

LES COMMUNICATIONS ANTENNAIRES DURANT LA TROPHALLAXIE  
ENTRE OUVRIERES DU GENRE MYRMICA

A. Lenoir, Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences,  
Tours 37200, France

Les animaux vivant en société présentent tous, à des degrés divers, des formes d'intercommunications. On sait que les Fourmis utilisent fréquemment des battements antennaires pour se reconnaître, donner l'alarme, recruter des congénères afin d'aller exploiter une source de nourriture, ou bien pour procéder aux échanges alimentaires.

La plupart des anciens auteurs, tels Huber (1), Lubbock (2) et Forel (3) n'hésitaient pas à parler du "langage antennaire" des Fourmis. D'autres comme Wasmann (4) pensaient que ce "langage" ne serait en réalité que la transmission d'un état d'excitation associé à la perception d'odeurs portées par l'autre Fourmi. A l'heure actuelle on admet généralement qu'une certaine quantité d'informations doit être transmise au moyen de battement des antennes (5). L'étude détaillée des mouvements antennaires a été réalisée chez les Guêpes et les Abeilles où des signaux réciproques sont nécessaires (6), (7), (8).

Nous présentons les premiers résultats d'un travail réalisé par analyse de films (\*) sur deux espèces: Myrmica ruginodis et Myrmica laevinodis. Des petits groupes de 30 à 100 ouvrières, affamées depuis une semaine environ, sont placés dans une boîte de pétri recouverte d'une plaque de verre ou sur un fragment de plâtre entouré d'eau. Dans tous les cas les animaux reposent sur un papier vert ou gris afin d'obtenir un bon contraste. Du miel fourni à volonté permet d'observer de nombreux échanges trophallactiques qui sont filmés à 64, 80 ou 150 images par seconde. L'analyse image par image de quatre séquences d'une durée de 10 à 30 secondes chacune, a permis de dégager dès maintenant les traits généraux des communications antennaires durant la trophallaxie stomodéale chez les Fourmis du genre Myrmica. Seuls les mouvements qui se déroulent pendant la trophallaxie sont décrits; un travail en cours permettra de préciser ultérieurement le rôle des contacts qui précèdent l'échange (solicitation) ou accompagnent sa rupture.

A l'observation il est facile de reconnaître la Fourmi donneuse de la receveuse (fig. 1). La première a en général l'abdomen gonflé par le miel emmagasiné dans son jabot; elle le régurgite en laissant sourdre une gouttelette entre ses mandibules ouvertes. Ses antennes sont relativement immobiles, le plus souvent écartées, le scape dirigé vers l'arrière et le fouet parallèle à l'axe du corps. La receveuse au contraire palpe en permanence la donneuse à l'aide de ses antennes. Pour cela elle prend appui sur la tête de sa partenaire avec ses pattes antérieures, tandis qu'elle se dresse sur ses pattes moyennes postérieures. Le plus souvent sa tête est inclinée à 90° par rapport à celle de la donneuse. Cette posture, particulièrement stable, adoptée par les deux Fourmis, permet de savoir s'il y a véritablement un échange. Dans le cas où il s'agit d'un simple léchage,

la tête de la "receveuse" se déplace continuellement à la recherche des traces de miel qui peuvent encore se trouver entre les mandibules que la Fourmi léchée ouvre au maximum. Un échange trophallactique peut d'ailleurs se terminer en léchage de la Fourmi donneuse par la receveuse.

#### Rôle des tarsi

Wallis (9) a noté en plus des mouvements antennaires l'utilisation simultanée des pattes antérieures pendant la trophallaxie chez Formica, c'est également ce que nous avons constaté chez Myrmica mais avec des modalités différentes.

La Fourmi affamée sollicite une ouvrière gavée à l'aide de ses antennes et de ses pattes antérieures, puis se place de telle façon que ses mandibules et celles de la donneuse soient étroitement imbriquées. Les pattes n'interviendront ensuite que dans des circonstances bien précises, par exemple pour changer de position, ou exceptionnellement pour répondre à une stimulation de la donneuse. La fin de l'échange est précédée de palpations des tarsi qui servent ensuite de point d'appui pour le retrait de la receveuse. L'observation des films semble corroborer les résultats d'expériences précédemment publiés (10) dans lesquels était mis en doute le caractère indispensable des pattes antérieures dans la dynamique de l'échange trophallactique. On a même réussi à filmer un échange où les pattes antérieures de la receveuse pendent dans le vide.

#### Caractéristiques générales des mouvements antennaires

Les mouvements d'antennes ont des points d'impact très différents dus à la position respective des deux Fourmis.

- L'antenne dite supérieure arrive sur le dessus de la tête de la partenaire et en particulier entre la base de ses antennes. C'est toujours l'antenne supérieure qui recherche le contact des antennes de l'autre Fourmi. Dans le cas de la figure 1 l'antenne supérieure est l'antenne droite pour la receveuse et la gauche pour la donneuse.

- L'antenne dite inférieure vient se rabattre sur le côté et le dessous de la tête, elle peut aussi toucher les pattes antérieures. Ces définitions sont valables pour les deux Fourmis, bien que la donneuse utilise de façon préférentielle son antenne supérieure.

On parle d'antenne active chaque fois qu'une des antennes entre en contact avec une zone quelconque du corps de la partenaire.

La receveuse exerce une palpation générale avec ses antennes qui balayent la tête de la donneuse, parfois le thorax, d'un mouvement régulier et rapide. Le passage de l'extrémité de l'antenne supérieure de la receveuse sur l'espace inter-antennaire de la donneuse s'effectue à une vitesse de l'ordre de 2 à 4 millimètres par seconde (11). Cette palpation est permanente, elle est plus ou moins rapide mais elle ne cesse jamais complètement. Lorsqu'une Fourmi vient à passer à proximité des animaux en cours de trophallaxie, les mouvements de la donneuse peuvent diminuer notablement et même marquer un arrêt suivi ensuite d'une reprise progressive des rapports interindividuels.

La donneuse, de son côté, se caractérise par une activité



intermittente: on la reconnaît par ses antennes écartées. Elle dirige périodiquement son antenne supérieure accompagnée parfois de l'antenne inférieure sur la tête de la receveuse. Alors commencent des mouvements de palpation sur le front, le clypéus, les mandibules, les joues, et parfois sur les pattes antérieures de la receveuse. Cette activité de la donneuse est à l'origine de séquences comportementales qui ont été étudiées plus à fond.

#### Analyse des séquences de contacts interantennaires.

La figure 2 représente les contacts antennaires de chaque Fourmi avec sa partenaire en fonction du temps. La base des interactions antennaires consiste donc en une palpation générale permanente de la receveuse sur la tête de la donneuse, et, réciproquement, une palpation périodique de celle-ci sur la tête de celle-là. Les séquences qui suivent ces contacts antennaires sont de quatre types fondamentaux:

1) La receveuse continue sa palpation sans réagir particulièrement; la donneuse ne prolonge pas le contact et écarte son antenne active.

2) La receveuse réagit en cherchant, avec l'extrémité du fouet de son antenne supérieure, le contact avec l'antenne active de la donneuse (que ce soit l'antenne supérieure ou inférieure) au niveau du scape ou même du fouet. La donneuse retire alors son antenne. C'est ce que l'on peut voir figure 1 où l'antenne active de la receveuse vient s'appuyer sur la base du scape de l'antenne gauche de la donneuse et accompagne son retrait. Les contacts sont souvent caractéristiques, ils durent de quelques centièmes de secondes (mais dans ce cas sont répétés plusieurs fois) à une demi-seconde. Dans certains cas, la réaction de la receveuse est immédiate.

2bis) La donneuse continue sa palpation malgré la réaction de la receveuse et c'est cette dernière qui retire son antenne. On revient alors à la situation No. 1 (la donneuse rompt le contact spontanément) ou, ultérieurement, à une nouvelle réaction de type 2.

La fin de la palpation exercée par la donneuse, et le contact de l'antenne supérieure de la receveuse sur l'antenne active de la donneuse permettent de différencier les séquences de type 2 ou 2 bis. C'est pour cette raison qu'on les a classées sous un seul numéro. Dans le cas no. 2 c'est la donneuse qui rompt le contact la première, et c'est l'inverse pour le cas no. 2 bis.

L'enchaînement des comportements semble difficile à caractériser: quand les mouvements des deux Fourmis sont rapides les types 2 et 2 bis se succèdent plus ou moins régulièrement (2 à 6 par seconde); au contraire, si la donneuse exerce une pression presque constante avec une de ses antennes sur la receveuse, les réponses de celle-ci ne sont généralement pas efficaces (type 2 bis uniquement). Ces phénomènes sont probablement liés à la motivation des individus.

Ces séquences 1 et 2 constituent le schéma général des interactions entre les deux Fourmis. Viennent ensuite se greffer des réactions plus complexes dont l'inventaire n'est peut-être pas définitif.

3) La donneuse recherche le contact de l'antenne active de la receveuse. Elle essaie de la repousser avec son antenne supérieure et parfois y parvient avec succès si le contact se prolonge.

3 bis) Dans cette situation la receveuse peut réagir en venant, comme dans la séquence no. 2, frapper la base du scape de l'antenne interne de la donneuse qui écarte alors son antenne. Les types 3 et 3 bis n'ont été observés que deux fois chacun (pour une centaine de séquences au total).

4) La receveuse peut aussi réagir à une palpation en cherchant par des mouvements d'une patte antérieure le contact avec l'antenne active de la donneuse; celle-ci retire alors son antenne. L'aller et retour complet d'une patte est toujours très rapide (de l'ordre de 1/10 seconde).

4 bis) La réaction de la receveuse n'est pas toujours efficace. La donneuse continue sa palpation et on revient à la situation initiale qui peut se poursuivre par chacune des séquences précédentes.

#### Essai d'interprétation

La receveuse palpe en permanence la tête de la Fourmi qui régurgite. Il semble que ces mouvements antennaires soient liés à une localisation spatiale de la partenaire. Cela s'observe facilement lors d'une sollicitation: l'ouvrière affamée cherche tout d'abord à se placer dans une position correcte en face de la donneuse potentielle. Torossian a observé le même phénomène avec des ouvrières de Dolichoderus qui s'appêtent à nourrir des larves par trophallaxie proctodéale (11).

Heyde (12) pense aussi que la trophallaxie doit s'accompagner de mouvements antennaires qui sont inutiles si la source de nourriture est inanimée. En fait on peut assister aussi à des trophallaxies sans aucun mouvement d'antennes. Cette situation se retrouve lorsqu'une Fourmi gavée régurgite spontanément une grosse goutte de liquide que les congénères n'ont plus qu'à absorber par léchage.

La receveuse, tout en localisant la tête de la donneuse, doit aussi exercer un certain niveau de stimulation pour obtenir une régurgitation, puis la maintenir. Réciproquement, la donneuse contribue à maintenir cette excitation à l'aide de son antenne supérieure; si elle est très motivée elle pourra utiliser aussi l'antenne inférieure.

L'entretien de la trophallaxie exige donc un équilibre entre les stimulations réciproques de la donneuse et de la receveuse; cela se manifeste par des séquences de type 1, 2 et 2 bis.

La rupture de cet équilibre peut être due à l'initiative de l'un ou l'autre des participants:

- de la donneuse lorsqu'elle tend à faire cesser la stimulation exercée par la receveuse (séquence no. 3). Cette situation est probablement liée à la diminution des réserves de la donneuse. Dans certains cas, la receveuse réussira à obtenir un prolongement de la régurgitation en changeant de position ou en intensifiant la palpation (3 bis).

- de la receveuse lorsqu'elle effectue une série de mouvements des pattes antérieures afin de se placer dans une autre position ou de préparer son retrait (4 et 4 bis).



### Conclusion

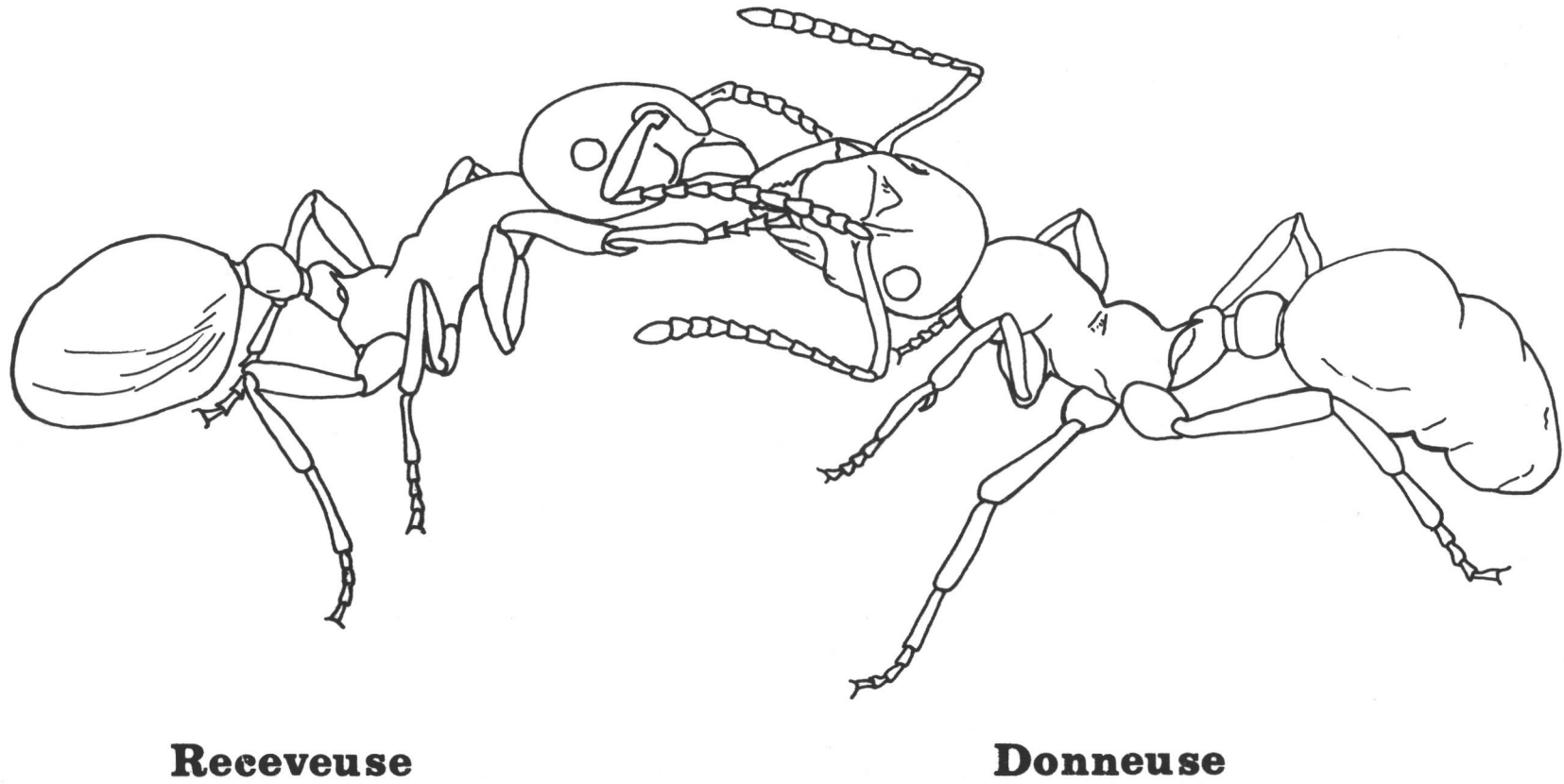
Les palpations incessantes de la tête de la donneuse par les antennes de la receveuse semblent avoir aussi pour but d'entretenir la régurgitation. La fonction possible de ces battements dans le déclenchement de l'échange reste à préciser. De son côté, la donneuse peut éventuellement prendre l'initiative de l'échange ou le prolonger par des palpations très intenses, malgré des tentatives de rupture de la receveuse. A ces mouvements d'excitation mutuelle se superposent des signaux spécifiques tels que la recherche de contact de l'antenne active de l'autre Fourmi, signaux dont le jeu commande en partie la prolongation puis la fin de l'échange.

### Résumé

Chez les Fourmis du genre Myrmica la trophallaxie (comportement de distribution de nourriture par régurgitation de liquide) s'accompagne de palpations antennaires réciproques. La receveuse frappe intensément, avec l'extrémité de ses antennes, la tête de la donneuse. Celle-ci répond le plus souvent par une palpation antennaire lente qui entraîne des réactions spécifiques de la receveuse. La durée de l'échange de nourriture dépend des interactions entre les deux Fourmis.

### Summary

In the Ant genus Myrmica trophallaxis (food-sharing behaviour by exchange of regurgitated liquid) is accompanied with antennal palpation. During this exchange the receiver palpates intensely with his antennae, knocking on the head of the donor. Most frequently, the donor responds with a gentle palpation of his antennae, to which the receiver reacts in a specific pattern. The duration of this exchange depends upon the interactions between the two ants.



**Fig 1-Trophallaxie entre deux ouvrières de Myrmica**



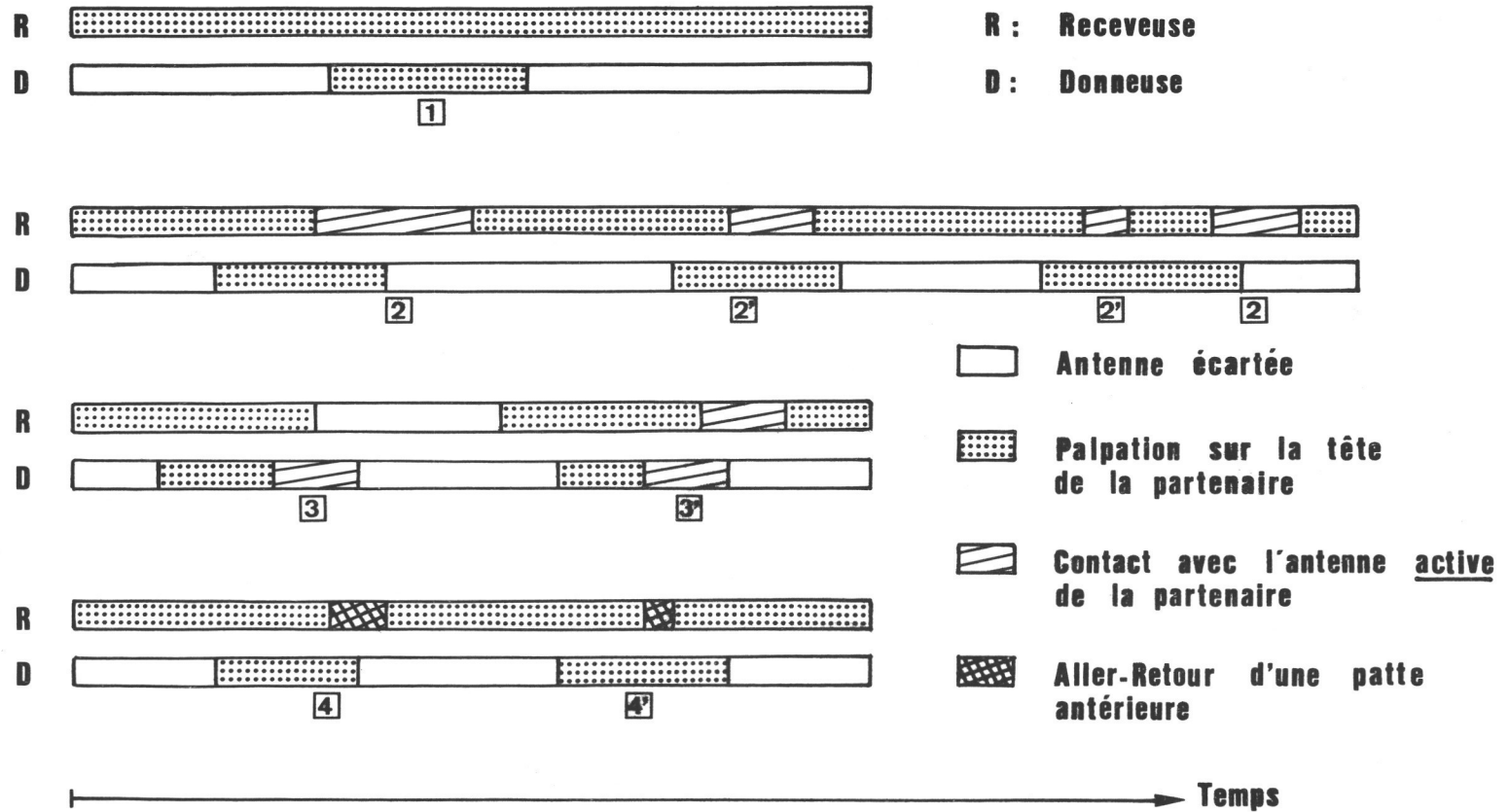


Fig 2 - Séquences de battements antennaires accompagnant la trophallaxie entre deux ouvrières du genre Myrmica

## BIBLIOGRAPHIE

(\*) Les prises de vues ont été réalisées par le Service du Film de Recherche Scientifique au Laboratoire de Psychophysologie de Tours, et au Laboratoire d'Ethologie Expérimentale de Mittainville avec la collaboration de P. Jaisson.

- (1) HUBER, P. (1810). Recherches sur les moeurs des Fourmis indigènes. Paschoud, Paris, XVI. 328p.
- (2) LUBBOCK, J. (1883). Fourmis, Abeilles et Guêpes. Baillière, Paris, 2 vol., XV. 396p.
- (3) FOREL, A. (1921-1923). Le monde social des Fourmis du globe comparé à celui de l'Homme. 5 vol. Kundig, Genève, XXXVII. 948p.
- (4) WASMANN, E. (1899). Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Stuttgart, 26: 1-133
- (5) CHAUVIN, R. (1969). Le Monde des Fourmis. Plon, Paris, 285p.
- (6) MONTAGNER, H. (1966). Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les Guêpes du genre Vespa. Thèses, Fac. Sciences de l'Université de Nancy, Imprimerie Fanlac, Périgueux, 143p.
- (7) MONTAGNER, H. & PAIN, J. (1971). Analyse du comportement trophallactique des jeunes Abeilles (Apis mellifica L.) par l'enregistrement cinématographique. C.r. habd. Séanc. Acad. Sci. Paris, D, 272: 297-300.
- (8) MONTAGNER, H. & PAIN, J. (1971). Etude préliminaire des communications entre ouvrières d'Abeilles au cours de la trophallaxie. Insectes Soc., 18: 177-192.
- (9) WALLIS, D.I. (1961). Food-sharing behaviour of the Ants Formica sanguinea and Formica fusca. Behaviour, 17: 17-47.
- (10) LENOIR, A., (1972). Note sur le comportement de sollicitation chez les ouvrières de Myrmica scabrinodis Nyl. (Hyménoptères Formicidae). C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, D, 274: 705-707.
- (11) Les lames frontales sont séparées en moyenne de 0.5 mm chez Myrmica laevinodis.
- (12) TOROSSIAN, C. (1972). Etude des communications antennaires chez les Formicoidea. Analyse par enregistrement photo-cinématographique du comportement trophallactique des ouvrières de Dolichoderus quadripunctatus lors d'échanges alimentaires pratiqués au bénéfice du couvain. C.r. hebd. Seanc. Acad. Sci. Paris, D, 275: 2759-2761.
- (13) HEYDE, K. (1924). Die Entwicklung der psychischen Fähigkeiten bei Ameisen und ihr Verhalten bei abgeänderten biologischen Bedingungen. Biol. zbl., 44: 623-654.