain puisse exister chez des Fourmis arboricoles à nid aérien. LEDOUX (1949, p. 381) a observé que, dans les nids d'*Ecophylla longinoda*, les loges les plus internes contiennent tous les œufs, la plupart des jeunes larves et 40 à 60 p. 100 des larves âgées, tandis que les loges périphériques ne renferment jamais d'œufs, rarement des jeunes larves, mais quelques larves âgées et la quasi-totalité des prénymphe et des nymphes. Il s'agit encore ici d'une répartition statistique, sujette à des variations. Il existe une analogie frappante entre cette répartition, de la périphérie au centre du nid arboricole, et la stratification du couvain de beaucoup de Fourmis terricoles, de la surface à la profondeur. Il serait intéressant de savoir si des faits analogues se retrouvent chez d'autres Fourmis arboricoles à nid aérien, comme certains *Crematogaster* tropicaux.

**B. Quels sont les facteurs qui déterminent la répartition du couvain dans le nid ?** Ils semblent de deux ordres différents, qui interfèrent à coup sûr.

a. Le rôle des facteurs microclimatiques (surtout température et humidité) est assurément très important : nymphes ou cocons sont placés aux points les plus chauds du nid, tandis que le couvain jeune est logé dans les régions plus humides et de température moins élevée. Du moins, en est-il ainsi, *grosso modo*, pour les espèces terricoles chez qui le couvain présente une stratification, et peut-être aussi dans le cas des *Ecophylles* (cf. plus haut).

Si l'intervention globale des facteurs microclimatiques est certaine en bien des cas, par contre nous sommes mal renseignés sur les modalités de cette action dans le détail ; et surtout nous ignorons à peu près complètement la manière dont ils agissent. Je ne crois pas qu'on puisse trouver une explication suffisante dans une simple addition des réactions orientées des adultes et de l'attraction incontestable que le couvain exerce sur eux. Le mécanisme mis en jeu semble beaucoup plus complexe.

D'autre part, la répartition du couvain, non plus que les variations qu'elle présente dans le temps ne paraissent correspondre à une nécessité. Comme en bien d'autres cas, le *preferendum* (ou la zone « choisie » par les ouvrières pour telle catégorie du couvain) n'est pas en concordance avec un *optimum* ; et la zone évacuée en cas de variations climatiques ne correspond pas davantage à une zone léthale (1).

(1) Entre bien d'autres, un fait l'indique. Chez *Pheidole pallidula*, par exemple, le couvain jeune (en même temps que la reine) est entraîné en profondeur, loin de la sécheresse : par des journées d'été ensoleillées, il est généralement invisible immédiatement sous les pierres. Cependant lors-

b. *Le rôle des réactions interindividuelles* est très important aussi ; ces réactions sont impliquées dans l'action même des facteurs micro-climatiques (cf. plus haut) ; d'autre part, elles agissent directement, indépendamment de tout facteur écologique.

*La position de la reine* apparaît chez certaines Fourmis comme un facteur important de la répartition du couvain. Chez les *Solenopsis*, la femelle féconde (très volumineuse par rapport aux ouvrières et à la plus grande partie du couvain) est capable de se déplacer seule, mais peut aussi rester durant des semaines au même point du nid, logée dans une cuvette creusée au sein de l'amas des larves. En totalité ou en partie, les amas d'œufs sont déposés non loin d'elle. Si on l'amène à changer de place, tantôt elle revient à l'ancien emplacement, tantôt elle s'installe ailleurs : une partie des œufs est alors transportée par les ouvrières à son voisinage immédiat (1). Au moins dans certains cas, il semble donc que les ouvrières manifestent une *réelle tendance à rapprocher les œufs de la reine*.

*La position des ouvrières immatures* est souvent particulière : au voisinage du couvain jeune, ou, au contraire, près des cocons et des nymphes. Il est difficile de dire s'il s'agit là d'un facteur déterminant en quoi que ce soit la répartition du couvain.

*La position des ouvrières les plus petites* (dans les espèces à polymorphisme continu) pourrait intervenir lorsque ces ouvrières s'occupent davantage du couvain que les grands individus, et dans les cas où elles se cantonnent dans les couches les plus profondes du nid (ou dans sa zone la plus interne pour les *Ecophylla* ; cf. plus haut). Mais nous manquons de preuves à cet égard. D'autre part (encore que les facteurs de la répartition du couvain puissent différer d'une espèce à une autre), il ne faut pas oublier que les œufs, les larves et les cocons présentent une stratification particulièrement nette chez des Fourmis à ouvrières à peu près monomorphes (par exemple chez beaucoup de *Lasius*).

\* \* \*

**C. L'évacuation rapide du couvain par les ouvrières en cas de trouble brusque** apporté au nid naturel ou artificiel (par l'observateur ou par une cause quelconque) est un phénomène bien connu, qui se rattache étroitement aux faits mentionnés plus haut : mais ce phénomène est plus accessible à une étude expérimentale que les variations lentes de la répartition du couvain (2).

qu'un nid de *Pheidole* est installé très au-dessus du sol, entre des pierres entassées, on continue, même au fort de l'été, à trouver reines, œufs et jeunes larves au niveau le plus élevé, parfois sous la première pierre soulevée ; malgré cette situation peu habituelle, ces colonies sont prospères et souvent très populeuses. *Bien que la situation du nid empêche les ouvrières de réaliser la stratification habituelle du couvain, celui-ci ne périclète nullement.*

(1) Bien entendu, je cite là des cas où le transport des œufs est assez rapide pour qu'on soit assuré qu'il ne s'agit pas d'une nouvelle ponte.

(2) Il y aurait lieu d'étudier aussi les cas où, dans la nature, le couvain est « déménagé » par les ouvrières d'un nid à un autre, d'une manière apparemment spontanée, en tout cas sans intervention de l'observateur. Mais cette étude nous entraînerait trop loin. Je rappellerai que non

Un fait banal et universellement connu mériterait une étude approfondie : lorsqu'un nid (naturel ou expérimental) est soumis brusquement à un éclairage assez intense, les ouvrières « déménagent » rapidement le couvain vers une région plus obscure (bien souvent, elles commencent par les œufs et les jeunes larves et finissent par les nymphes ou les cocons). Pour une intensité plus forte, elles-mêmes évacuent la zone éclairée. Dans ce comportement interviennent à la fois des cinèses ou des taxies, et des stimulations exercées par le couvain sur les ouvrières, comme en ce qui concerne la répartition et les déplacements normaux du couvain (cf. p. 41-42). Mais l'irruption de la lumière, si artificiel que soit cet accident, permet peut-être des observations plus précises.

Cette expérience simple, et d'autres analogues, permettent en tout cas de constater que *les larves ne sont nullement inertes devant des modifications des conditions extérieures*. Un éclairage brusque et intense (même sans chauffage), une élévation de la température, un déplacement de l'air, etc., déterminent chez elles, en certains cas, *une vive agitation* : soulèvement de la tête, et mouvements du thorax chez les larves orthocéphales. Cette réaction paraît provoquée directement par le stimulus physique employé (on peut la déclencher chez des larves isolées) et non par l'agitation des adultes. Il semble que *ces réactions des larves ne restent pas sans effet sur les ouvrières*. Sans déclencher peut-être leur agitation, elle contribue à l'entretenir, et peut ainsi concourir à provoquer ou à accélérer le transport du couvain.

Ce type de relations entre le couvain et les adultes n'est pas sans évoquer les faits que SCHNEIRLA (1938, 1944, 1950) a si bien mis en évidence pour les *Eciton*, chez qui le comportement et les déplacements des ouvrières et de toute la société dépendent en grande partie de l'activité alimentaire et de l'agitation du couvain.

Le transport et l'évacuation rapides du couvain en cas de trouble brusque de la société, contrairement à certaines indications, sont des *faits très généraux, qui se retrouvent chez toutes les Fourmis, y compris les Ponérides*.

Plusieurs auteurs (BIRÓ, in EMERY, 1899, pour *Ponera stigma* ; FOREL, 1899, chez *P. coarctata* var. *pennsylvanica* ; VAN BOVEN, 1947, pour la *P. coarctata* d'Europe) ont été frappés de voir un certain nombre de larves et surtout de cocons rester « aban-

seulement ces faits se présentent de manière régulière et spécifique chez les Fourmis nomades (*Eciton*, *Anomma*), mais qu'ils apparaissent sporadiquement chez bien d'autres Fourmis. Sans cause apparente, il n'est pas très rare de voir des *Myrmica* transporter un grand nombre de larves à la surface du sol, d'un orifice de nid à un autre. Chez *Aphaenogaster testaceo-pilosa*, j'ai assisté (une seule fois) à un déménagement massif, paraissant intéresser toute une société : portant larves ou nymphes, les ouvrières, en file assez serrée, parcouraient *dans un seul sens* une distance de 5 à 6 mètres. Des faits analogues ont été observés par divers myrmécologues chez des espèces habituellement sédentaires.

Lorsqu'on est le témoin d'un tel « déménagement » occasionnel d'une société de Fourmis, il est toujours très difficile de savoir si l'on assiste au transport d'une partie du couvain d'un nid à un autre, au sein d'une société polycalique, — ou s'il s'agit de l'évacuation complète d'un ancien nid, et de l'occupation d'un nouvel emplacement, — ou encore si l'on se trouve en présence d'un cas de fragmentation de la société (*sociotomie*), analogue à ceux que GRASSÉ et NOIROT (1950) ont observés chez certains Termites tropicaux.

donnés » par les ouvrières lorsqu'on découvre le nid. Mais, étudiant *P. coarctata pennsylvanica*, WHEELER (1900 b) constate que l'abandon des cocons est tout provisoire : les ouvrières reviennent ensuite et les emportent dans les galeries profondes du nid. Pour d'autres espèces (*Pachycondyla harpax*, *Leptogenys elongata*, *Odontomachus hæmatodes*), il indique (1900 a) que, dans l'ensemble, les ouvrières prennent d'abord soin des œufs, ensuite des larves, et enfin seulement des cocons. A vrai dire, la même observation est valable, *grosso modo*, pour la plupart des Fourmis.

La situation n'est pas différente chez *Ponera eduardi*, que j'ai étudiée. Sans doute, lorsqu'on découvre sous une pierre 100 à 200 cocons, accompagnés seulement de 12 à 15 ouvrières (fragment probable d'une société plus importante), un certain nombre de cocons restent abandonnés. Mais le brusque déplacement de la pierre qui recouvrait le nid est un événement aussi artificiel que possible ! On obtient à cet égard des indications plus exactes en expérimentant sur une société mieux équilibrée et installée depuis longtemps dans un appareil d'élevage : lorsqu'un trouble important l'amène à « déménager », tout le couvain est transporté avec une prestesse qui ne le cède en rien à celle des Fourmis supérieures. Les ouvrières immatures s'en vont parmi les premières, sans être portées et sans rien transporter. Les ouvrières âgées font la navette pour transporter le couvain : œufs et larves d'abord, tandis que les derniers cocons (et quelques grosses larves parfois) restent en arrière, mais sont finalement emportés eux aussi.

Il semble donc qu'en ce qui concerne le transport du couvain lors des déplacements de la société, on ne relève pas de différence importante entre Fourmis supérieures et *Ponerini*. Il serait utile d'étudier ce phénomène chez les Ponérides inférieures, mais une brève mention de WHEELER à propos de *Stigmatomma pallipes* (1900 b, p. 62) indique qu'il doit en être de même chez les Fourmis les plus primitives.

\* \* \*

## VII. — LES RAPPORTS ENTRE SEXUÉS ET COUVAIN

Une étude détaillée des relations entre le couvain et les sexués serait très longue ; elle engloberait l'examen de la fondation des sociétés, que je ne prétends pas entreprendre ici. J'indiquerai seulement quelques faits.

1° *Les femelles ailées, avant le vol nuptial*, n'ont que peu de rapports avec le couvain. Il arrive cependant que certaines d'entre elles se saisissent d'œufs ou de larves, lorsque la société est dérangée. Il en est ainsi surtout pour les espèces où la différence de taille entre la reine et l'ouvrière est minime. J'ai observé le fait chez *Ponera eduardi*, chez des *Leptothorax*, chez divers *Myrmica*. La même observation a été faite chez bien d'autres Fourmis (cf., par exemple, FOREL, 1920, p. 220, 272, etc.).

2° *Les mâles ailés* n'ont presque jamais de rapports avec le couvain. Chez la plupart des espèces, ils ne lèchent jamais les larves. Mais, chez

*Ponera eduardi*, j'ai observé que les mâles ergatoïdes, aptères, lèchent quelquefois les larves : même pour ces mâles très particuliers, le fait est rare ; assurément, l'on ne peut voir là un véritable comportement d'ouvrières.

3° *La femelle fondatrice* qui pratique la fondation indépendante manifeste à l'égard du couvain un comportement très analogue à celui des ouvrières.

a. S'il y a claustration partielle de la femelle et approvisionnement progressif des larves, comme chez les *Myrmeciini*, cette analogie va fort loin : les fondatrices de *Myrmecia* changent de régime alimentaire au moment où les premières larves naissent, exactement comme les ouvrières d'une société âgée lors de l'apparition de nouvelles couvées larvaires.

b. Lorsqu'il y a claustration totale et fondation indépendante, le comportement de la fondatrice diffère évidemment de celui des ouvrières par l'absence des activités d'approvisionnement, et le régime des larves en est modifié. Cependant ces femelles donnent au couvain les mêmes soins que les ouvrières. Même lorsque la reine est de taille considérable par rapport à ses larves (*Lasius*, et encore plus *Solenopsis*), elle soigne le couvain comme le feront après elle les ouvrières « nourrices ».

Chez les *Carebara*, la différence de taille entre ouvrières et femelles est énorme : les ouvrières de *C. vidua* ont une longueur de 1,6 à 2 millimètres, la femelle mesure 24 millimètres. A la suite des remarques d'ARNOLD (1916, p. 252) sur cette espèce africaine, on a longtemps cru que la fondatrice de *Carebara*, incapable de soigner ses larves minuscules, était suppléée dans ce travail par des ouvrières, qu'elle emportait, accrochées à ses pattes, quand elle quitte son nid d'origine pour effectuer le vol nuptial. Souvent citée comme reposant sur une observation effective (bien qu'ARNOLD écrive seulement " it is probable ", " I am inclined to suspect... ", etc.), cette opinion « classique » est loin d'avoir été confirmée. Elle repose tout entière sur la disproportion des deux castes, et sur le fait que les ouvrières sont en effet capables de s'accrocher aux femelles lorsqu'on les prélève dans la termitière où est installé leur nid. Elles peuvent s'accrocher aussi aux poils des tarsi des mâles (même quand ceux-ci sortent normalement du nid, puisqu'on les trouve ainsi sur des mâles pris aux lumières) (1). Mais BEQUAERT a décrit dès 1913 (p. 428) le vol nuptial d'un *Carebara*, sans rien mentionner de tel. Et récemment LOWE (1948) a montré — au moins pour un *Carebara* de Malaisie — que la femelle fonde sa société toute seule ; encore que l'étude détaillée du nourrissage reste à faire, cette fondatrice semble tout à fait capable de nourrir ses larves, malgré l'extraordinaire différence de taille.

Les cas de fondation dépendante ne sont pas rares (et combien intéressants !) chez les Fourmis. Et peut-être les diverses espèces de *Carebara* procèdent-elles selon des méthodes différentes. Mais cet exemple montre qu'en cette matière comme en tant d'autres une description éthologique fondée sur des faits morphologiques, voire sur une brève observation au cours d'une capture, risque fort de se trouver infirmée à plus ou moins bref délai.

c. Une dernière remarque à propos de la fondation des sociétés. On sait — et j'ai constaté à maintes reprises — que, chez les Fourmis supérieures, des œufs et des larves sont consommés par la reine fondatrice, et donnés par elle aux larves : cela de manière fréquente et sans doute régulière. Il en est de même chez les *Poneridæ*, même chez des formes aussi inférieures que les *Amblyopone* ; mais ce comportement fait défaut chez

(1) Rapportant cette observation, WHEELER (1922, p. 172) se demandait si les ouvrières peuvent passer sur les pattes des femelles durant l'accouplement...

des Ponérides à bien des égards encore plus archaïques, les *Myrmecia* (C. P. et E. F. HASKINS, 1951, p. 442).

4° Au contraire de la fondatrice, *la reine d'une société âgée, au moins chez les Fourmis supérieures*, n'a jamais, à l'égard du couvain, le même comportement que les ouvrières.

a. Chez la plupart des *Fourmis supérieures*, elle ne va jamais à la nourriture, même si celle-ci est toute proche (sauf dans une société en voie de dépérissement très avancé). En outre, elle ne distribue aucune nourriture solide aux larves ; elle ne semble leur donner que peu ou pas d'aliments liquides régurgités ; elle ne participe pas à l'entassement de matériaux sur les larves qui vont filer leur cocon.

Chez les espèces à reine peu volumineuse (*Leptothorax*, *Myrmica*, etc.), celle-ci entretient cependant encore des rapports avec le couvain. Elle le tâte souvent avec ses antennes, et le lèche parfois. Il arrive que les reines se saisissent de larves ou d'œufs, lorsque la société est dérangée. J'ai décrit plus haut (p. 38) le comportement curieux de la reine de *Leptothorax recedens* à l'égard de ses œufs.

Chez les Fourmis à polymorphisme très accentué (*Solenopsis*), la reine ne semble plus avoir, dans la société âgée, aucun rapport avec le couvain. Je ne l'ai jusqu'ici jamais vu nourrir ni lécher les larves, ni même les tâter des antennes. Il en va de même pour les nymphes et les œufs. Ce sont les ouvrières qui saisissent ces derniers au moment de la ponte (cf. p. 36). Cependant la reine de *Solenopsis* est presque toujours couchée dans un creux marqué au milieu d'un amas de larves, ou sur le fond même du nid si cette « cuvette » creusée dans le couvain est très profonde (cf. p. 42) : il est donc fort possible que quelques-unes des larves recueillent certaines de ses exsudations ; celles-ci sont assurément de nature particulière, si l'on en juge par l'activité avec laquelle les ouvrières, lorsque la reine se déplace, lèchent l'emplacement qu'elle vient de quitter (quand cette sorte de cratère s'enfonce jusqu'au substrat).

b. A la différence des Fourmis supérieures, chez les Ponérides les femelles (qui d'ailleurs ont le plus souvent une taille analogue à celle des ouvrières) conservent, dans la société âgée, une bonne part de leur activité, au moins à l'égard du couvain. Chez les *Myrmeciini* et les *Amblyoponini*, tribus les plus archaïques, les femelles continuent à jouer le rôle de « fourrageuses » en même temps que les ouvrières ; celles-ci semblent d'ailleurs incapables de leur régurgiter de la nourriture. Ces reines peuvent exercer longtemps une telle activité, voire même, en certains cas, durant toute la vie de la société (1).

(1) Cf. WHEELER, 1933 ; HASKINS et ENZMANN, 1948 ; HASKINS, 1941, p. 214 ; C. P. et E. F. HASKINS, 1950 a, p. 483 ; 1951, p. 439.

\* \* \*

### VIII. — L'ÉVOLUTION DES RAPPORTS ENTRE LES JEUNES ET LES ADULTES CHEZ LES FOURMIS

Toutes les fois que cela m'a été possible, j'ai indiqué dans les pages précédentes les différences qui apparaissent dans les relations entre couvain et adultes, lorsqu'on compare les diverses familles de Fourmis, — ou au moins les espèces que j'ai pu étudier ou que j'ai mentionnées ici. Si incomplet que soit cet exposé, il permet déjà de rechercher *dans quelle mesure on peut suivre, à travers les divers groupes de Fourmis, l'évolution de tel ou tel comportement interindividuel.*

1° L'ensemble des faits exposés dans les paragraphes précédents montre que, lorsqu'on passe des tribus les plus primitives aux plus évoluées, *les relations entre les adultes et le couvain apparaissent de plus en plus étroites ; l'on voit se développer de plus en plus la dépendance des individus jeunes par rapport aux individus âgés.* Cette conclusion s'impose avec une netteté particulière si l'on examine, en l'état actuel de nos connaissances, les faits éthologiques suivants :

— *groupement et léchage des œufs par les adultes* : absents chez les *Myrmeciini*, présents chez toutes les autres Fourmis ;

— *degré de mobilité et d'indépendance des larves* : relativement développées chez les Ponérides archaïques (*Myrmeciini* et *Amblyoponini*), beaucoup plus réduites chez les autres Fourmis, Ponérides supérieures comprises ;

— *importance relative des aliments bruts et des aliments régurgités dans le régime des larves* : alimentation sans doute entièrement solide chez les Ponérides inférieures ; régime mixte mais surtout solide, même pour les très jeunes larves, chez les Ponérides supérieures (ou au moins chez certaines *Ponerini*) ; chez la plupart des Camponotides et des Myrmicides, régime liquide pour les larves jeunes, et mixte pour les larves âgées (à partir du troisième stade ?) : mais à des degrés divers, qui restent à préciser ; enfin *peut-être* alimentation larvaire exclusivement à base de liquides dégorés, chez les Dolichodérides ;

— *importance des échanges stomodéaux entre larves et ouvrières* : absents (semble-t-il) chez les Ponérides archaïques (1) ; peu développés mais présents chez une Ponéride supérieure au moins (*P. eduardi*), et sans doute chez d'autres Ponérides ; très développés chez les Fourmis supérieures ;

— *mode d'enlèvement et de consommation des excréta liquides des larves* : rejet spontané chez *Ponera eduardi*, provoqué ou spontané chez les *Myrmicidæ* ; dépôt des excréta larvaires sur le sol chez *P. eduardi*, consommation très fréquente par les ouvrières chez les *Myrmicidæ* ;

— *réalisation de la mue imaginale et de la sortie du cocon* : active et indépendante des ouvrières chez les *Amblyoponini*, l'éclosion est active mais

(1) Voir cependant note 1, p. 13.

normalement dépendante chez les *Myrmeciini* ; chez *Ponera eduardi*, elle est encore active, mais semble dépendre obligatoirement des ouvrières ; chez les *Camponotidæ*, elle est toujours dépendante, mais de plus tout à fait passive, puisque c'est, semble-t-il, la nymphe que les ouvrières font sortir du cocon (1).

*Notons que ce développement constant de la dépendance de l'individu à l'égard de la société s'observe non seulement dans les relations du couvain avec les ouvrières, mais aussi dans les rapports entre adultes : échanges de nourriture, comportement prétrophallactique, transports réciproques entre adultes se montrent de plus en plus complexes, de plus en plus étroitement ajustés, et conditionnent de plus en plus strictement la dépendance réciproque, lorsqu'on va des Ponérides archaïques, en passant par les Ponérides supérieures, jusqu'aux familles de Fourmis les plus évoluées.*

Cette notion importante a été mise en évidence par l'ensemble des travaux des anciens myrmécologues, en particulier par l'œuvre de WHEELER ; elle a été récemment consolidée et développée grâce aux travaux de SCHNEIRLA (1950, etc.), et aux recherches de HASKINS et ses collaborateurs (1938, 1950 a, 1951, etc.) sur les Ponérides les plus archaïques. Cette notion évolutive se trouve encore confirmée et complétée par mes observations sur les échanges stomodéaux entre adultes chez *Ponera eduardi* (LE MASNE, 1952), et par les faits mentionnés dans le présent mémoire quant à la biologie comparée du couvain chez cette espèce et chez d'autres Fourmis plus évoluées.

\* \* \*

2° De l'ensemble des faits rapportés dans cet exposé, et en particulier de ceux que j'ai rappelés au paragraphe précédent, on peut dégager une conclusion complémentaire, qui présente quelque importance quant à l'évolution éthologique des *Formicoidea*.

*L'opposition entre l'ensemble des Ponérides, ou au moins les tribus supérieures de cette famille, et le reste des Fourmis, est moins grande que ne l'ont*

(1) Si l'étude de ces faits (et de bien d'autres aspects du comportement des Fourmis) indique une évolution éthologique évidente à l'intérieur du groupe, il faut cependant noter que, sur quelques points, les relations entre couvain et adultes conservent une forme presque constante, voire monotone, dans les divers phylums de *Formicoidea*, et chez presque toutes les espèces étudiées. Il en est ainsi pour :

- le léchage des larves par les adultes ;
- la mue nymphale (et les mues larvaires, peut-être) ;
- la confection du cocon et l'entassement préalable de matériaux sur la larve âgée ;
- dans une certaine mesure, le transport et la répartition du couvain dans le nid.

La mue nymphale se passe en grande partie sans l'aide des ouvrières, et presque sous la même forme que chez les Hyménoptères solitaires. Mais le léchage des larves, la confection du cocon, le transport du couvain font intervenir des relations assez complexes avec les adultes. S'agissant de faits sociaux, on s'attendrait à les voir évoluer à l'intérieur de l'ensemble des *Formicoidea*. Sans que cette monotonie puisse aucunement être considérée comme un argument décisif en faveur d'une telle hypothèse, on peut se demander si l'origine et l'évolution de ces actes ne remontent pas plus loin que les plus archaïques des Fourmis actuelles, autrement dit s'ils ne revêtaient pas déjà à peu près la même forme chez les lointains et hypothétiques ancêtres solitaires des Fourmis : hypothèse difficilement vérifiable, certes...

*cru les anciens auteurs, et qu'on ne l'indique encore couramment.* En ce qui concerne le régime larvaire, j'ai insisté au début de cet exposé sur l'importance des aliments bruts (fragments d'Insectes, etc.) dans le régime des larves de Camponotides et de Myrmicides (p. 3 sq.) ; j'ai montré, d'autre part, que les larves de la plus grande partie des Ponérides dépendent aussi étroitement des adultes que celles de la plupart des Fourmis supérieures (p. 16 sq.) ; enfin, j'ai indiqué que les larves de certaines Ponérides supérieures pratiquent des échanges stomodéaux avec les ouvrières, comme chez les Fourmis des autres familles (p. 12 sq.). Il existe bien d'autres faits qui tendent à rétrécir le fossé habituellement placé, dans les exposés sur l'éthologie des Fourmis, entre les Ponérides et les autres Fourmis.

En réalité, *le hiatus le plus important, quant à l'éthologie, ne se situe pas entre les Ponérides et les Fourmis supérieures, mais bien entre les Ponérides les plus archaïques (Myrmeciini et Amblyoponini) et toutes les autres Fourmis, y compris les Ponérides supérieures (ou au moins les Ponerini) (1).*

Pour que cette notion soit soumise au contrôle et précisée, il faut souhaiter que se multiplient les observations éthologiques sur des Ponérides appartenant à des tribus relativement évoluées : *Ectatommini, Odontomachini, Ponerini, Leptogenyini*, etc. Enfin, puisque, selon toute évidence (cf. FOREL, 1910 ; WHEELER, 1920, 1926 a, p. 125 sq. ; F. BERNARD, 1951, p. 1041 ; etc...), les *Poneridæ* sont à l'origine de toutes les autres familles de Fourmis, ou au moins se placent fort près de la souche originelle de chacune d'elles, — il est souhaitable de connaître en détail *le comportement social des espèces les plus archaïques de chacune des familles supérieures.* Dans chaque famille, un certain nombre de formes sont vraiment très proches des Ponérides (2) ; il serait du plus haut intérêt de savoir dans quelle mesure leur éthologie, et en particulier les relations entre individus et le comportement social conservent, comme c'est le cas pour leur morphologie et leur anatomie, des traits qui rappellent les Ponérides.

Il importe, en terminant, d'insister sur *le rôle capital que peut jouer, dans l'éthologie comparée d'un groupe tel que les Fourmis, l'étude de chaque détail du comportement, en particulier l'examen de la forme que revêtent les moindres relations entre individus, dans les espèces ou les familles diverses.* Il s'agit, en somme, de s'attacher à l'étude de ce que C. P. et E. F. HASKINS (1950 a, p. 467) nomment assez heureusement *la « structure fine » de l'organisation sociale et du comportement des Fourmis.*

(1) Les observations encore inédites de HASKINS et WHELDEN (cf. ici note 1, p. 13) montrent que le comportement inter-individuel de *certaines espèces* de *Myrmecia* est moins archaïque qu'on ne le pensait jusqu'ici.

(2) Par exemple, le genre *Aneuretus*, Dolichodéride encore pourvue d'un aiguillon, s'apparente de si près aux Ponérides qu'on l'a d'abord classé parmi elles. Il faut remarquer, malheureusement, que ces formes-souches (ou proches de la souche) sont souvent des espèces tropicales mal connues et rarement rencontrées ; leur étude éthologique n'est pas près, dans la plupart des cas, d'être entreprise.

## IX. — L'IMPORTANCE DES RELATIONS ENTRE LE COUVAIN ET LES ADULTES DANS LA VIE DE LA FOURMILIÈRE, ET LA NOTION DE TROPHALLAXIE

Dans les pages qui précèdent, je me suis attaché presque exclusivement à l'étude descriptive des *soins donnés au couvain* par les adultes et surtout par les ouvrières. Le résultat principal des relations entre adultes et couvain est bien évidemment l'entretien de ce dernier, puisqu'au total il est sous la dépendance complète des adultes.

1° Mais il est un autre aspect de ces relations, à vrai dire très important, que j'ai volontairement laissé de côté (1) : je veux dire l'*action du couvain sur l'activité des adultes*, et l'influence parfois capitale et déterminante qu'exercent les relations couvain-adultes sur tout le comportement de la société, en particulier sur la récolte de la nourriture.

Les travaux de SCHNEIRLA (1934, 1938, 1944, 1945, etc.) sur la biologie des *Eciton*, ceux de C. P. et E. F. HASKINS (1950 *a* et *b*, 1951, etc.), sur les *Myrmecia* et d'autres Ponérides archaïques, ont particulièrement mis en relief ces phénomènes : l'activité générale d'une société de *Myrmecia* ou d'*Eciton* (de façon beaucoup plus spectaculaire chez ces dernières) est commandée par l'état du couvain et par son activité.

Même si leurs conséquences apparaissent plus modestes que chez les Dorylides, des faits analogues se retrouvent à coup sûr, sous une forme plus ou moins accentuée, chez toutes les Fourmis (et sans doute chez les autres Insectes sociaux). On sait parfaitement qu'un fragment de société de Fourmis ne se maintient longtemps que s'il est suffisamment équilibré, et pourvu, en tout cas, de couvain et surtout de larves : faute de cet équilibre, *faute de larves surtout, le groupe ne maintient pas son activité normale* et, à vrai dire, ne survit que difficilement.

L'étude de cet aspect fondamental de la vie sociale est bien loin d'être achevée.

2° Dans un groupe de Fourmis privé de larves, on observe aussi, bien souvent (2), une *dispersion partielle* des individus, qui se répartissent dans le nid expérimental en petits groupes, d'importance et de position variables selon les moments. Cette observation fort simple marque un autre fait très important, que j'ai négligé aussi à dessein dans cet exposé : *le rôle des relations couvain-adultes dans l'établissement et le maintien de la cohésion sociale*.

Ce rôle a été indiqué d'abord par ROUBAUD (1916), puis par WHEELER (1918, etc.) : pour ces auteurs, l'attraction qu'exercent sur les Guêpes sociales ou sur les Fourmis la salive et les autres sécrétions des larves serait l'une des bases, et sans doute la principale, du lien entre couvain et

(1) Sauf en quelques cas particuliers (cf., par exemple, p. 43).

(2) Surtout chez les Fourmis supérieures ; moins, peut-être, chez les Ponérides.

adultes ; elle conditionnerait, conjointement avec les échanges alimentaires entre adultes, la cohésion de toute la société.

L'importance de ce phénomène a été soulignée bien souvent (WHEELER, 1918, 1923, 1926 a, 1928, etc. ; SCHNEIRLA, 1950, etc.) et je l'ai moi-même rappelée (1951). Il est fort probable, cependant, qu'en fait le mécanisme qui unit couvain et adultes et assure la cohésion sociale revêt un aspect moins schématique, une complexité beaucoup plus grande. Certains résultats récents de M. V. et A. D. BRIAN (1952) sur les relations entre larves et adultes chez *Vespula sylvestris* tendraient à l'indiquer.

3° Enfin j'ai négligé ici d'examiner un autre aspect, à vrai dire en grande partie théorique, des relations entre les Fourmis et leur couvain : je veux dire l'évolution de la notion de trophallaxie (WHEELER, 1918), et son extension de plus en plus large, depuis les simples échanges de nourriture ou de sécrétions entre individus, jusqu'à l'échange de stimulations de toute sorte, conditionnant l'activité de chacun des membres du groupe (cf. WHEELER, 1918, 1923, 1926 a, 1928 ; SCHNEIRLA, 1944, 1950). Le terme de trophallaxie finit par recouvrir non seulement les échanges entre individus (quels que soient ces échanges), mais, de plus, l'un et l'autre des deux faits mentionnés ci-dessus : action des relations couvain-adultes sur la cohésion sociale, action sur l'activité de la société. *Par cette extension, toute la vie de la société finit par se trouver englobée dans le concept de trophallaxie* (cf. LE MASNE, 1951, p. 1115, 1117 ; M. V. et A. D. BRIAN, 1952, p. 17-19). Il ne serait pas inutile, je crois, de discuter des avantages de la notion de trophallaxie, — qui s'est à coup sûr montrée féconde, — et des inconvénients que peut présenter une extension aussi tentaculaire de ce concept. Mais je remets à plus tard cette discussion, qui m'entraînerait hors des limites de cet exposé.

---

## BIBLIOGRAPHIE

---

- 1915-1926. ARNOLD (G.). — A monograph of the *Formicidæ* of South Africa (*Ann. South Afric. Mus.*, vol. **14**, 5 fasc., 1915-1922, p. 1-766; vol. **23**, 1926, p. 191-295).
1922. BAILEY (I. W.). — Ants of the Belgian Congo, IV : The anatomy of certain Plants from the Belgian Congo, with special reference to Myrmecophytism (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. **45**, p. 585-621).
1919. BEEBE (W.). — The home town of the Army Ant (*Atlantic Monthly*, vol. **124**, p. 455-464).
1913. BEQUAERT (J.). — Notes biologiques sur quelques Fourmis et Termites du Congo belge (*Rev. Zool. Afr.*, vol. **2**, p. 396-431).
1951. BERNARD (F.). — Superfamille des *Formicoidea* (*Traité de Zoologie*, sous la direction de P.-P. GRASSÉ, Paris, Masson, vol. **10**, fasc. 2, p. 997-1104).
1943. BHATTACHARYA (G. C.). — Reproduction and caste determination in aggressive red Ants, *Ecophylla smaragdina* Fabr. (*Trans. Bose Res. Inst.*, vol. **15**, p. 137-156).
1947. BOVEN (J. VAN). — Nieuwe vindplaatsen van merkwaardige mierensoorten, 5 (*Natuurh. Maandbl.*, Maastricht, vol. **36**, p. 5-9).
1952. BRIAN (M. V.) et BRIAN (A. D.). — The Wasp, *Vespula sylvestris* Scopoli : feeding, foraging, and colony development (*Trans. R. ent. Soc. Lond.*, vol. **103**, p. 1-26).
1929. CAULLERY (M.). — *Les papiers laissés par DE RÉAUMUR et le tome VII des Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes* (Paris, Lechevalier, 63 pages).
- 1925-1927. CLARK (J.). — The Ants of Victoria (*Vict. Nat.*, Melbourne, vol. **42**, p. 58-59, p. 135-144; vol. **44**, p. 33-39). — 1938. Insects of Victoria, Part I (Ants) (*Victorian Year Book*, 1937-1938, p. 7-11).
- 1904 a. COOK (O. F.). — Report on the habits of the Kelep, or Guatemalan Cotton-Boll-Weevil Ant (*U. S. Dep. Agric., Bur. Ent., Bull.* n° 49, 15 pages). — 1904 b. An enemy of the Cotton-Boll-Weevil (*Science*, vol. **19**, p. 862-864). — 1904 c. Pupation of Kelep Ant. (*Ibid.*, vol. **20**, p. 310-312). — 1904 d. Professor W. M. WHEELER on the Kelep (*Ibid.*, vol. **20**, p. 611-612). — 1905 a. Progress in the study of the Kelep (*Ibid.*, vol. **21**, p. 552-554). — 1905 b. The social organization and breeding habits of the cotton-protecting Kelep of Guatemala (*U. S. Dep. Agric., Bur. Ent., Techn. Ser.*, n° 10, 51 pages). — 1906. Please excuse the Kelep (*Science*, vol. **23**, p. 187-189).
1926. EIDMANN (E.). — Die Ameisenfauna der Balearen (*Z. Morph. Ökol. Tiere*, vol. **6**, p. 694-742).
1899. EMERY (C.). — Intorno alle larve di alcune Formiche (*Mem. R. Accad. Sc. Ist. Bologna*, 5<sup>e</sup> série, vol. **8**, p. 3-10). — 1912 a. Alcune esperienze sulle Formiche granivore (*Rend. R. Accad. Sc. Ist. Bologna*, vol. **3**, p. 109-117). — 1912 b. Études sur les *Myrmecinae* (*Ann. Soc. Ent. Belg.*, vol. **56**, p. 94-105). — 1915. *La Vita delle Formiche* (Turin, Fr. Bocca, 251 pages). — 1916. La fondazione della società di *Myrmica*. Considerazioni sull'alimentazione delle Formiche (*Rend. R. Accad. Sc. Ist. Bologna*, vol. **7**, p. 45-50).
1906. ESCHERICH (K.). — *Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise* (Brunswick, Vieweg, 232 pages).
1901. FIELDE (A. M.). — A study of an Ant (*Proc. Ac. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. **53**, p. 425-449).

1860. FLOURENS (P.). — De quelques fragments inédits de l'*Histoire des Insectes* de RÉAUMUR (*Journ. Savants*, 1860, p. 137-149, 265-277).
1874. FOREL (A.). — *Les Fourmis de la Suisse* (La Chaux-de-Fonds). — 1920. *Ibid.*, 2<sup>e</sup> édition, revue et corrigée (La Chaux-de-Fonds, Le Flambeau, 333 pages). —
1899. Excursion myrmécologique dans l'Amérique du Nord (*Ann. Soc. Ent. Belg.*, vol. 43, p. 437-447). — 1910. Aperçu sur la distribution géographique et la phylogénèse des Fourmis (*C. R. 1<sup>er</sup> Congr. int. Ent.*, p. 81-100). — 1920. Voir 1874. — 1921-1923. *Le monde social des Fourmis* (Genève, Kundig, 5 vol.).
1928. GËTSCH (W.). — Beiträge zur Biologie körnersammelnder Ameisen (I. Teil) (*Z. Morph. Ökol. Tiere*, vol. 10, p. 353-419).
1930. GÖSSWALD (K.). — Die Biologie einer neuen *Epimyrma*-Art aus dem mittleren Maingebiet (*Z. wiss. Zool.*, vol. 136, p. 464-484). — 1933. Weitere Untersuchungen über die Biologie von *Epimyrma gösswaldi* Men., und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen (*Z. wiss. Zool.*, vol. 144, p. 262-288).
1947. GOULD (W.). — *An account of English Ants* (Londres, A. Millar).
1950. GRASSÉ (P. P.) et NOIROT (Ch.). — La Sociotomie : migration et fragmentation de la termitière chez les *Anoplotermes* et les *Trinervitermes* (*Behaviour*, vol. 3, p. 146-166).
1928. HASKINS (C. P.). — Notes on the behavior and habits of *Stigmatomma pallipes* Haldemann (*Journ. N. Y. Ent. Soc.*, vol. 26, p. 179-184). — 1930. Preliminary notes on certain phases of the behavior of *Proceratium croceum* Roger (*Ibid.*, vol. 31, p. 121-126). — 1931. Notes on the Biology and social life of *Euponera gilva* var. *hardeni* M. R. Smith (*Ibid.*, vol. 39, p. 507-521). — 1941. Notes on the method of colony foundation of the Ponerine Ant *Bothroponera soror* Emery (*Ibid.*, vol. 49, p. 211-216).
1938. HASKINS (C. P.) et ENZMANN (E. V.). — Studies of certain sociological and physiological features in the Formicidæ (*Ann. N. Y. Acad. Sci.*, vol. 37, p. 97-162).
- 1950 a. HASKINS (C. P.) et HASKINS (E. F.). — Note on the biology and social behavior of the archaic Ponerine Ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia* (*Ann. Ent. Soc. America*, vol. 43, p. 461-491). — 1950 b. Note on the method of colony foundation of the Ponerine Ant *Brachyponera (Euponera) lutea* Mayr (*Psyche*, vol. 57, p. 1-9). — 1951. Note on the method of colony foundation of the Ponerine Ant *Amblyopone australis* Erichson (*Amer. Midland Nat.*, vol. 45, p. 432-455).
1905. HUBER (J.). — Ueber die Koloniegründung bei *Atta sexdens* (*Biol. Centralbl.*, vol. 25, p. 606-619, p. 626-635).
1810. HUBER (P.). — Recherches sur les Mœurs des Fourmis indigènes (Paris et Genève, Paschoud, 328 pages).
1897. JANET (Ch.). — Sur le *Lasius mixtus*, l'*Antennophorus ulhmanni*, etc. (*Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles*, note 13. Limoges, Ducourthieux, 62 pages). — 1904. Observation sur les Fourmis (*Ibid.*, note 24. Limoges, Ducourthieux, 68 pages).
1949. LEDOUX (A.). — Étude du comportement et de la biologie de la Fourmi fileuse (*Ecophylla longinoda* Latr.) (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11<sup>e</sup> série, vol. 12, p. 313-461).
1948. LE MASNE (G.). — Observations sur les mâles ergatoïdes de la Fourmi *Ponera eduardi* Forel (*C. R. Ac. Sci.*, Paris, vol. 226, p. 2009-2011). — 1950 (1952). (Sur la fécondité des ouvrières de Fourmis, etc.) Discussion au *Colloque intern. sur la structure et la physiologie des Soc. anim.*, Paris, mars 1950 (Public. C. N. R. S., 1952, p. 138-140). — 1951. Échanges de nourriture, trophallaxie et transports mutuels chez les Fourmis (*Traité de Zoologie*, sous la direction de P.-P. GRASSÉ, Paris, Masson, vol. 10, fasc. 2, p. 1104-1119). — 1952. Les échanges alimentaires entre adultes chez la Fourmi *Ponera eduardi* Forel (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, vol. 235, p. 1549-1551). — 1953. Observations sur la biologie de la Fourmi *Ponera eduardi* Forel. La descendance des ouvrières fécondées par les mâles ergatoïdes. (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, vol. 236, p. 1096-1098).
1948. LOWE (G. H.). — Some observations on the habits of a Malayan Ant of the genus *Carebara* (*Proc. R. Ent. Soc. London (A)*, vol. 23, p. 51-53).

1743. LYONET (P.). — Lettre à RÉAUMUR. (Publ. à la fin de l'*Histoire des Fourmis* de RÉAUMUR, 1926; éd. 1929, p. 112-116).
1930. MENOZZI (C.). — Formiche della Somalia Italiana meridionale (*Mem. Soc. Ent. Ital.*, vol. 9, p. 76-131).
1911. NEGER (F. W.). — Neue Beobachtungen an körnersammelnden Ameisen (*Biol. Centralbl.*, vol. 30, p. 138-150).
1909. NEWELL (W.). — The life history of the Argentine Ant. (*Journ. Econ. Ent.*, vol. 2, p. 174-192).
1903. PÉREZ (CH.). — Contribution à l'étude des métamorphoses (*Bull. Sc. Fr. Belg.*, vol. 37, p. 195-427). — 1929. Voir RÉAUMUR.
1742. RÉAUMUR (R. A. FERCHAULT DE). — *Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes*, t. VII. *Histoire des Fourmis* (1742 ?) : 1<sup>re</sup> édition, avec introduction, traduction en anglais et notes par W. M. WHEELER, 1926 (Londres, Knoff, 280 pages); 2<sup>e</sup> édition, avec introduction et notes par CH. PÉREZ, 1929 (Paris, Lechevalier, 116 pages).
1916. ROUBAUD (E.). — Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, 10<sup>e</sup> série, vol. 1, p. 1-160).
1933. SCHNEIRLA (T. C.). — Studies on Army Ant in Panama (*Journ. Comp. Psychol.* vol. 15, p. 267-299). — 1934. Raiding and other outstanding phenomena in the behavior of Army Ant (*Proc. Nat. Ac. Sci.*, Washington, vol. 20, p. 316-321). — 1938. A theory of Army Ant behavior based upon the analysis of activity in a representative species (*Journ. Comp. Psychol.*, vol. 25, p. 51-90). — 1944. The reproductive function of the Army-Ant queen as pace-maker of the group behavior pattern (*Journ. N. Y. Ent. Soc.*, vol. 57, p. 153-192). — 1945. The Army-Ant behavior pattern : Nomad-statory relations in the swarmers and the problem of migration (*Biol. Bull.*, vol. 88, p. 166-173). — 1950 (1952). Basic correlations and coordinations in Insect societies, with special reference to Ants. Rapport au *Colloque international sur la structure et la physiologie des sociétés animales*, Paris, mars 1950 (Publications du C. N. R. S., 1952, p. 247-267).
1923. STÄGER (R.). — Resultate meiner Beobachtungen und Versuche an *Aphænogaster testaceo-pilosa* Lucas, *spinosa* Emery, var. *nitida* Emery (*Zeitsch. wiss. Insektenbiol.*, vol. 18, p. 351-356). — 1928. Beiträge zur Biologie von *Messor barbarus* L., *Messor instabilis* var. *bouvieri* Bondroit und *Pheidole pallidula* (*Ibid.*, vol. 23, p. 65-94). — 1929 a. Die samensammelnden Ameisen und das Ernährungsproblem (*Ibid.*, vol. 24, p. 199-213). — 1929 b. Weitere Beiträge zur Biologie mediterraner Ameisen (*Z. Morph. Ökol. Tiere*, vol. 15, p. 423-446).
1892. TANNER (J. E.). — *Æcodoma cephalotes*; second paper (*Trinidad Field Natur. Club.*, vol. 1, p. 123-127).
1951. VALENTINI (S.). — Sur l'adaptation des larves de *Formicoidea* (*Ann. Sc. Nat., Zoologie*, 11<sup>e</sup> série, vol. 13, p. 249-276).
1946. WEBER (N. A.). — Two common Ponerine Ants of possible economic significance, *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) and *E. ruidum* Roger (*Proc. Ent. Soc. Wash.*, vol. 48, p. 1-16).
1943. WHEELER (G. C.). — The larvæ of the Army Ants (*Ann. Ent. Soc. America*, vol. 36, p. 319-332).
- 1900 a. WHEELER (W. M.). — A study of some Texan Ponerine (*Biol. Bull.*, vol. 2, p. 1-31). — 1900 b. The habits of *Ponera* and *Stigmatomma* (*Ibid.*, vol. 2, p. 43-69). — 1902. A new agricultural Ant from Texas, with remarks on the known North American species (*Amer. Midland Nat.*, vol. 36, p. 85-100). — 1904 a. On the pupation of Ants and the feasibility of establishing the Guatemalan Kelep, or Cotton-Weevil Ant in the United States (*Science*, n. s., vol. 20, p. 437-440). — 1904 b. Some further comments on the Guatemalan Boll Weevil Ant (*Ibid.*, vol. 20, p. 766-768). — 1905. Dr O. F. Cook's « Social organization and breeding habits of the cotton-protecting Kelep of Guatemala » (*Ibid.*, vol. 22, p. 706-710). — 1906. The Kelep excused (*Ibid.*, vol. 23, p. 348-350). — 1910. *Ants, their structure, development and behavior* (New-York, Columbia Univ. Press, 663 pages). — 1918. A study of some Ant larvæ, with a consideration of the origin and meaning of the social habits among

Insects (*Proc. Amer. Philos. Soc.*, vol. 57, p. 293-343). — 1920. The subfamilies of Formicidæ, and other taxonomic notes (*Psyche*, vol. 27, p. 46-55). — 1921. Observations on Army Ants in British Guiana (*Proc. Amer. Ac. Arts Sci.*, vol. 56, p. 291-328). — 1922. Ants of the Belgian Congo, II. The Ants collected by the American Museum Congo Expedition (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 45, p. 40-269). — 1923. *Social life among the Insects* (New York, Harcourt Brace, 375 pages). — 1926 a. *Les Sociétés d'Insectes, leur origine, leur évolution* (Paris, Doin, 468 pages). — 1926 b. Voir RÉAUMUR. — 1928. *The Social Insects* (New-York, Harcourt Brace, 378 pages). — 1932. How the primitive Ants of Australia start their colonies (*Science*, vol. 76, p. 532-533). — 1933. *Colony founding among Ants, with an account of some primitive Australian species* (Cambridge (Mass.), Harvard Univ. Press, 179 pages). 1920. WHEELER (W. M.) et BAILEY (I. W.). — The feeding habits of Pseudomyrmine and other Ants (*Trans. Amer. Phil. Soc.*, n. s., vol. 22, p. 235-279).

## INTERVENTION DE M. PAVAN

Lorsqu'on met un nid de *Lasius bicornis affinis* dans un cristalliseur, les ouvrières creusent des galeries et des cavités en contact avec le fond du récipient. En observant au-dessous, on voit des amas de larves dans lesquels il y a toujours des ouvrières immobiles. Si on allume une lampe au-dessous, après quelques instants on peut observer que les ouvrières ensevelies dans les amas de larves se remuent et s'éloignent; et, après quelques instants encore, plusieurs ouvrières arrivent pour sauver les larves. On observe la même chose si on introduit avec une pipette de l'eau ou de l'air séché, ou trop humide, ou trop chaud. Voilà donc un fait qui touche les relations entre les jeunes et les adultes chez les Fourmis. Je ne sais pas si ces « gardiens » sont toujours les mêmes, s'il y a des individus spécialisés pour cette besogne de « gardiens », ou des conditions d'habitat en relation avec le développement larvaire. Je voudrais demander à mon collègue LE MASNE s'il a observé des faits semblables dans ses recherches sur la biologie des Fourmis.

*Réponse.* — J'ai cité dans mon rapport (VI, p. 43 sq.) des faits analogues à ceux qu'indique M. PAVAN. L'observation de M. PAVAN présente un intérêt multiple :

1° Elle montre le rôle des facteurs du milieu (lumière, température, humidité, agitation de l'air) dans le transport du couvain et sa répartition à l'intérieur du nid.

2° Elle pose, dans des conditions accessibles à l'expérimentation, la question d'éventuels « dispositifs d'alerte » dans la fourmière. Les mêmes ouvrières reviennent-elles enlever les larves ? Ont-elles « communiqué » quoi que ce soit aux autres ouvrières ?...

3° Il conviendrait de rechercher, d'autre part, si les ouvrières qui se trouvent au sein des amas de larves sont quelconques, ou bien constituent une catégorie particulière d'individus. En plusieurs cas, il semble que les ouvrières immatures restent longuement sur les œufs. S'agit-il, dans le cas présent, d'ouvrières immatures ?

Ces diverses questions, je le répète, peuvent être étudiées expérimentalement, grâce à la méthode que vient de nous indiquer M. PAVAN.

## INTERVENTION DE M. MATHIS.

Les observations de M. LE MASNE peuvent s'appliquer aux Abeilles : léchage des œufs, soins aux jeunes.

*Réponse.* — Chacun sait qu'on retrouve des faits analogues dans les quatre grands groupes d'Insectes formant des sociétés supérieures : Termites, Guêpes, Fourmis, Abeilles. L'intéressant est de préciser ces faits dans le détail, pour établir des comparaisons ou montrer des différences.

## INTERVENTION DE M. GRASSÉ.

Connait-on la structure des pseudopodes des larves ?

*Réponse.* — On n'a, à ma connaissance, jamais étudié la structure histologique des « pseudopodes » dorsaux des larves de *Ponera*. Cette étude mériterait d'être entreprise.

On connaît mieux la structure des appendices exsudatoires des larves de *Pachysima* (WHEELER, 1923) ou de *Crematogaster rivaï* (MENOZZI, 1930) : à la base se trouvent des cellules adipeuses ; au sommet, des produits de sécrétion accumulés sous un tégument mince ; celui-ci ne présente, semble-t-il, aucun orifice ; il doit laisser exsuder effectivement les substances que lèchent les ouvrières (Cf. BERNARD, 1951). Mais sans doute serait-il utile de reprendre l'étude de ces formations et de leur fonctionnement (Cf. p. 25).

## INTERVENTION DE M. STUMPER

Je me permets de formuler le vœu que M. LE MASNE étende ses intéressantes recherches au léchage réciproque des adultes.

*Réponse.* — Cette question n'entraîne pas dans le cadre de ma communication, mais je l'étudie également. Pour autant qu'il soit possible de l'indiquer de manière aussi brève, je dirai seulement que les léchages entre adultes, en bien des cas, paraissent offrir un intérêt moins considérable que les soins donnés au couvain, ou bien l'échange de nourriture entre adultes.

Parfois ils ne semblent être que l'extension de l'activité de toilette individuelle. Mais leur étude est bien loin d'être négligeable. J'y reviendrai ultérieurement.