

EVOLUTION ET RÔLE DES COMMUNICATIONS ANTENNAIRES CHEZ LES INSECTES SOCIAUX

A. LENOIR* et P. JAISSON

*Equipe de Recherche Associée au C.N.R.S. n° 885,
Université Paris XIII, Avenue J.B. Clément, 93430 Villetaneuse, France*

RÉSUMÉ

Les communications antennaires existent dans tous les groupes d'insectes sociaux. Elles sont importantes dans tous les aspects de la vie sociale : reconnaissance, alarme, recrutement des congénères pour l'exploitation d'une source alimentaire ou l'émigration, et trophallaxies. Les communications antennaires sont basées sur des schèmes moteurs simples : des battements antennaires sur les congénères. La bibliographie nous permet de distinguer deux aspects principaux de l'évolution de ces communications :

– Chez les Formicidae, des séquences comportementales hautement stéréotypées, appelées «comportement d'invitation», sont associées durant le phénomène de recrutement à des phéromones de piste. Le comportement d'invitation est efficace à lui seul uniquement chez quelques espèces de Ponerinae. Chez les espèces qui utilisent le recrutement chimique de masse, le comportement d'invitation semble subsister à l'état de relique. Il est possible de trouver différents degrés d'évolution à l'intérieur d'un même genre (*Camponotus* par exemple).

– Durant la trophallaxie, les battements antennaires sont associés à des mouvements des pattes antérieures dans la stimulation mécanique des congénères. La stimulation antennaire est également utilisée pour traire des Aphides ou solliciter des larves ; elle est mimée par des myrmécophiles. Chez les fourmis et les abeilles la stimulation tactile est plus ou moins facultative tandis que chez les guêpes des rituels complets sont associés à une compétition sociale.

* Adresse postale : Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysologie – Faculté des Sciences – Parc de Grandmont – 37200 TOURS, France.

En conclusion, les connaissances actuelles sur l'analyse séquentielle des mouvements antennaires peuvent difficilement être utilisées pour en tirer une information sur le niveau phylogénétique des différentes espèces d'insectes sociaux.

SUMMARY

Evolution and role of the antennal communications in social insects

Antennal communications are present in all groups of social insects. They are very important in several aspects of social life : recognition, alarm, recruitment of nestmates for exploitation of a food source or emigration, food-exchange through trophallaxis. Antennal communications are based on simple motor patterns : antennal beatings on the nestmates. The literature concerning this problem leads us to distinguish two main aspects of evolution :

– In Formicidae, during recruitment phenomena, highly stereotyped behavioral sequences called «invitation behaviour» are associated with trail pheromones. Invitation behaviour is effective alone only in some species of the Ponerinae. In some species which use chemical mass recruitment, invitation behaviour seems to be a relic. We find several degrees of evolution in the same genera (for ex. *Camponotus*).

– During trophallaxis, antennal beatings are associated with movements of the forelegs, for mechanical stimulation of the nestmates. Antennal stimulation is also used for milking aphids or solicitation of larvae, and it is mimed by myrmecophiles. In ants and bees tactile stimulation is more or less optional whereas in wasps complete rituals are associated with social competition.

In conclusion the sequential analysis of antennal movements cannot yet be used to obtain information on the phylogenetic level of the different social insect species.

INTRODUCTION

Un des aspects les plus spectaculaires du comportement des Insectes sociaux est certainement le «langage antennaire» découvert chez les fourmis par Huber en 1810 (p. 176). Pour André (1885, p. 63) «le toucher antennal paraît donc être le mode principal de conversation employé par nos insectes». Un auteur aussi sérieux que Forel écrit : «C'est par ce moyen qu'elles traduisent à leurs compagnes leurs sentiments, leurs découvertes, leurs alarmes, leurs intentions, etc.» (1922, III p. 68). Wasmann (1899) a le premier entrepris une étude systématique et a reconnu 10 situations où un animal oriente un congénère sur un objet ou une activité particulière à l'aide de battements antennaires. Les communications antennaires reposent sur des organes sensoriels répartis

sur les antennes et sur toute la surface du corps. Les récepteurs antennaires sont bien connus (voir par exemple les revues de Slifer, 1961 et Schneider, 1964) et chez les insectes sociaux on reconnaît au moins 4 fonctions sensorielles : chémoréception, mécanoréception, perception de la gravité, hygroréception. Les études électrophysiologiques portant sur l'olfaction sont nombreuses : Boistel, 1953 ; Boistel et col., 1956 ; Kaissling et Renner, 1968, pour l'abeille, Masson et Friggi, 1971 ; Masson et coll., 1974, chez la fourmi. Les recherches portant sur l'effet de stimulations tactiles sont beaucoup plus rares (Masson et coll., 1974 chez la fourmi).

Nous présentons ici une revue du rôle des communications antennaires et les caractéristiques de l'évolution de cette forme de communication au niveau des relations interindividuelles, du comportement d'invitation et des échanges de nourriture.

RELATIONS INTERINDIVIDUELLES

La reconnaissance interindividuelle chez les Insectes Sociaux peut s'effectuer à courte distance, mais s'accompagne souvent d'exploration antennaire réciproque, en face à face, pouvant durer plusieurs secondes. On en trouvera une description chez *Dolichoderus* (Torossian, 1973a). Ce comportement existe aussi chez les insectes sub-sociaux lors de la rencontre des partenaires sexuels, par exemple chez *Labidura* (Vancassel et Caussanel, 1968). Le face à face est parfois accompagné chez de nombreuses espèces de fourmis, de tressautements de l'ensemble du corps, dont la signification est complètement inconnue. Wilson appelle ce comportement «jittering» chez *Zacryptocerus varians* où il s'accompagne souvent de léchages et régurgitations (1976). Chez certaines Myrmecines, Wilson (ibid) décrit aussi un comportement particulier : les fourmis se tiennent face à face, le corps rigide, les antennes pointées vers la congénère avec quelques contacts antennaires. Ce comportement, dont le rôle est inconnu, est décrit maintenant chez de nombreuses espèces de diverses familles (Corn, 1980 ; Cole, 1980). Chez les guêpes, les battements antennaires traduisent le statut social des individus : ils sont réservés à la dominante, la dominée maintenant ses antennes serrées et immobiles. Ces contacts antennaires sont souvent le prélude d'une trophallaxie dans laquelle la dominée est donneuse (revue de Richards, 1971, p. 509).

Chez *Myrmecocystus*, Hölldobler a décrit en 1976 un comportement très particulier : il s'agit de tournois ritualisés entre ouvrières hostiles de colonies différentes. Ces tournois, qui durent 10 à 30 secondes, comprennent tout d'abord un face à face, puis une présentation latérale avec élévation du gastre et les fourmis tambourinent simultanément l'abdomen de l'autre avec

leurs antennes. Ceci représente le seul contact physique entre les deux fourmis, et le tournoi cesse quand l'une d'elles abandonne. Ces tournois peuvent conduire à l'esclavagisme de la colonie la plus faible pour ce comportement.

Chez l'abeille on a longtemps considéré que la substance royale était transmise par léchage de la reine puis par trophallaxie. En fait il semblerait, d'après un travail récent de Seeley (1979) que les échanges alimentaires soient secondaires, la transmission se faisant surtout par contacts antennaires, avec des ouvrières «messagères» qui dispersent la substance royale dans la colonie. On vient de découvrir une phéromone inhibitrice de la ponte des ouvrières chez les fourmis (Berndt, 1977 et Passera, 1978), la distribution en est peut-être réalisée de la même manière que chez les abeilles.

COMPORTEMENT D'INVITATION

Il s'agit de séquences comportementales très stéréotypées et régulièrement utilisées par les fourmis dans des situations précises. Le comportement d'invitation permet les phénomènes de recrutement : pour explorer une nouvelle aire de récolte et exploiter une source de nourriture, pour transporter une congénère, pour déménager ou défendre la colonie. Le terme de comportement d'invitation semble avoir été utilisé pour la première fois par Hölldobler et coll. en 1974 (p. 112). Les séquences comprennent des battements antennaires de la tête ou du corps entier, et parfois des prises par les mandibules. Dans la plupart des cas, il y a simultanément des signaux chimiques : l'odeur de la nourriture pour un recrutement alimentaire, ou émission de phéromones. On verra que l'importance respective des signaux chimiques et du signal tactile est variable. Quand on a découvert les premières phéromones des insectes sociaux (Wilson, 1962), on a eu tendance à négliger le message tactile au profit du message chimique. En réalité on s'est aperçu que d'autres facteurs intervenaient. On a classé les comportements d'invitation en fonction de l'importance respective des signaux tactiles et chimiques :

Course en tandem (tandem-running) : il s'agit de la forme de recrutement la plus primitive puisqu'elle permet le recrutement d'une seule fourmi à la fois. L'ouvrière qui rentre au nid martèle sa congénère avec des mouvements de va-et-vient vers l'avant («jerking»), elle l'agrippe à la tête par ses mandibules et la tire en arrière puis se retourne. La fourmi recrutée garde le contact avec le leader par ses antennes. Aux signaux tactiles s'ajoutent des phéromones de surface. Chez les Ponérines, il ne semble pas y avoir de dépôt de trace par le leader : *Bothroponera tesserinoda* (Möglich, 1973 ; Maschwitz et coll., 1974), *Neoponera foetida*, (Jaisson et Fresneau, 1978), *Neoponera apicalis* (observation inédite réalisée à l'aide de films) et au moins chez

2 espèces de Myrmicines du genre *Cardiocondyla* (Wilson, 1959). Une situation plus complexe est réalisée chez *Camponotus sericeus* (Hölldobler et coll., 1974) où la recruteuse associe le dépôt d'une trace émise par l'intestin postérieur au comportement d'invitation. La trace sert uniquement à l'orientation, le comportement d'invitation seul permet la mise en place du tandem. Il se présente de manière différente selon le type de recrutement : pour un recrutement alimentaire, au jerking, s'ajoutent des courses courtes avec offres de nourriture. Le jerking simple aboutit à un tandem running ou à un transport. Chez *Camponotus paria* le contact n'est pas nécessaire et la fourmi leader n'attend pas la suiveuse qui s'oriente avec la trace (Hingston, 1929 in Wilson, 1971, p. 249).

Chez 3 espèces de *Leptothorax*, Möglichen et coll. (1974), puis Lane (1977) ont mis en évidence un comportement tout à fait particulier : la pourvoyeuse, après une ou plusieurs trophallaxies dans le nid, lève son gastre et émet une goutte de liquide en sortant son aiguillon. Ce comportement de «tandem calling» a un effet attractif sur les congénères et un tandem running démarre avec la première arrivée. Le comportement d'invitation disparaît complètement au profit d'un signal chimique dont Möglichen (1980) a montré qu'il provenait de la glande à poison. Le «tandem calling» a été retrouvé chez les Myrmicines esclavagistes comme *Harpagoxenus sublaevis* (Bushinger et Winter, 1977). La plupart de ces fourmis pratiquent d'ailleurs le tandem. Il en est de même chez *H. canadensis* et *Chalepoxenus* (Bushinger et coll., 1980).

Le comportement de «tandem calling» pourrait avoir une origine commune avec l'appel sexuel caractéristique des femelles de nombreuses espèces de parasites ou esclavagistes : *Harpagoxenus* (Bushinger, 1968 ; Bushinger et Alloway, 1979), *Leptothorax* (Bushinger, 1975), que l'on retrouve chez *Xenomyrmex* (Hölldobler, 1971b) et même chez les Ponérines *Amblyopone* et *Rhytidoponera* (Haskins, 1978). Chez *Rossomyrmex proformicarium*, espèce primitive de formicine esclavagiste, les ouvrières transportent individuellement leurs congénères dans le nid à piller, ce qui a la même efficacité que des tandems successifs (in Bushinger et coll., 1980).

Chez les abeilles *Lasioglossum* il existe un comportement voisin du tandem running appelé «backing et following» permettant de diriger les ouvrières chargées de pollen vers les cellules à approvisionner (Breed et Gamboa, 1977), et on retrouve le tandem-running chez les termites *Trinervitermes* (Leuthold, 1975).

Le recrutement de groupe. On parlera de groupe lorsque une exploratrice recrute des congénères qui sortent en formant un groupe plus ou moins important, la fourmi exploratrice en devenant le leader. Chez *Camponotus socius* le comportement d'invitation est associé au dépôt d'une trace de l'intestin postérieur et de la glande à poison. La trace indique la direction mais

ne peut pas, à elle seule, induire le recrutement, la fourmi leader doit être devant pour que le groupe progresse (Hölldobler, 1971a). Le comportement d'invitation est comme dans le cas précédent, différencié : des mouvements latéraux (waggle dance) pour le recrutement alimentaire et des mouvements d'avant en arrière (jerking) pour l'émigration. Le comportement de *Campotonotus compressus* semble s'apparenter à celui de *C. socius* (Hingston, 1929, in Wilson, 1971, p. 249). Le recrutement de groupe est pratiqué aussi par diverses espèces de Myrmicines : lors d'un déménagement chez *Myrmica rubra* (Abraham et Pasteels, 1977) ou au début d'un recrutement alimentaire chez *Tetramorium caespitum* (Verhaeghe, 1977) et 4 espèces de *Myrmica* (Cammaerts, 1977 et 1980 ; Cammaerts et Cammaerts, 1980 ; Dlussky et coll., 1978). Quand il s'agit d'approvisionner la colonie, le recrutement évolue rapidement vers un recrutement de masse. Le recrutement de groupe existe aussi chez certaines fourmis esclavagistes lors des raids, avec un dépôt d'une trace : *Harpagoxenus americanus*, *Leptothorax duloticus*, *Epimyrma* et *Raptiformica* (Alloway, 1979 ; Bushinger et coll., 1980). Les diverses espèces de *Leptothorax* esclaves peuvent suivre aussi bien des tandems (voir plus haut) que des pistes de groupe. Chez *Aphaenogaster subterranea* on trouve aussi un recrutement de groupe mais la trace est utilisée seulement à l'obscurité. Les fourmis recrutées par le comportement d'invitation sont capables de trouver la nourriture sans trace ni leader (Voltzit, 1979).

Certaines espèces de Ponérines prédatrices de termites effectuent des raids en colonnes. Le leader est nécessaire chez *Leptogenys kitteli* (Baroni-Urbani, 1973) où il peut conduire des groupes allant au maximum à 60 individus, il n'est pas nécessaire chez *L. chinensis* (Maschwitz et Schönege, 1977). Chez *Megaponera* les exploratrices sont plus nombreuses et la colonie comporte un grand nombre d'ouvrières ; le leader étant nécessaire dans certains biotopes (Longhurst et Howse, 1979) alors qu'il ne l'est plus lorsque les proies (termites) sont abondantes (Lévieux, 1966). On arrive dans ce cas au recrutement de masse. Pour toutes ces espèces de Ponérines, le rôle exact du comportement d'invitation est mal connu, Maschwitz et Mühlenberg (1975) pensent même que les signaux tactiles sont inutiles chez *Leptogenys ocellifera* ; pour cette raison on a porté un point d'interrogation sur la figure 1.

Le recrutement de masse, qui permet la sortie d'un grand nombre d'individus, est pratiqué chez de nombreuses espèces. Il est toujours associé à un signal chimique dont l'importance varie.

— Pour certaines espèces, seules les ouvrières activées par l'invitation de la recruteuse (jerking) suivent la piste. Le leader n'est pas nécessaire comme dans le recrutement de groupe. C'est le cas de *Formica fusca* (Möglich et Hölldobler, 1975), *Myrmecocystus mimicus* (Hölldobler, 1976b).

– Le comportement d'invitation permet une efficacité plus grande de la trace pour d'autres espèces : *Monomorium* (Sudd, 1957 ; Szlep et Jacobi, 1967), *Crematogaster* (Leuthold, 1968), *Camponotus pensylvanicus* (Traniello, 1977), *Eciton* (Chadab et Rettenmeyer, 1975), *Neivamyrmex* (Topoff et Miranda, 1978). On retrouve ce phénomène chez les Termites *Zootermopsis* (Howse, 1965).

– Enfin le comportement d'invitation peut ne plus avoir de rôle important ni d'effet supplémentaire par rapport à la trace. On a alors un véritable recrutement de masse chimique. On l'observera chez *Solenopsis* (Wilson, 1962), *Lasius fuliginosus* (Hangartner, 1967), *Pogonomyrmex* (Hölldobler, 1976a) et *Atta cephalotes* (Jaffe et Howse, 1979). Au laboratoire le fait de déposer la phéromone de trace à l'entrée du nid suffit à induire la sortie de nombreuses fourmis.

– Pour certaines espèces les données sont moins claires. Chez *Pheidole militicida* Hölldobler et Möglich (1980) observent des pistes avec une phéromone provenant de la glande à poison, servant de signal de recrutement, mais les repères visuels sont importants dans l'orientation des ouvrières. Les auteurs ne peuvent indiquer le rôle éventuel des invitations pratiquées dans le nid. Le cas de *Pheidole pallidula* est controversé : pour Szlep-Fessel (1970) il s'apparente au type *Monomorium* (efficacité plus grande de la trace grâce à l'invitation) mais pour Couret (1978, p. 8) il n'existe pas de trace chimique chez cette espèce : les ouvrières recrutées sortent sans ordre apparent et trouvent la nourriture par une succession d'essais et d'erreurs. Chez *Tapinoma* et *Iridomyrmex* les auteurs accordent une importance plus ou moins grande au signal tactile : pour Szlep et Jacobi (1967) il augmente l'efficacité de la trace alors que pour Couret et Passera (1979) la phéromone suffit à elle seule. Des expériences complémentaires seraient nécessaires pour toutes ces espèces.

– Les fourmis esclavagistes du genre *Polyergus* pratiquent le recrutement de masse avec un comportement d'invitation très marqué et une phéromone de piste sauf peut-être chez *P. rufescens* (Bushinger et coll., 1980).

EVOLUTION DU COMPORTEMENT D'INVITATION (Fig. 1)

Le comportement d'invitation se présente sous la forme de séquences relativement simples et stéréotypées que l'on retrouvera avec des variantes selon les groupes. Il s'agit toujours d'interactions antennaires associées pour la recruteuse à une danse frétilante qui s'accomplit en courant vers le nid. Elle comporte des mouvements saccadés latéraux «wagging» ou d'avant en arrière «jerking», parfois verticaux, de la tête et du thorax ou même du corps

entier. On a reconnu les caractéristiques suivantes pour l'évolution de ce comportement.

Le comportement d'invitation est presque toujours associé au dépôt d'une trace. Le comportement d'invitation permet un recrutement à lui seul dans la sous-famille des Ponérines. Chez les Myrmicines, on connaît deux exemples qui nécessiteraient d'être étudiés de manière plus approfondie où il ne semble pas exister de phéromone de piste : chez *Cardiocondyla* pour le tandem running ; et son existence est contestée chez *Pheidole pallidula* pour le recrutement de masse. Les travaux plus récents ont montré que son rôle était facultatif chez *Aphaenogaster*.

La règle générale de l'évolution semble être de permettre le recrutement d'un nombre plus grand de congénères en associant une trace au comportement d'invitation. On trouve tous les degrés depuis le recrutement purement tactile jusqu'à un recrutement purement chimique. Dans ce cas, le comportement d'invitation peut, soit disparaître au profit d'un nouveau comportement, le tandem calling, soit exister en tant que relique comportementale inefficace chez les espèces qui pratiquent le recrutement chimique de masse. Il pourrait exister dans certains cas intermédiaires comme le recrutement de groupe une phéromone d'invitation dont l'existence est à démontrer (Verhaeghe, 1977). Selon Hölldobler, 1977, p. 435) «le tandem calling» pourrait avoir évolué chez les Myrmicines vers la communication chimique de masse où les phéromones de trace sont émises par la glande à poison (règle générale chez les Myrmicines sauf pour les *Crematogaster*), mais il paraît possible de penser aussi à deux évolutions divergentes, aboutissant l'une au tandem-calling sans invitation, et l'autre au recrutement de masse sans invitation.

Cette évolution peut se réaliser même à l'intérieur de certains genres. C'est le cas de *Camponotus* qui a été très étudié où l'on trouve des espèces à tandem-running primitif comme *C. sericeus* et d'autres à recrutement de masse comme *C. pennsylvanicus*. Il en est de même chez les Myrmicines avec *Harpagonexis sublaevis* et *H. canadensis* à tandem et *H. americanus* à recrutement de groupe.

A l'intérieur d'une même espèce on trouve des combinaisons de signaux pour des rôles de recrutement différents. Ainsi chez *C. socius* l'invitation pour une source de nourriture est une danse à frétillement latéral (waggle) associée à l'odeur de la nourriture offerte alors que l'invitation pour un déménagement est une danse à frétillement longitudinal (jerking). La phéromone de piste provient de l'intestin postérieur. On se rappellera aussi le cas des *Leptothorax* esclaves qui suivent les tandems ou les groupes lors de raids de l'hôte. Le cas le plus complexe semble réalisé chez *Oecophylla longinoda* qui utilise cinq systèmes de recrutement dont quatre comprennent des stimuli tactiles très

similaires : pour une source alimentaire l'invitation est de type «wagging», alors que pour l'émigration de la colonie, ou l'exploration d'un nouveau terrain ou le recrutement à longue distance contre les intrus, l'invitation est plutôt un «jerking». On a donc une situation comparable à celle de *C. socius*, la trace a pour origine une autre glande : la glande rectale. Le cinquième système de recrutement de *O. longinoda* est un recrutement à courte distance contre des intrus à l'aide d'une phéromone attractive émise par la glande sternale (Hölldobler et Wilson, 1978). Il semble que ce soit le répertoire le plus sophistiqué connu jusqu'à présent. *Il permet avec différentes combinaisons de signaux voisins d'assurer des fonctions variées.* Il semble que l'on retrouve ce phénomène chez *Myrmica*, où le comportement d'invitation paraît semblable lors du déménagement ou du recrutement alimentaire (Abraham et Pasteels, 1980). Les fourmis qui ne répondent pas au signal d'invitation sont transportées. La séquence est semblable au départ mais la transporteuse soulève fermement l'autre fourmi ce qui provoque le repli des pattes en position de nymphe de la transportée.

On notera que les termes de recrutement en tandem, groupe ou masse sont essentiellement descriptifs, mais ne renseignent pas sur l'efficacité du comportement. Verhaeghe et coll. (1980) ont abordé ce problème en terme de flux d'arrivée des ouvrières à la nourriture. Ils ont constaté que chez *Tetramorium caespitum* le rendement d'un recrutement de groupe est de 60 %. Il est à peine supérieur chez *Tapinoma erraticum* qui pratique un recrutement de masse : 73 %. Par contre, pour une ouvrière isolée remontant la piste, la probabilité de trouver la source de nourriture est très différente : 73 % chez *Tapinoma* et 10 % chez *Tetramorium*. Les espèces à recrutement de masse semblent bien adaptées pour exploiter des sources de nourriture importante. Chez les espèces à recrutement de groupe, le comportement moins déterministe des ouvrières le long de la piste permet la découverte de sources de nourriture nombreuses.

Le comportement d'invitation semble très spécifique des fourmis et peut-être des termites où il a été très peu étudié. Mais il n'a pas d'équivalent chez les abeilles et les guêpes, si l'on excepte le «backing and following» des *Lasioglossum*. Lorsqu'une abeille pourvoyeuse a découvert une source de nourriture, à son premier retour à la ruche, elle effectue une danse frétilante en courant, tout à fait semblable à celle que l'on observe chez les fourmis et les termites. Lors des voyages suivants, elle effectue la danse bien connue avec contacts antennaires entre les suiveuses et la danseuse (Schmid, 1964 in Wilson, 1971, p. 270). La danse pourrait donc être une forme ritualisée du comportement d'invitation. Chez les guêpes et les bourdons on connaît très peu de choses : le recrutement se fait le plus souvent par l'odeur de la nourriture comme signal principal (Free, 1970 ; Maschwitz et coll., 1974).

Chez les Trigones et Mélipones, le recrutement évolue selon les espèces avec des sons, des phéromones de la glande mandibulaire et des danses en zig-zag (Lindauer et Kerr, 1960 ; voir aussi la revue de Hölldobler, 1977, p. 442).

Le seul cas où l'on aurait pu mettre en évidence un *véritable transfert d'information* sur une direction par le comportement d'invitation est dans le travail de Zabelin (1979) : chez *Tapinoma simrothi* dans un labyrinthe en croix, quand la nourriture est transférée d'une branche à l'autre, le flux d'ouvrières se réoriente progressivement de la vieille trace à la nouvelle. La sélection de la nouvelle trace est facilitée par les contacts tactiles entre les insectes allant vers le labyrinthe et ceux qui en reviennent avec de la nourriture. Si la nourriture est placée dans les deux branches simultanément, dans la plupart des cas, les fourmis partant vont dans la branche d'où reviennent les pourvoyeuses avec lesquelles elles ont eu des contacts. C'est une expérience importante qui, si elle était confirmée, donnerait partiellement raison aux anthropomorphismes des auteurs du début du siècle !

LES COMMUNICATIONS ANTENNAIRES DURANT LES ÉCHANGES ALIMENTAIRES

Les mouvements d'antennes accompagnant les échanges de nourriture ont été observés par Huber en 1810 chez les fourmis. Il distinguait le comportement d'invitation du comportement de sollicitation alimentaire : la pourvoyeuse qui rentre au nid invite ses compagnes à sortir avec des battements antennaires saccadés, alors qu'une fourmi utilise ses antennes et ses pattes antérieures pour solliciter de la nourriture à une congénère. Janet (1895) a observé aussi les trophallaxies chez le frelon et distingué la donneuse de la receveuse. On analysera dans un premier paragraphe les échanges d'aliment régurgité entre adultes.

Les échanges de nourriture régurgitée (Trophallaxie stomodéale) : chez les fourmis il est facile de reconnaître à l'observation, la donneuse de la receveuse. 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 peut prendre appui sur la tête de sa partenaire avec ses pattes antérieures, tandis qu'elle se dresse sur ses pattes moyennes et postérieures. Le plus souvent sa tête est inclinée à 90° par rapport à celle de la donneuse.

Les séquences comportementales de la trophallaxie ont été décrites chez les fourmis par Wallis, 1961 (*F. fusca* et *F. sanguinea*), Hölldobler, 1970, 1973b (*F. sanguinea*), Lenoir, 1973a et b, 1979 (*M. laevinodis*), Torossian, 1972, 1973a et b (*Dolichoderus quadripunctatus*) ; chez les guêpes par Free (1956) et Montagner (1966), et chez les abeilles par Montagner et Pain (1971a et b, 1973). On rappellera que l'idée classique de la transmission de la substance royale de la reine d'abeille par trophallaxie n'est pas vérifiée (Seeley, 1979).

Free (1956) a décrit en détail les séquences comportementales de la trophallaxie chez l'abeille. La solliciteuse essaie d'introduire son proboscis entre les mandibules de la donneuse. Une abeille qui offre déploie son proboscis replié, de haut en bas et sur les côtés en direction de ses congénères, souvent en présentant une goutte de liquide régurgité entre ses mandibules. Les deux activités sont accompagnées de battements antennaires. Une tête d'abeille fraîchement coupée suffit à provoquer les comportements d'offre et de sollicitation. Les têtes sans antennes sont moins efficaces, les antennes servent donc de point de repère. L'odeur est importante : un tampon de coton peut suffire à provoquer les réponses s'il est imprégné de l'odeur de la tête. Les antennes servent donc à la fois pour localiser et solliciter la partenaire.

Montagner (1966) a repris sans succès, chez les guêpes, les expériences de Free avec la même technique : la tête n'est pas suffisante même avec des antennes animées de mouvements vibratoires. Il faut des signaux réciproques et une position subordonnée de la donneuse. L'étude fine des séquences comportementales chez les guêpes et les abeilles a montré qu'il existe 3 types de rituels antennaires durant la trophallaxie stomodéale (Montagner, 1966 ; Montagner et Pain 1971a et b, 1973).

— La receveuse stimule la donneuse. Cette stimulation sert à déclencher la régurgitation de l'ouvrière sollicitée et à maintenir avec elle un contact durable. Elle se réalise par un balayage transversal des mandibules et de l'espace intermandibulaire de la donneuse.

— Le 2ème type de rituel est la conséquence de la stimulation de la donneuse par la receveuse. Chez les guêpes la donneuse rabat son antenne active au niveau des mandibules de la solliciteuse qui, à son tour, réagit en repoussant l'antenne de la donneuse. Il y a ainsi une phase très rapide de compétition entre les deux funicules des deux partenaires, qui se termine par le retrait de l'antenne active de la donneuse et par un prolongement de la régurgitation. Ce rituel est un peu plus compliqué chez les abeilles où l'une des antennes de la donneuse stimule très souvent le proboscis de la solliciteuse, ce qui est interprété comme un signal d'acceptation, car la solliciteuse ne cherche pas à repousser cette antenne.

Chez les fourmis. Wallis (1961) n'a pas réussi à reconnaître des signaux précis pendant les échanges. Hölldobler (1973) a montré à l'aide de films que, chez *F. sanguinea*, la solliciteuse s'approche d'une congénère et la stimule au niveau des pièces buccales (labium) par ses antennes et ses pattes antérieures, ce qui déclenche la régurgitation. Il est possible de déclencher la régurgitation de fourmis gavées en stimulant artificiellement leur labium. La donneuse peut élever ses pattes antérieures et effectuer ses propres mouvements de sollicitation, en particulier pour rompre l'échange. L'intervention des pattes antérieures dans la trophallaxie est une caractéristique des fourmis. On a montré que chez *Myrmica* les pattes n'interviennent durant l'échange que dans des circonstances bien précises, par exemple pour changer de position ou pour répondre à une stimulation de la donneuse. La fin de l'échange est précédée de battements des tarsi qui servent ensuite de point d'appui pour le retrait de la receveuse (Lenoir, 1973a). Chez *Lasius*, la receveuse utilise ses pattes antérieures tout au long de l'échange de nourriture. Elle effectue des palpations plus ou moins rapides selon son niveau de motivation. On se rapproche des comportements décrits par Wallis pour les *Formica*. Le rôle des pattes antérieures est beaucoup plus important chez les Formicines que chez les Myrmicines dans le déroulement de la trophallaxie (Lenoir, 1973b).

LES SÉQUENCES ANTENNAIRES DES FOURMIS (Fig. 2)

Les séquences antennaires des fourmis ont été étudiées chez *Myrmica* (Lenoir, 1973a). On retrouve les 2 types de réactions caractéristiques de la sollicitation et de l'acceptation. La compétition antennaire se présente d'une manière particulière puisque c'est l'extrémité du funicule de la receveuse qui vient frapper la base du scape de la donneuse. La compétition entre les 2 funicules existe, mais elle s'observe rarement. Les zones antennaires mises en jeu sont donc différentes selon les groupes. On a montré que la topographie sensorielle de l'antenne est adaptée à cette forme de stimulation et de communication (Lenoir et Jaisson, 1974).

Ainsi les échanges trophallactiques des fourmis s'accompagnent de mouvements antennaires à valeur informative, qui semblent s'apparenter au type décrit chez l'abeille. On trouve en effet les mêmes différences entre abeilles et guêpes qu'entre fourmis et guêpes :

- Il n'y a pas de contrôle permanent des substances régurgitées.
- Il n'y a pas non plus de postures en relation avec un rang social de l'individu qui serait lié à la trophallaxie. Torossian signale aussi l'absence de hiérarchie pour l'aliment proctodéal (1973b). Les différences avec les abeilles n'en sont pas moins grandes :

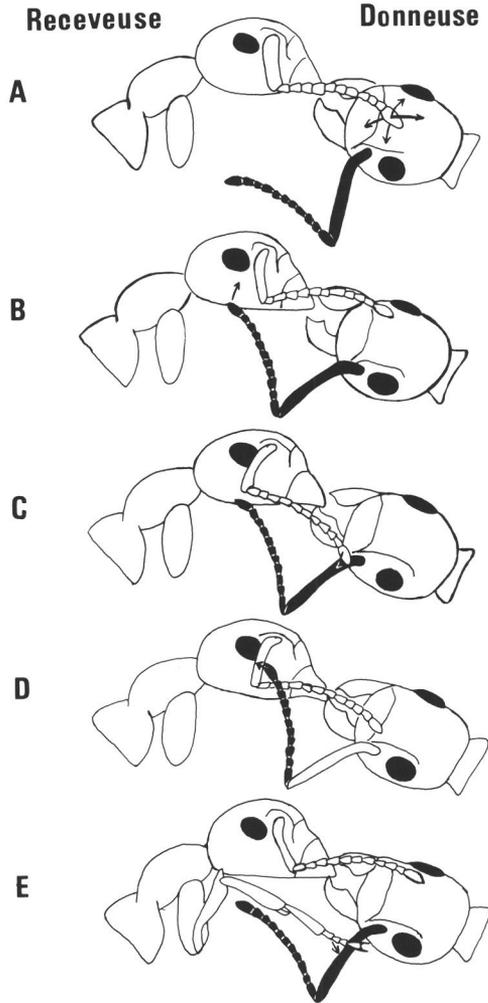


Fig. 2 — Contacts antennaires durant la trophallaxie chez *Myrmica* : receveuse à gauche de profil, donneuse à droite — A : palpations de la receveuse sur la tête de la donneuse — B : palpations de la donneuse sur la tête de la receveuse — C : réactions de la receveuse au contact antennaire de la donneuse ; la receveuse repousse la base de l'antenne active de la donneuse — D : parfois la donneuse agit de même, on a ainsi des périodes de compétition interantennaire — E : fin de la trophallaxie : la receveuse se retire en repoussant l'antenne active de la donneuse avec sa patte antérieure.

Fig. 2 — Antennal contacts during trophallaxy in *Myrmica* : receiver on left, donor on right — A : palpations of the receiver on the head of the donor — B : palpations of the donor on the head of the receiver — C : reactions of the receiver to antennal contact of the donor : the receiver pushes the base of the active antenna of the donor — D : sometimes the donor have the same movement, we have periods of interantennal competition — E : end of the trophallaxy : the receiver withdraws by pushing the antenna of the donor with its foreleg.

– le signal d'acceptation n'est pas le même chez les fourmis,
– la compétition interantennaire ne se déroule pas de la même manière,
– Enfin, et c'est peut-être ce qui frappe le plus, les réactions des deux partenaires paraissent peu liées. Il est difficile de prévoir le comportement d'une fourmi à l'observation de sa partenaire. Au premier abord les battements sont de simples caresses transversales plus ou moins rapides. Pour cette raison nous avons essayé d'approfondir l'analyse de ce système en recourant à la théorie de l'information (voir, par exemple, la revue de Losey, 1978).

On a montré (Lenoir, 1982) que la quantité d'information transmise entre 2 fourmis par les contacts antennaires correspond à peine à 10 - 20 % de la quantité du message émis (transmission normalisée). Les comportements de la donneuse et de la receveuse ne sont liés quantitativement que pour une faible part¹. Cela permet de comprendre certains auteurs comme Masson (1974) qui, décrivant les structures proprioceptives et tactiles de l'antenne de *Camponotus*, pensent que l'existence de signaux ritualisés n'est pas prouvée chez les fourmis. S'ils existent, ils sont noyés dans une masse de mouvements antennaires et tarsiens. Ceci n'exclut d'ailleurs pas la possibilité que les rituels aient une importance fondamentale dans le déroulement de la trophallaxie. C'est un problème à aborder sous l'angle électrophysiologique. La quantité d'information transmise par la danse des abeilles ou les traces de *Solenopsis* est beaucoup plus importante et peut atteindre 70 % (Wilson, 1962). Il y a indication de distance et de direction, alors que les partenaires d'une trophallaxie n'ont besoin de renseignements que sur leur état de motivation réciproque. Les communications antennaires semblent se rattacher au système de *communication par modulation* tel qu'il a été décrit pour les vibrations (Fuchs, 1976 ; Markl et Hölldobler, 1978). C'est une forme de communication qui permet l'élévation du niveau d'activité du partenaire. On peut ainsi comprendre l'existence de trophallaxies sans aucun mouvement d'antennes comme cela se produit parfois chez *Camponotus* (Lenoir, 1973a).

Les colonies mixtes permettent aussi d'aborder ce problème. Jaisson (1969) a montré que les *Aphaenogaster* qui ne pratiquent pas la trophallaxie, élevées avec des *Myrmica*, peuvent être receveuses dans des échanges interspécifiques et employer des mouvements antennaires qui semblent très proches de ceux des *Myrmica*. Plus récemment il a réalisé des colonies mixtes avec de nombreuses espèces de Formicines, et observé des trophallaxies entre *Camponotus vagus* de grande taille et *Camponotus merula* de toute petite taille. Les antennes de la grande *C. vagus* receveuse sont beaucoup plus longues

1 – Les données récentes de Bonavita (à paraître) sur les communications antennaires pendant la trophallaxie chez *Camponotus vagus* confirment qu'il est impossible de mettre en corrélation des rituels antennaires avec les réactions de la partenaire. Il apparaît que «l'ouvrière donneuse régurgite à la condition d'être stimulée activement dans la région mandibulaire... avec des balayages rapides, par contre les actes de la donneuse ne constituent pas des signaux pour la receveuse».

que le corps de la petite *C. merula* donneuse. Cela montre l'aspect facultatif des contacts antennaires chez les fourmis (Jaisson, 1980). Cet aspect facultatif est montré aussi par des *sections d'antennes* : en général les possibilités des individus dépendent du nombre d'articles antennaires enlevés (Jaisson, 1969). Il en est de même chez les abeilles antennectomisées qui peuvent offrir mais sont incapables de solliciter (Free, 1956). Galliot et Azoëuf (1979), avec des isotopes radioactifs, montrent que la section des deux articles distaux des antennes n'a pas de conséquences sensibles, alors que l'amputation des 4 derniers articles entraîne une chute de 75 à 80 % de l'activité trophallactique des opérées. Elle pourrait résulter à la fois d'une perte des sensilles, d'une perte d'efficacité dans la stimulation des mécanorécepteurs des donneuses, et d'une augmentation des comportements d'agression.

Les pseudotrophallaxies des Ponérines (ce terme a été créé par Jaisson et Fresneau, 1978) : chez *Neoponera* une pourvoyeuse peut rapporter une goutte de miel entre ses mandibules et être sollicitée par des congénères qui viennent sucer le liquide. Pendant la durée de l'échange on observe des contacts antennaires entre les 2 fourmis, avec des interactions apparemment proches de celles que l'on peut observer durant une véritable trophallaxie chez d'autres espèces, mais l'analyse fine des mouvements reste à faire. Young (1977) a observé des pourvoyeuses de *Paraponera* transportant une gouttelette de sève entre leurs mandibules. Il est vraisemblable qu'il s'agit du même comportement et que la goutte est partagée dans le nid. Cela pourrait être une caractéristique d'évolution secondaire chez les fourmis qui ne pratiquent pas la trophallaxie. C'est-à-dire que la pseudotrophallaxie serait un comportement de substitution, analogue à la trophallaxie dans sa fonction. L'importance quantitative des pseudotrophallaxies dans le flux de nourriture de la colonie reste à apprécier. C'est ainsi que Fellers et coll. (1976) ont décrit chez *Aphaenogaster* un transport d'eau à l'aide de graviers ou de feuilles. Les espèces qui ne peuvent transporter des liquides dans leur jabot ont «inventé» d'autres systèmes leur permettant un transport et la distribution s'effectue avec les mêmes schèmes antennaires que dans la trophallaxie.

Trophallaxies avec les myrmécophiles : les myrmécophiles peuvent solliciter avec leurs antennes et leurs pattes antérieures exactement à la manière d'une fourmi (stimuli tactiles) et obtenir une trophallaxie mixte. C'est le cas d'*Atemeles* et *Lomechusa* dans le nid de *Myrmica* ou de *Formica* ; d'*Amphotis* le long des pistes de *Lasius fuliginosus* (Hölldobler, 1970, 1973). Les *Dinarda* dérobent occasionnellement une goutte de liquide pendant un échange. Ils peuvent aussi s'approcher d'une pourvoyeuse gavée et par stimulation des pièces buccales obtenir une régurgitation, mais la fourmi réagit en attaquant le coléoptère qui s'enfuit (Hölldobler, 1973). Ainsi des myrmécophiles savent copier les signaux tactiles utilisés par les fourmis, cela est

possible parce qu'il n'y a pas de signal spécifique chez les fourmis. La meilleure adaptation est celle qui utilise aussi la reconnaissance chimique et permet des trophallaxies complètes. Les *Claviger* étudiés par Cammaerts (1977) représentent un cas tout à fait original. Il semble qu'ils sont perçus comme des cadavres. La fourmi-hôte (*Lasius flavus*) régurgite de la nourriture sur les cadavres (les sécrétions de *Claviger* pourraient ressembler aux substances de putréfaction des cadavres). C'est le seul cas connu de déclencheur chimique de la régurgitation, les mouvements antennaires des *Claviger* sont inefficaces.

Les trophallaxies abdominales : sont des échanges alimentaires dans lesquels un individu solliciteur se nourrit avec du liquide provenant de l'abdomen du partenaire. Si le liquide a pour origine le rectum on parlera de trophallaxie proctodéale, sinon on emploie le terme plus vague de trophallaxie abdominale. Les véritables trophallaxies proctodéales ne semblent exister que chez les Termites mais on ne connaît pas, avec précision, les séquences comportementales qui les accompagnent. Les trophallaxies abdominales sont les plus importantes chez *Dolichoderus quadripunctatus*, étudiées par Torossian (1973a, b) à l'aide de films. Les échanges sont précédés d'une phase de sollicitation en face à face, plus ou moins longue selon l'état saisonnier de la colonie, avec deux types de séquences qui alternent : des contacts antennaires rapides, et des caresses céphaliques lentes. La réponse de la donneuse se traduit par l'émission par le cloaque d'une gouttelette alimentaire (œuf trophique) qui est aussitôt absorbée par l'ouvrière solliciteuse. Les ouvrières de *Myrmecia gulosa* pratiquent une sollicitation de même type pour obtenir un œuf trophique (Freeland, 1958). Wilson (1976) décrit chez *Zacryptocerus varians* une trophallaxie abdominale avec sollicitation antennaire de l'abdomen qui est semblable à une sollicitation pour obtenir une régurgitation et qui aboutit à l'émission d'une gouttelette dont l'origine est inconnue. Ce comportement n'existe pas chez les autres *Cephalotini* et semble unique chez les fourmis.

Les trophallaxies avec les larves. Les ouvrières nourrissent les larves avec du liquide régurgité. Chez *Lasius* (Lenoir, 1979) il n'existe pas de position privilégiée de l'ouvrière par rapport à la larve : les petites larves sont parfois saisies avec les pattes antérieures, et l'ouvrière place la tête de la larve directement au contact de sa bouche, le plus souvent à 180°. La régurgitation s'accompagne de mouvements antennaires dirigés vers la larve. Les ouvrières peuvent solliciter les larves et obtenir ainsi une gouttelette de sécrétion buccale ou anale. Chez les fourmis on peut citer la revue de Le Masne (1953). C'est un comportement très fréquent chez les guêpes où les sécrétions larvaires jouent un rôle important dans le flux trophique et il est facile de déclencher la sécrétion de salive des larves avec un pinceau. Il s'agit donc de stimuli tactiles très peu spécifiques (Montagner, 1966 ; Maschwitz, 1966, Ishay et Ikan, 1968).

En conclusion, comme pour le comportement d'invitation on a dans la trophallaxie des *signaux tactiles* très généralement répandus, mais qui semblent avoir peu évolué :

- aux battements antennaires viennent s'ajouter le plus souvent, chez les individus très motivés, des mouvements de pattes antérieures qui ont une importance indéniable au moins chez les Formicines ;

- les mouvements d'antennes et de pattes ont un rôle essentiellement *mécanique* de stimulation de la tête et des pièces buccales de la donneuse sollicitée, puis des contacts réciproques qui permettent l'entretien de la trophallaxie. Les signaux deviennent facultatifs chez les fourmis où l'on peut observer des échanges sans mouvements antennaires, ou des échanges mixtes sans contacts avec les antennes. C'est un système de communication de modulation. On retrouve les mêmes schèmes moteurs dans la sollicitation abdominale, ou dans la sollicitation des larves, ou encore dans la traite des pucerons ;

- chez les guêpes on trouve des rituels bien développés en relation avec l'échelle sociale des individus. Ces rituels n'existent pas dans les autres groupes où l'on ne peut reconnaître une hiérarchie ;

- si le comportement d'invitation est associé le plus souvent à des phéromones ce n'est pas le cas de la trophallaxie. L'odeur de la nourriture est le seul signal utilisé. On connaît un seul exemple de déclencheur chimique de la régurgitation, c'est l'odeur des cadavres chez *Lasius flavus*, odeur mimée par les *Claviger*.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Il semble donc que les communications antennaires aient évolué à partir de schèmes moteurs simples existant dans tous les groupes : des battements dirigés sur le partenaire avec balayage transversal ou longitudinal. On reconnaît deux lignes principales dans l'évolution :

- Association avec des signaux chimiques dans l'invitation et l'importance de plus en plus grande des phéromones. Dans les cas les plus évolués, le comportement d'invitation subsiste à l'état de relique. Le message chimique individuel émis par les pourvoyeuses revenant au nid dépend de la privation de nourriture, de la qualité et de la distance de la source de nourriture et permet ainsi une grande flexibilité dans la communication de masse (Hangartner, 1969 ; Jaffé et Howse, 1979).

- Association avec les mouvements des pattes antérieures pour augmenter le rôle mécanique dans la stimulation du partenaire. La stimulation

antennaire est utilisée à d'autres fins par exemple dans la traite des pucerons, ou la sollicitation des larves, elle est mimée par des myrmécophiles.

Le rôle tactile des antennes est obligatoire et ritualisé, lié à une échelle sociale et à une compétition chez les guêpes, il devient, au contraire, facultatif au moins en partie chez les fourmis. Les communications antennaires ne semblent pas témoigner d'un niveau phylogénétique dans l'organisation des insectes sociaux. Tout au plus peut-on signaler une variété plus grande dans le comportement d'invitation chez les Formicines, mais il faudrait analyser les séquences de manière très précise pour conclure.

References

- ABRAHAM M., PASTEELS J., 1977. — Nest moving behaviour in the ant *Myrmica rubra*. *Proc. VIIIth Intern. Congr. IUSSI, Wageningen, the Netherlands*, p. 286.
- ABRAHAM M., PASTEELS J., 1980. — Social behaviour during nest-moving in the ant *Myrmica rubra* L. (Hym. Form.). *Insectes Sociaux*, 27, 127-147.
- ALLOWAY T.M., 1979. — Raiding behaviour of two species of slave-making ants, *Harpagoxenus americanus* (Emery) and *Leptothorax duloticus* Wesson (Hymenoptera : Formicidae). *Anim. Behav.*, 27, 202-210.
- ANDRÉ E., 1885. — *Les Fourmis*, Paris, Hachette, IV + 345 p.
- BARONI-URBANI C., 1973. — Simultaneous mass recruitment in exotic ponerine ants. *Proc. VIIth Intern. Congress IUSSI, London, sept. 1973*, 12-15.
- BERNDT K.P., 1977. — Physiology of reproduction in the pharaoh's ant (*Monomorium pharaonis* L.). 1. Pheromone mediated cyclic production of sexuals. *Wiadomosci Parazytologiczne*, 23, 163-166.
- BOISTEL J., 1953. — Etude fonctionnelle des terminaisons sensorielles des antennes d'Hyménoptères. *C.R. Soc. Biol.*, 147, 1683-1688.
- BOISTEL J., LECOMTE J., CORABOEUF E., 1956. — Quelques aspects de l'étude électro-physiologique des récepteurs sensoriels des antennes d'Hyménoptères. *Insectes Sociaux*, 3, 25-31.
- BONAVITA-COUGOURDAN A. (à paraître). — Analyse des communications antennaires chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. *Ass. Ann. Sect. Fr. U.I.E.I.S., Toulouse*, 1981.
- BREED M.D., GAMBOA G.J., 1977. — Behavioral control of workers by queens in primitively eusocial bees. *Science*, 195, 694-696.
- BUSCHINGER A., 1968. — «Locksternzeln» begattungs bereiter ergatoïder weiber von *Harpagoxenus sublaevis* Nyl. *Experientia*, 24, 297.
- BUSCHINGER A., 1975. — Sexual pheromones in ants. Symposium on «Pheromones and defensive secretions in social insects». *IUSSI, Dijon, sept. 1975*, 225-233.
- BUSCHINGER A., EHRHARDT W., WINTER U., 1980. — The organization of slave-raids in dulotic ants. A comparative study (Hymenoptera : Formicidae). *Z. Tierpsychol.*, 53, 245-264.
- BUSCHINGER A., ALLOWAY T.M., 1979. — Sexual behaviour in the slave-making ant, *Harpagoxenus canadensis* R.M. Smith, and sexual pheromone experiments with *H. canadensis*, *H. americanus* (Emery) and *H. sublaevis* (Nylander) (Hymenoptera, Formicidae). *Z. Tierpsychol.* 49, 113-119.

- BUSCHINGER A., WINTER U., 1977. — Rekrutierung von nestgenossen mittels tandem laufen bei slavenraubzügen der dulotischen ameise *Harpagoxenus sublaevis* (Nyl.). *Insectes Sociaux*, 24, 183-190.
- CAMMAERTS M.C., 1977. — Recrutement d'ouvrières vers une source d'eau pure ou sucrée chez la fourmi *Myrmica rubra* L. (Formicidae). *Biol. Behav.*, 2, 287-308.
- CAMMAERTS M.C., 1980. — Systèmes d'approvisionnement chez *Myrmica scabrinodis* (Formicidae). *Insectes Sociaux*, 27, 328-342.
- CAMMAERTS M.C., CAMMAERTS R., 1980. — Food recruitment strategies of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica ruginodis*. *Behav. Processes*, 5, 251-270.
- CAMMAERTS R., 1977. — Secretions of a beetle inducing regurgitation in its host ant. *Proc. VIIIth Intern. Congr. IUSSI, Wageningen, The Netherlands*, 1977, p. 295.
- COLE B.J., 1980. — Repertoire convergence in two mangrove ants, *Zacryptocerus varians* and *Camponotus (Colobopsis) sp.* *Insectes Sociaux*, 27, 265-275.
- CORN M.L., 1980. — Polymorphism and polyethism in the neotropical ant *Cephalotes atratus* (L.). *Insectes Sociaux*, 27, 29-42.
- COURET H., 1978. — Marquage des pistes chez les *Dolichoderinae* (Hym. Formicidae). Etude comparative de trois espèces : *Tapinoma erraticum*, *Tapinoma nigerrimum*, *Iridomyrmex humilis*. Thèse 3e Cycle, Université de Toulouse, 107 p.
- COURET H., PASSERA L., 1979. — Marquage des pistes alimentaires chez trois espèces de *Dolichoderinae* (Hym. Formicidae) : *Tapinoma erraticum* (Latr.), *Tapinoma nigerimum* (Nyl.) et *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Ann. Sci. Nat. zool. 13e sér.*, 1, 39-48.
- DLUSSKY G.M., VOLTZIT O.V., SULKHANOV A.V., 1978. — En Russe : Organization of group foraging in ants of the genus *Myrmica*. *Zool. Zh.*, 57, 65-77.
- FELLERS J.M., FELLERS G.M., 1976. — Tool use in a social insect and its implications for competitive interactions. *Science*, 192, 70-72.
- FREE J.B., 1956. — A study of the stimuli which release the food begging and offering responses of worker honeybees. *Brit. J. Anim. Behav.*, 4, 94-101.
- FREE J.B., 1970. — The behavior of wasps (*Vespa germanica* L. and *V. vulgaris* L.) when foraging. *Insectes Soc.*, 17, 11-20.
- FREELAND J., 1958. — Biological and social patterns in the Australian bulldog ants of the genus *Myrmecia*. *Australian J. Zool.*, 6, 1-18.
- FUCHS S., 1976. — An Informational Analysis of the Alarm Communications by Drumming Behavior in Nests of Carpenter Ants (*Camponotus*, Formicidae, Hymenoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1, 315-336.
- GALLIOT G., AZOEUF P., 1979. — Etude quantitative des transferts de nourriture entre ouvrières d'âge connu chez l'Abeille domestique (*Apis mellifica* L.). *Insectes Sociaux*, 26, 39-49.
- HANGARTNER W., 1967. — Spezifität und Inaktivierung des Spurpheromons von *Lasius fuliginosus* Latr. und Orientierung der Arbeiterinnen im Duftfeld. *Z. Vergl. Physiol.*, 57, 103-136.
- HASKINS C.P., 1978. — Sexual calling behavior in highly primitive ants. *Psyche*, 85, 407-415.
- HÖLLDOBLER B., 1970. — Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen II. Das Gastverhältnis der imaginalen *Atemeles pubicollis* Bris (*Col. staphylinidae*) zu *Myrmica* und *Formica* (Hym. Formicidae). *Z. Vergl. Physiol.*, 66, 215-250.
- HÖLLDOBLER B., 1971a. — Recruitment behavior in *Camponotus socius*. *Z. Vergl. Physiol.*, 75, 123-142.
- HÖLLDOBLER B., 1971b. — Sex pheromone in the ant *Xenomyrmex floridanus*. *J. Insect Physiol.*, 17, 1497-1499.

- HÖLLDOBLER B., 1973a. — Zur Ethologie der chemischen Verständigung bei Ameisen. *Nova Acta Leopoldina* n° 208, 259-292.
- HÖLLDOBLER B., 1973b. — *Formica sanguinea* (Formicidae) : Futterbetteln. *Encyclopaedia Cinematographica*, E2.
- HÖLLDOBLER B., 1976a. — Recruitment Behavior, Home Range Orientation and Territoriality in Harvester Ants, *Pogonomyrmex*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1, 3-44.
- HÖLLDOBLER B., 1976b. — Tournaments and slavery in a desert ant. *Science*, 192, 912-914.
- HÖLLDOBLER B., 1977. — Communication in social *Hymenoptera*. In : «*How Animal communicate*», T.A. Sebeok Ed. *Indiana Univ. Press.*, 418-471.
- HÖLLDOBLER B., MÖGLICH M., 1980. — The foraging system of *Pheidole militicida* (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Sociaux*, 27, 237-264.
- HÖLLDOBLER B., MÖGLICH M., MASCHWITZ U., 1974. — Communication by tandem running in the ant *Camponotus sericeus*. *J. Comp. Physiol.*, 90, 105-127.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E.O., 1978. — The multiple recruitment systems of the African Weaver Ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera : Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 19-60.
- HOWSE P.E., 1965. — On the significance of certain oscillatory movements of termites. *Insectes Sociaux*, 12, 335-346.
- HUBER P., 1810. — *Recherches sur les mœurs des fourmis indigènes*. Paris, Genève, Pashaud, 328 p., 2 pl. h.t.
- ISHAY J., IKAN R., 1968. — Gluconeogenesis in the oriental hornet *Vespa orientalis* F. *Ecology*, 49, 169-171.
- JAFFE K., HOWSE P.E., 1979. — The mass recruitment system of the leaf cutting-ant, *Atta cephalotes* (L.). *Anim. Behav.*, 27, 930-939.
- JAISSON P., 1969. — Etude de la distribution des organes sensoriels de l'antenne et de leurs relations possibles avec le comportement chez deux Fourmis Myrmicines : *Myrmica laevinodis* Nyl. et *Aphaenogaster gibbosa* Latr. récoltées dans la région des Eyzies. *Insectes Sociaux*, 16, 279-312.
- JAISSON P., 1980. — Les colonies plurispécifiques : un modèle pour l'étude des fourmis. *Congrès sur les sociétés d'Insectes, UIEIS, section française, Sénanque, sept. 1980. Biol. Ecol. Médit.*, 7, 123-128.
- JAISSON P., FRESNEAU D., 1978. — *Evolution sociale chez deux fourmis mexicaines*. Film 16mm, Réal. P. Wauquier, Coprod. SFRS — Université Paris Nord — CIES, 27 mn.
- KAISLING, K.E., RENNER M., 1968. — Antennale Rezeptoren für Queen Substance und Sterzelduft bei der Honigbiene. *Z. Vergl. Physiol.*, 59, 357-361.
- KÜRŠCHNER I., 1969. — Über den Bau der Antennen von *Formica pratensis* Retzius 1783, Unter besonderer Berücksichtigung der Sensillen. *Beitr. ent.*, 19, 273-280.
- LANE A., 1977. — Recrutement et orientation chez la fourmi *Leptothorax unifasciatus* (Latr.) : rôle de la piste et des tandems. *Thèse de 3ème Cycle, Université de Dijon*, 124 p.
- LE MASNE G., 1953. — Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis. *Ann. Sci. Nat.*, 11è série, 15, 1-56.
- LENOIR A., 1973a. — Les communications antennaires durant la trophallaxie entre ouvrières du genre *Myrmica*. *Proc. VIIth Congr. IUSSI, London 1973*, 226-233.
- LENOIR A., 1973b. — Influence de sections de tarsi antérieurs sur le comportement de trophallaxie de 2 espèces de fourmis (*Myrmica scabrinodis* Nyl. et *Lasius emarginatus* Ol.). *C.R. 96è Congrès Nat. Soc. Sav., Toulouse, 1971 (sciences)*, 3, 531-540.

- LENOIR A., 1979. — Le comportement alimentaire et la division du travail chez la Fourmi *Lasius niger* L. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 113, 79-334.
- LENOIR A., 1982. — An informational analysis of antennal communication during trophallaxis in the ant *Myrmica rubra*. *Behav. Processes*, à paraître.
- LENOIR A., JAISSON P., 1974. — Les communications tactiles interindividuelles au cours des relations trophiques dans les sociétés de Fourmis. *Bull. Audiophonol.*, 4, 107-120.
- LEUTHOLD R.H., 1968. — Recruitment to food in the ant *Crematogaster ashmeidi*. *Psyche*, 75, 334-350.
- LEUTHOLD R.H., 1975. — Orientation mediated by pheromones in social insects. *Proc. Symp. IUSSI «Pheromones and defensive secretions in social insects»*, Noirot, Howse and Le Masne, eds., Dijon, 1975, 197-211.
- LÉVIEUX J., 1966. — Note préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens* F. (Hymenoptera : Formicidae). *Insectes Sociaux*, 13, 117-126.
- LINDAUER M., KERR W.E., 1960. — Communication between the workers of stingless bees. *Bee world*, 41, 29-41, 65-71.
- LONGHURST C. HOWSE P.E., 1979. — Foraging, recruitment and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera : Formicidae) from the Nigerian Guinea savanna. *Insectes Sociaux*, 26, 204-215.
- LOSEY G.S., 1978. — Information theory and communication. In : «Quantitative Ethology», P.W. Colgan, Ed., John Wiley and Sons, 43-78.
- MARKL H., HÖLLDOBLER B., 1978. — Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). II. Vibration Signals. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 4, 183-216.
- MASCHWITZ U., 1966. — Das speichelsekret der Wespenlarven and seine biologische Bedeutung. *Z. Vergl. Physiol.*, 53, 228-252.
- MASCHWITZ U., HÖLLDOBLER B., MÖGLICH M., 1974. — Tandemlaufen als Rekrutierungsverhalten bei *Bothroponera tesserinoda* Forel (Formicidae : Ponerinae). *Z. Tierpsychol.*, 35, 113-123.
- MASCHWITZ U., MÜHLZNBZEG M., 1975. — Zur jagdstrategie einiger orientalischer *Leptogenys*. Arten (Formicidae : Ponerinae). *Oecologia*, 20, 65-83.
- MASCHWITZ U., SCHÖNEGGE P., 1977. — Recruitment gland of *Leptogenys chinensis*. A new type of pheromone gland in ants. *Naturwissenschaften*, 64, 589.
- MASSON C., CORBIÈRE G., CLARAC F., 1969. — Modification de l'activité électrique du deutocérébron par stimulations tactiles de l'antenne chez la Fourmi *Camponotus ligniperda* Latr. *C.R.Soc. Biol.*, 163, 445-459.
- MASSON C., FRIGGI A., 1971. — Réponses périphériques obtenues au niveau des récepteurs olfactifs de l'antenne de l'ouvrière de *Camponotus vagus* Scop. (Formicidae). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 272, D, 2346-2349.
- MASSON C., FRIGGI A., 1974. — Codage de l'information par les cellules des récepteurs olfactifs de l'antenne de *Camponotus vagus*. *J. Insect Physiol.*, 20, 763-782.
- MÖGLICH M., 1973. — Communication during nest-moving in ants. *Proc. VIIth Int. Congr. IUSSI, London, 1973*, 274-279.
- MÖGLICH M., 1980. — Tandem calling pheromone in the genus *Leptothorax* (Hymenoptera, Formicidae) : behavioral analysis of specificity. *J. Chem. Ecol.*, 5, 35-52.
- MÖGLICH M., HÖLLDOBLER B., 1974. — Social carrying behavior and division of labor during nest moving in ants. *Psyche*, 81, 219-236.
- MÖGLICH M., HÖLLDOBLER B., 1975. — Communication and Orientation during Foraging and Emigration in the Ant *Formica fusca*. *J. Comp. Physiol.*, 101, 275-288.
- MÖGLICH M., MASCHWITZ U., HÖLLDOBLER B., 1974. — Tandem-calling. A new kind of signal in ant communication. *Science*, 186, 1046-1047.

- MONTAGNER H., 1966. — Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les Guêpes du genre *Vespa*. *Thèse Doctorat ès-Sciences, Université de Nancy*, 1966, 143 p.
- MONTAGNER H., PAIN J., 1977a. — Analyse du comportement trophallactique des jeunes abeilles (*Apis mellifera* L.) par l'enregistrement cinématographique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272, D, 297-300.
- MONTAGNER H., PAIN J., 1971b. — Etude préliminaire des communications entre ouvrières d'abeilles au cours de la trophallaxie. *Insectes Sociaux*, 18, 117-192.
- MONTAGNER H., PAIN J., 1973. — Etude comparative des communications antennaires dans les sociétés de Guêpes *Vespa* et la société d'Abeilles domestiques. *Proc. VIIIth Congr. IUSSI, London, 1973*, 281-286.
- PASSERA L., 1978. — Mise en évidence d'une phéromone inhibitrice de la ponte des ouvrières chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *C.R. Acad. Sc., Paris*, 286, D, 1507-1509.
- RICHARDS O.W., 1971. — The biology of the social wasps (Hym. Vespidae). *Biol. Rev.*, 46, 483-528.
- SCHNEIDER D., 1964. — Insect antennae. *Ann. Rev. Entomol.*, 9, 103-122.
- SEELEY T.D., 1979. — Queen substance dispersal by messengers workers in Honey bee colonies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 5, 391-415.
- SLIFER E.H., 1961. — The fine structure of Insect sens organs. *Intern. Rev. Cytol.*, 11, 125-159.
- SUDD J.M., 1957. — Communication and recruitment in Pharaoh's ant. *Brit. J. Animal Behav.*, 3, 104-109.
- SZLEP-FESSEL R., 1970. — The regulatory mechanism in mass foraging and the recruitment of soldiers in *Pheidole*. *Insectes Sociaux*, 17, 233-244.
- SZLEP R., JACOBI T., 1967. — The mechanism of mass-recruitment to mass-foraging in colonies of *Monomorium venustum* Smith., *M. subopacum* ssp. *phoenicium* Em, *Tapinoma israelis* For. and *T. simrothi* v. *phoenicium* Em. *Insectes Sociaux*, 14, 25-40.
- TOPOFF H., MIRENDA J., 1978. — Precocial behaviour of callow workers of the army ant *Neivamyrmex nigrescens* : importance of stimulation by adults during mass recruitment. *Anim. Behav.*, 26, 698-706.
- TOROSSIAN C., 1972. — Etude des communications antennaires chez les Formicoidea. Analyse par enregistrement photo-cinématographique du comportement des ouvrières de *Dolichoderus quadripunctatus* lors d'échanges alimentaires pratiqués au bénéfice du couvain. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 277, D, 2759-2761.
- TOROSSIAN C., 1973a. — Etude des communications antennaires chez les Formicoidea. Analyse par enregistrement photo-cinématographique du comportement trophallactique lors d'échanges alimentaires pratiqués entre ouvrières de la Fourmi *Dolichoderus quadripunctatus*. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 277, D, 1381-1384.
- TOROSSIAN C., 1973b. — Etude des communications antennaires chez les Formicoidea. Analyse du comportement trophallactique des ouvrières de *Dolichoderus quadripunctatus* (L.) lors d'échanges alimentaires pratiqués au bénéfice des sexués de la colonie. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 277, D, 2073-2075.
- TRANIELLO J.F.A., 1977. — Recruitment behavior, orientation and the organization of foraging in the carpenter Ant *Camponotus pennsylvanicus* De Geer. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 2, 61-79.
- VANCASSEL M., CAUSSANEL C., 1968. — Contribution à l'étude descriptive du comportement de *Labidura riparia* (Labiduridae, Dermaptera). *Rev. Comp. Animal.* 2, n° 3, 1-18.

- VERHAEGHE J.C., 1977. — Group recruitment in *Tetramorium caespitum*. *Proc. VIIIth Intern. Congr. IUSI, Wageningen, The Netherlands, Sept. 1977*, 67-68.
- VERHAEGHE J.C., CHAMPAGNE P., PASTEELS J.M., 1980. — Le recrutement alimentaire chez *Tapinoma erraticum*. *Biol. Ecol. Médit.*, 7, 167-168.
- VOLTZIT O.V., 1979. — En Russe : Organization of group foraging in ants *Aphaenogaster subterranea* (Hym. Formicidae). *Zool. Zh.*, 58, 1827-1834.
- WALLIS D.I., 1961. — Food-sharing behaviour of the ants *Formica sanguinea* and *Formica fusca*. *Behaviour*, 17, 17-47.
- WASMANN E., 1899. — Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. *Zoologica*, 26, 132 p., 3 pls.
- WILSON E.O., 1959. — Communication by tandem-running in the ant genus *Cardiocondyla*. *Psyche*, 66, 19-34.
- WILSON E.O., 1962. — Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) 1. The organization of mass-foraging. *Anim. Behav.*, 10, 134-147.
- WILSON E.O., 1971. — *The Insect Societies*. Cambridge : Belknap Press Harvard, x + 548 p.
- WILSON E.O., 1976. — A social ethogram of the neotropical arboreal ant *Zacryptocerus varians* (Fr. Smith). *Anim. Behav.*, 24, 354-363.
- YOUNG A.M., 1977. — Notes on the foraging of the giant tropical ant *Paraponera clavata* on two plants in tropical wet forest. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 12, 41-51.
- ZABELIN S.I., 1979. — En Russe : The transfer of information on the direction of movement to the lure by tactile code in ants, *Tapinoma simrothi* Karavaievi (Hym. Formicidae). *Zool. Zh.*, 58, 1168-1171.