

MINISTÈRE DE L'ÉDUCATION NATIONALE  
COMITÉ DES TRAVAUX HISTORIQUES ET SCIENTIFIQUES

**COMPTES RENDUS**  
**DU**  
**QUATRE-VINGT-SEIZIÈME CONGRÈS**  
**NATIONAL DES SOCIÉTÉS SAVANTES**

TOULOUSE  
1971

**SECTION DES SCIENCES**

**TOME III**

***Biologie générale***  
***et animale***

(EXTRAIT)

Lenoir (Alain)  
Influence de sections de tarses antérieurs  
sur le comportement de trophallaxie  
de deux espèces de Fourmis  
(*Myrmica scabrinodis* Nyl. et *Lasius emarginatus* Ol.)

PARIS  
BIBLIOTHÈQUE NATIONALE  
1973

# INFLUENCE DE SECTIONS DE TARSES ANTÉRIEURS SUR LE COMPORTEMENT DE TROPHALLAXIE DE DEUX ESPÈCES DE FOURMIS

(*MYRMICA SBABRINODIS* NYL.  
ET *LASIUS EMARGINATUS* OL.)

par Alain LENOIR

assistant au Laboratoire de psychophysiologie de l'Université de Tours

## RÉSUMÉ

Des sections de tarsi antérieurs effectuées sur deux espèces de Fourmis ne modifient pas quantitativement les échanges de nourriture. L'ablation n'affecte pas la mise en jeu des contacts trophallactiques mais perturbe leur déroulement. Le phénomène, très peu sensible chez *Myrmica*, se traduit chez *Lasius* par une augmentation de la durée des échanges. Cet accroissement provient de l'influence des receveuses sur les donneuses.

## INTRODUCTION

Les échanges de nourriture liquide entre adultes sont connus depuis longtemps chez les Insectes sociaux : Huber, dès 1810 (p. 178-9), a donné une première description du phénomène chez les Fourmis; il distingue d'une part la Fourmi qui reçoit les aliments et ne cesse de « flatter » celle qui d'autre part la nourrit. La receveuse déploie avec ses antennes une activité singulière, mais « fait aussi jouer sur les parties latérales de la tête de sa nourrice ses pattes antérieures ». Ainsi, non seulement les antennes interviennent dans ce qu'il appelle « le langage antennal » mais aussi les pattes antérieures.

Dans le cadre plus général de l'étude des fonctions de communication chez les Insectes sociaux, et dans la mesure où l'on pense, en accord avec Chauvin (1969, p. 195) « qu'une certaine quantité d'informations doit être transmise à l'aide des attouchements antennaires », il est intéressant d'examiner les signaux tactiles qui sont échangés par les

deux partenaires d'une trophallaxie et en particulier au niveau des tarsi antérieurs.

Les auteurs qui ont décrit ces phénomènes n'apportent que peu de précision. Le Masne (1951, p. 1105) signale l'intervention possible des tarsi dans le phénomène de sollicitation. Wallis (1961) a étudié le comportement d'échange de nourriture chez *Formica fusca* et *F. sanguinea*. Cet auteur n'est pas arrivé à isoler des stimulus précis qui déclenchent ou accompagnent la trophallaxie, tels qu'on les connaît chez les Guêpes (Montagner, 1966) ou chez les Abeilles (Montagner et Pain, 1971). Il a cependant distingué une palpation avec les antennes seules, d'une palpation avec les antennes et les pattes antérieures ensemble sur la tête de la partenaire. Ce second type de palpation témoigne d'une forte tendance à donner ou à recevoir et il est plus fréquent chez la receveuse.

Nous avons essayé de déterminer l'importance des tarsi antérieurs dans le comportement de trophallaxie grâce à des observations portant sur des animaux privés de ces appendices.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'expérience a porté sur deux espèces prises dans les deux sous-familles les plus répandues en France : *Myrmica scabrinodis* Nyl. (détermination H. Kutter) très abondante dans les landes de la forêt de Chinon, et *Lasius emarginatus* Ol., fréquente dans les murs et les souches. Cette deuxième espèce est une des moins lucifuges de nos Formicines ce qui en rend l'observation plus facile.

Pour chaque espèce des groupes de 30 ouvrières ont été maintenues en élevage artificiel. Cinq nids sont utilisés comme témoins, cinq autres contiennent les Fourmis opérées. La section du tarse antérieur se fait après anesthésie de quelques secondes au gaz carbonique, une goutte d'alcool à 95° est déposée sur la plaie pour coaguler rapidement l'hémolymphe qui s'écoule (Jaisson, 1969, p. 298). Dans tous les cas, on a conservé l'éperon pectiné du tibia (voir fig. 1) qui sert à la Fourmi pour peigner ses antennes, sa tête, ses palpes, ses mandibules et aussi la partie postérieure de son corps. Pour le nettoyer quand il est sale, la fourmi le fait passer et repasser contre sa bouche (Forel, 1874, p. 134). Janet (1895) confirme que le véritable usage de l'organe tibio-tarsien est le nettoyage de l'antenne. C'est son rôle, sinon exclusif, du moins le plus important.

Les *Myrmica* sont élevées dans un tube de verre avec un abreuvoir fermé par un tampon de coton bien serré (Chauvin, 1947) et recouvert d'un cache noir qui est enlevé au moment des observations. Les *Lasius emarginatus* sont beaucoup plus difficiles à élever en petit nombre et meurent très vite en tube. D'autre part, elles s'acharnent sur le coton obturant le tube. Pour éviter ces inconvénients, elles ont été placées dans une boîte de Pétri de 9 cm de diamètre recouverte d'une plaque de verre. Au centre une mèche de coton qui trempe dans un pilulier assure

par capillarité, une humidité satisfaisante. L'éclaircissement suit la photopériode naturelle (juin-juillet).

La durée des trophallaxies est mesurée pendant un temps déterminé, aussi bien pour les donneuses que pour les receveuses. Quelques secondes après l'introduction d'une goutte de miel dans un nid, celui-ci est découvert; très vite, un certain nombre de Fourmis viennent se nourrir. Elles deviendront donneuses à l'égard du reste du groupe. Afin de noter plus facilement les durées des trophallaxies, l'observation ne commence

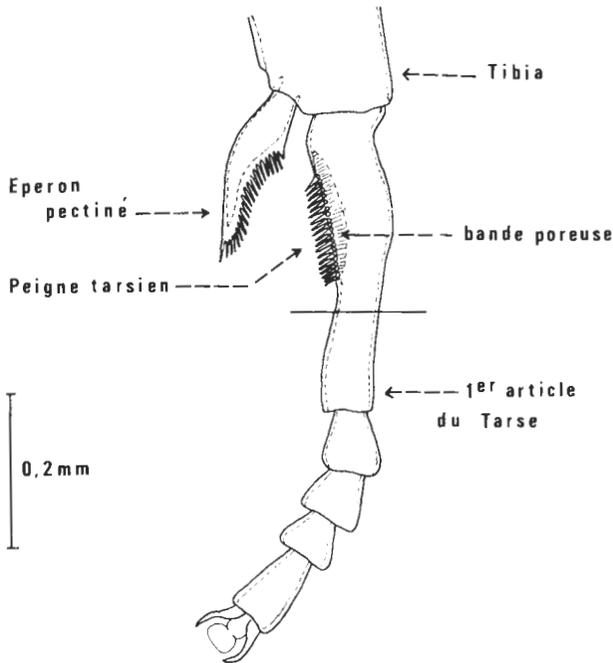


FIG. 1. — Localisation de la section effectuée au niveau du premier article du tarse de la patte antérieure de *Myrmica* (d'après JANET, 1895, p. 692).

qu'après une période préliminaire de 5 minutes chez *Lasius* et de 30 minutes chez *Myrmica*. En effet, au début de l'expérience, on observe des grappes d'ouvrières autour d'une ou plusieurs donneuses, avec un va-et-vient continu. Ensuite les échanges se font le plus souvent en tête à tête ce qui permet une observation plus précise. Après cette période préliminaire on procède aux comptages pendant une demi-heure pour *Lasius* et une heure pour *Myrmica*. Il n'est pas apparu utile de prolonger l'observation pour les *Lasius* car la fréquence des échanges diminue rapidement. Les animaux restent à jeun entre deux observations. L'opération est répétée 5 fois pour chacun des 5 nids, ce qui fait 25 observations pour les témoins (T) et 25 pour les animaux opérés (O).

## RÉSULTATS

## 1. Observations diverses.

On note une certaine activité chez les ouvrières de *Myrmica* dont quelques-unes se rendent dans la zone éclairée du nid. Chez les animaux opérés on compte en moyenne 4,2 ouvrières alors que chez les témoins ce nombre est de 3,3 (tabl. I).

TABLEAU I  
(*Myrmica*)

	TÉMOINS	OPÉRÉS
Nombre de relevés . . . . .	95	110
Nombre moyen de forageuses . . .	3,3	4,2
Intervalle de confiance à 95 % . . .	0,4	0,4
	$t = 3,06^*$	

\* significatif à 5 %.

Il semble donc que l'opération entraîne une légère augmentation de l'activité des animaux. Cette différence est difficile à interpréter, on pourrait penser à une activation centrale, mais il est douteux que celle-ci persiste durant plusieurs semaines.

Chez *Lasius* un tel phénomène n'a pas été observé car les animaux se tiennent immobiles pour la plupart, groupés autour du coton humide. Dans ce cas on ne note pas de différence entre les deux groupes expérimentaux.

— Le toilettage des animaux est très difficile pendant quelques jours chez les opérés, puis ils s'adaptent et sont capables de nettoyer leurs antennes de façon efficace avec leurs moignons de pattes.

— La mortalité dans les groupes témoins et opérés, est du même ordre (fig. 2). Cela est confirmé par les tableaux de contingence  $2 \times 2$  entre le nombre de morts et le nombre de vivants qui ne donnent jamais de  $\chi^2$  significatif.

— Les animaux témoins arrachent de nombreux fils de coton: cette activité est très ralentie chez les opérés. En effet, les tarsi antérieurs grâce à leurs griffes servent à agripper et à tirer les fils de coton.

## 2. Nombre de trophallaxies.

Le nombre de receveuses et de donneuses est compté pour chaque période d'observation. Après la période préliminaire on n'observe plus de grappes, mais au maximum 3, parfois 4 receveuses pour une donneuse.

Les résultats sont consignés dans le tableau II.

Il ne paraît pas utile de faire le rapport entre le nombre de donneuses ou de receveuses et le nombre de fourmis du nid. En effet on pourrait supposer que le nombre de trophallaxies est à peu près proportionnel au nombre de Fourmis présentes, mis à part un effet de groupe possible

### Nombre d'Ouvrières

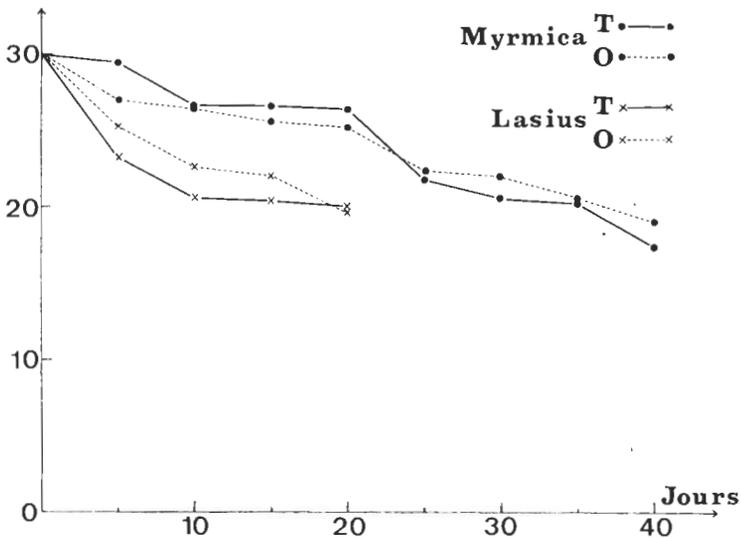


FIG. 2. — Représentation de la survie des ouvrières dans les élevages pendant la durée de l'expérimentation chez les témoins (T) et les opérés (O).

mais non étudié. Cela signifierait qu'il existe une corrélation entre le nombre de trophallaxies et le nombre de Fourmis. Mais la dispersion des résultats est beaucoup trop grande pour mettre en évidence une telle corrélation. En conséquence on s'est contenté de comparer les nombres de trophallaxies observées pour chaque nid.

Dans tous les cas, le nombre de receveuses et de donneuses est légèrement plus faible chez les animaux opérés, mais il s'agit d'une tendance qui n'est pas vérifiée statistiquement.

La section des tarsi antérieurs n'a donc pas d'influence notable sur le nombre de trophallaxies.

TABLEAU II

	<i>Myrmica</i>		<i>Lasius</i>	
	T	O	T	O
Nombre d'observations . . .	23	25	25	25
Nombre moyen de Fourmis	20,65 1,8	21,5 2,2	20,5 1,7	21,2 1,7
Nombre moyen de :				
— Receveuses . . . . .	40,2 6,1 $t = 0,8$	36,8 6,1	25,8 6,2 $t = 0,6$	23,3 6
— Donneuses . . . . .	32,7 4,4 $t = 1,1$	29,2 4,6	22,7 5,3 $t = 0,4$	21,1 5,2
Durée moyenne en secondes des				
— Réceptions . . . . .	31,6 2,8 $t = 0,3$	32,75 3,2	66,3 7,9 $t = 2,87^*$	85,2 7
— Dons . . . . .	36,3 3,9 $t = 0,4$	37,6 4,4	72,3 8,9 $t = 2,36^*$	90,5 12,1

T = Témoins  
O = Fourmis opérées  
\* significatif à 5 %.

Les moyennes sont suivies de l'intervalle de confiance à 95 %.

### 3. Durée des trophallaxies.

Les résultats sont sensiblement différents et sont analysés sous deux aspects. Sont comparées : d'une part les moyennes avec le test  $t$ , et d'autre part les distributions des durées groupées en classes avec le test  $\chi^2$ .

#### a) Comparaison des moyennes (tabl. II).

Il faut noter tout d'abord que la durée des trophallaxies est beaucoup plus longue chez *Lasius* que chez *Myrmica*. C'est un phénomène que l'on peut relier au régime alimentaire : les *Lasius* se nourrissent essentiellement de liquides sucrés (miellat des Pucerons) et sont ainsi amenées à utiliser ce mode de distribution de nourriture beaucoup plus fréquemment que les *Myrmica*, essentiellement carnivores. Dans cette seconde espèce l'écart entre les moyennes est seulement d'une seconde, ce qui est très faible. Pour *Lasius* par contre la durée des échanges s'accroît chez

les animaux opérés de 20 secondes environ pour les receveuses comme pour les donneuses. Cela représente une augmentation de l'ordre de 30 %; un tel résultat est significatif.

b) *Comparaisons des distributions.*

TABLEAU III  
*Comparaison entre témoins et opérés  
des distributions des durées des échanges*

Nombre de classes	<i>Myrmica</i>		<i>Lasius</i>	
	8		9	
	T	O	T	O
Réceptions-nombre de données . . . . .	925	920	644	582
— comparaison . . . . .	$\chi^2 = 13,2^*$		$\chi^2 = 15,53^{**}$	
Dons-nombre de données . . . . .	722	730	567	527
— comparaison . . . . .	$\chi^2 = 8,91$		$\chi^2 = 8,14$	

T = Témoins

O = Fourmis opérées

\* significatif à 10 %.

\*\* significatif à 5 %.

Les durées des trophallaxies ont été regroupées en classes de 2 à 600 secondes pour *Myrmica* et 800 pour *Lasius*. Sur la figure 3 sont portées les fréquences cumulées en pourcentages en fonctions du logarithme des durées des réceptions chez *Lasius*. Un décalage vers la droite de la courbe représentative des opérés apparaît nettement, ce qui indique une augmentation de la moyenne. Cependant le test du  $\chi^2$  n'indique de variation significative au seuil habituel de 5 % que chez les receveuses de *Lasius*, cela signifie que l'expérimentation a modifié la qualité de la distribution des durées. Si la section du tarse affecte la durée de la trophallaxie, comme nous l'avons montré plus haut, c'est un phénomène continu qui affecte tous les échanges. On notera néanmoins que la comparaison des réceptions donne des valeurs du  $\chi^2$  significatives à 10 % pour *Myrmica*, ce qui montre une variabilité importante, surtout par comparaison avec les valeurs du  $\chi^2$  des donneuses. Cela témoigne d'une perturbation des animaux opérés, *perturbation sensible uniquement chez les receveuses.*

En résumé, il semble que, chez *Lasius*, la section n'affecte pas l'établissement des contacts trophallactiques mais leur déroulement. Les

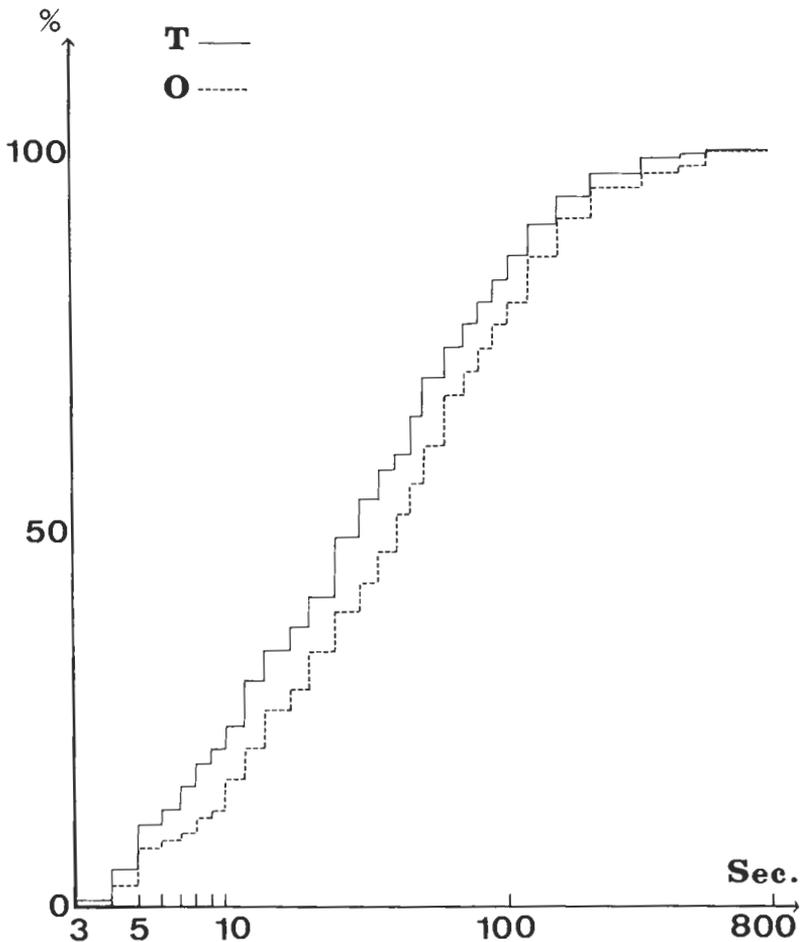


FIG. 3. — Fréquences cumulées des distributions des durées des réceptions chez *Lasius*. En abscisses le log des classes en secondes, en ordonnées les fréquences cumulées pour chaque classe. Nombre de données: 644 pour les Témoins (T) et 582 pour les Opérés (O)

séquences sont plus longues en l'absence des tarse qui auraient par ailleurs une importance plus grande chez les receveuses. En ce qui concerne *Myrmica* le rôle des tarse est tout à fait accessoire.

### INTERPRÉTATION

Des films sur les comportements trophallactiques chez diverses espèces de Fourmis ont été tournés grâce au Service du film de recherche scientifique. Les diverses séquences sont en cours d'analyse en collaboration avec P. Jaisson et feront l'objet d'une prochaine publication. Pour

ce qui concerne ici le rôle des tarsi, on peut déjà dire que le comportement est différent selon les espèces étudiées. L'analyse des films et l'expérimentation aboutissent au même résultat. Chez *Myrmica* les pattes antérieures de la receveuse sont le plus souvent apposées sur les joues de la donneuse et servent de point d'appui. La receveuse ne se sert de ses pattes que pour passer dans une position plus favorable, ou bien pour s'écarter à la fin de l'échange. Si les tarsi antérieurs sont supprimés, l'adaptation est immédiate et la trophallaxie n'est pas du tout perturbée; on constate tout au plus une variabilité plus grande dans la distribution des durées. Les moignons de pattes se déplacent de temps à autre pendant l'échange mais balaient toujours dans le vide. On a observé de telles trophallaxies chez des *Myrmica* normales, où les pattes antérieures de la receveuse n'ont aucun contact avec la tête de la donneuse. Par ailleurs l'ablation ne joue absolument pas sur le fait de donner.

Chez *Lasius* le comportement est beaucoup plus complexe. Wallis (1961) a déjà signalé chez *F. fusca* et *F. sanguinea* l'existence de deux types différents de palpation selon la motivation des individus. Dans les conditions expérimentales présentes on peut penser que les animaux affamés depuis une semaine ont une forte tendance à recevoir la nourriture. Dans ce cas la receveuse déplace ses pattes antérieures en permanence sur la tête de la donneuse. En l'absence des tarsi, l'établissement du contact se réalise tout aussi bien, mais la durée est allongée et la distribution des durées légèrement perturbée. L'influence de la section sur la donneuse est moins sensible; si la durée de l'échange est allongée, on peut penser que c'est en relation avec l'attitude des receveuses. Wallis avait déjà émis cette hypothèse (1961, p. 143) cet auteur pense en effet que la palpation des tarsi est beaucoup plus importante pour la receveuse que pour la donneuse. Ainsi chez *Lasius*, le rôle des tarsi est secondaire puisque leur suppression n'empêche pas les ouvrières de subvenir à leurs besoins par la trophallaxie. Néanmoins les animaux opérés semblent handicapés soit parce qu'ils ne peuvent rompre le contact quand ils le souhaitent, soit, ce qui est plus probable, parce que l'échange est de moins bonne qualité et doit être prolongé. On note en effet chez les opérés des trophallaxies exceptionnelles de 20 minutes et plus, dont certaines sont prolongées bien au-delà de la période d'observation.

## CONCLUSION

D'après la littérature on admet classiquement que les Formicines sont plus évoluées que les Myrmicines, mis à part les genres qui se sont spécialisés secondairement. Les résultats mentionnés ici peuvent être interprétés en accord avec cette manière de voir. On peut en effet considérer que, par rapport aux Myrmicines, la gamme d'interstimulations se soit enrichie chez certaines Formicines en ajoutant aux contacts antennaires des contacts du tarse, celui-ci passant d'un simple rôle de point d'appui à une véritable palpation. D'autre part ces expériences confirment les résultats de Jaisson (1969, p. 309) qui pense que le comporte-

ment de donneuse serait le plus fondamental pour la trophallaxie. La régurgitation apparaît comme un acte nécessaire pour l'ouvrière gavée. Elle s'exécute sans nécessiter l'intégrité des pattes antérieures et des antennes, ce qui n'est pas le cas pour la sollicitation.

### BIBLIOGRAPHIE

- CHAUVIN (R.). — 1947 — Sur l'élevage du *Leptothorax nylanderi* (Hyménoptère Formicide) et sur l'essaimage *in vitro*. *Bulletin de la Société zoologique de France* **77**, 151-157.
- CHAUVIN (R.). — 1969 — *Le Monde des Fourmis*. Plon, Paris, 285 p.
- FOREL (A.). — 1874 — Les Fourmis de la Suisse. *Nouveaux Mémoires de la Société helvétique de sciences naturelles*, **26**, 447 p.
- JANET (C.). — 1895 — Étude sur les Fourmis, 8<sup>e</sup> note : Sur l'organe de nettoyage tibio-tarsien de *Myrmica rubra* L. race *Lævinodis* Nyl. *Annales de la Société entomologique de France*, **63**, 691-704.
- JAISSON (P.). — 1969 — Étude de la distribution des organes sensoriels de l'antenne et de leurs relations possibles avec le comportement chez deux Fourmis Myrmicines : *Myrmica lævinodis* Nyl et *Aphænogaster gibbosa* Latr. récoltées dans la région des Eyzies. *Insectes sociaux*, **16**, (4), 279-312.
- HUBER (P.). — 1810 — *Recherches sur les mœurs des Fourmis indigènes*. Paschaud, Paris et Genève, 328 p.
- LE MASNE (G.). — 1951 — Échanges de nourriture, trophallaxie et transports mutuels chez les Fourmis, *in*: GRASSÉ (P. P.), *Traité de Zoologie*, **10** (2), 1104-1119.
- MONTAGNER (H.). — 1966 — *Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les Guêpes du genre Vespa*. Thèse, doctorat, Université de Nancy, 143 p.
- MONTAGNER (H.), PAIN (J.). — 1971 — Analyse du comportement trophallactique des jeunes abeilles (*Apis mellifica* L.) par l'enregistrement cinématographique. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, série D, **272**, 297-300.
- WALLIS (D. I.). — 1961 — Food-sharing behaviour of the ants *Formica sanguinea* and *Formica fusca*. *Behaviour*, **17**, 17-47.