

# BULLETIN D'AUDIOPHONOLOGIE

---

PRELANGAGE

I

PRELANGAGE NON VERBAL

DEUXIEME COLLOQUE INTERNATIONAL  
D'AUDIOPHONOLOGIE DE BESANÇON  
NOVEMBRE 1973

---

Dépot légal troisième trimestre 1974

---

Volume 4 Numéro 5 supplémentaire Année 1974

---

A. LENOIR

Tactile language in ants during food exchanges ;  
Relationships with the sensorial receptors.

A. LENOIR spoke of his work concerning tactile language in ants and their Trophallactic exchanges i.e. The exchanges linked with food distribution by carrier ants to sedentary ones. Certain postures are adopted when exchanges are made and are accompanied by feeler palpations. These exchanges were observed with a highly developed filming technique which enabled certain information to be isolated. This information was then interpreted according to Shannon's communication Theory. Slides were used to illustrate this paper.

-----

A. LENOIR

Langage tactile chez les fourmis durant les échanges alimentaires

M. LENOIR expose des travaux portant sur le "langage" tactile chez les fourmis et les échanges TROPHALLACTIQUES, c'est-à-dire les échanges liés à la distribution de nourriture par les fourmis pourvoyeuses aux fourmis sédentaires. Ces échanges se font en adoptant certaines postures et sont accompagnés de palpations antennaires. Ces échanges observés grâce à des techniques cinématographiques très perfectionnées permettent d'isoler des éléments d'information qui sont ensuite interprétés dans la perspective de la théorie de la communication du mathématicien SHANNON. L'exposé est illustré par des diapositives et des films.

## LES COMMUNICATIONS TACTILES INTERINDIVIDUELLES AU COURS DES RELATIONS

## TROPHIQUES DANS LES SOCIÉTÉS DE FOURMIS

par A. LENOIR - Laboratoire de Psychophysiologie  
 Faculté des Sciences 37200 TOURS  
 et P. JAISSON - Laboratoire d'Ethologie Expérimentale (\*)  
 78120 MITTAINVILLE

I - INTRODUCTION

Dans les sociétés d'Insectes il existe une division du travail qui se manifeste déjà dans une très jeune colonie, ou fondation, constituée d'une reine, de quelques ouvrières et quelques larves. L'effectif très faible de ces colonies a permis un marquage individuel des ouvrières à l'aide d'une pastille numérotée, collée sur l'abdomen. Par cette technique, mise au point en laboratoire (H. VERRON 1974) on peut suivre l'évolution du comportement de chaque ouvrière pendant toute sa vie.

L'étude de l'approvisionnement alimentaire dans une telle colonie a fourni des résultats que l'on peut représenter sous forme de sociogramme. La figure 1 présente un sociogramme obtenu avec une jeune colonie de la Fourmi Lasius niger que l'on met en présence d'une source de nourriture sucrée, après un jeûne d'une semaine. On reconnaît tout d'abord les ouvrières pourvoyeuses qui vont s'approvisionner, puis reviennent au nid pour distribuer la nourriture aux individus sédentaires. Au cours de ces échanges, les individus pourvoyeurs régurgitent le liquide alimentaire aux ouvrières sédentaires avec lesquelles ils entrent en contact.

(\*) Les études en microscopie électronique à balayage ont été réalisées avec un appareil CAMECA, type HEB/07 (métallisation des pièces à l'or-palladin). Nous remercions Mme GUILLAUMIN du Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés pour sa collaboration technique.

Ces échanges de nourriture, appelés trophallaxies, sont représentés par des flèches dirigées vers la Fourmi receveuse. Le tracé des flèches est d'autant plus épais que la durée de l'échange est plus longue. Dans ces conditions, le flux trophallactique à l'intérieur du nid converge vers la reine en suivant trois voies principales :

- par échange direct avec les pourvoyeuses
- ou bien par l'intermédiaire d'une seule ouvrière relayeuse
- enfin par l'intermédiaire de deux relayeuses.

Il faut noter aussi que certains individus n'interviennent pas dans les chaînes trophallactiques qui conduisent à la reine.

Les trophallaxies s'accompagnent de stimulations en partie ritualisées qui, pour une grande part, sont d'origine antennaire. L'étude des modalités de ce comportement est réalisée à l'aide d'une technique cinématographique inspirée de celle qu'ont utilisée MONTAGNER (1966) chez les Guêpes sociales, puis MONTAGNER & PAIN (1971) chez l'Abeille.

## II - LE COMPORTEMENT TROPHALLACTIQUE DES FOURMIS DU GENRE MYRMICA

Dans le but d'étudier les intercommunications antennaires, les films ont été tournés à 80 im/sec et analysés image par image.

Dans de nombreuses espèces les trophallaxies se présentent fréquemment sous la forme de grappes d'ouvrières se pressant autour d'une Fourmi pourvoyeuse, ce qui rend difficile l'analyse des mouvements antennaires. Pour cette raison nous nous sommes limités aux échanges entre deux fourmis.

La distinction entre Fourmi donneuse et Fourmi receveuse peut paraître délicate au premier abord. La donneuse a l'abdomen distendu par le miel emmagasiné dans son jabot. Le miel est régurgité entre ses mandibules légèrement ouvertes et ses antennes sont souvent écartées vers l'arrière. La receveuse s'appuie avec ses pattes antérieures sur la tête de sa partenaire sur laquelle elle exerce une palpation permanente à l'aide de ses antennes.

Chez Lasius niger la receveuse utilise également ses pattes antérieures tout au long de l'échange de nourriture.

Chez Camponotus on observe fréquemment des régurgitations spontanées d'ouvrières gavées. La receveuse peut alors se nourrir sans aucun contact antennaire.

La trophallaxie se caractérise en plus de la posture et des battements antennaires par des mouvements de palpes ; les palpes labiaux de la receveuse sont projetés périodiquement vers l'avant. Il est même possible, chez Camponotus, de noter une inversion momentanée du flux trophallactique, la donneuse devenant receveuse et réciproquement.

Avant d'étudier les principales caractéristiques des mouvements antennaires, il faut signaler le rôle des pattes antérieures. Chez Myrmica elles sont immobiles et servent de point d'appui. La Fourmi les utilise pour changer de position. En fait, les pattes antérieures ne sont pas indispensables, comme nous avons pu le montrer par des expériences d'ablation (LENOIR 1973a) et cela se vérifie sur certains films où les pattes antérieures de la receveuse pendent dans le vide.

On rappellera ici les séquences antennaires de Myrmica qui ont été présentées par ailleurs (LENOIR 1973b) :

- La receveuse exerce une palpation générale avec ses antennes qui balayent la tête de la donneuse, parfois même le thorax, d'un mouvement rapide et régulier. La donneuse se caractérise par une activité plus ou moins intermittente. Elle ramène périodiquement ses antennes sur la tête de la receveuse où elle exerce des mouvements de palpation sur le front, les joues, les mandibules et parfois même sur les pattes antérieures de la receveuse. La receveuse, dans certains cas, réagit à cette stimulation en recherchant le contact avec l'antenne de la donneuse dont elle vient frapper le scape ou même le fouet. La donneuse retire alors son antenne ; si elle est sollicitée, la réaction de la receveuse n'est pas toujours efficace et la donneuse retirera son antenne spontanément.
- Ces séquences constituent le schéma général des interactions entre les deux

Fourmis. L'entretien de la trophallaxie exige un équilibre entre les stimulations réciproques de la donneuse et de la receveuse. La rupture de cet équilibre peut avoir pour origine l'un ou l'autre des participants. La donneuse tend à faire cesser la stimulation exercée par la receveuse en recherchant le contact avec l'antenne active de cette dernière. La receveuse peut réagir en venant frapper la base du scape de la donneuse et obtenir ainsi une prolongation de la régurgitation. C'est le plus souvent la receveuse qui est à l'origine de la séparation : elle prépare son retrait en repoussant, d'un va-et-vient rapide de sa patte antérieure, l'antenne de la donneuse.

En conclusion, il semble que les palpations de la receveuse permettent une localisation spatiale de la donneuse, mais il s'y ajoute une stimulation nécessaire pour obtenir puis prolonger la régurgitation. La donneuse contribue à maintenir cette excitation à l'aide de palpations. Les séquences stimulations - réponses sont ritualisées, ce qui permet de penser qu'elles ont une valeur informative.

### III - APPLICATION DE LA THEORIE DE L'INFORMATION

L'analyse détaillée des séquences trophallactiques a permis une tentative d'interprétation basée sur la théorie mathématique des communications de SHANNON (ATLAN 1972). Nous n'avons considéré ici que l'aspect tactile des relations antennaires : chaque contact de l'antenne d'une Fourmi sur la tête de sa partenaire représente un élément d'information. Les diverses zones touchées par l'antenne sont autant d'éléments différents. On peut les appeler des symboles  $x_i$ . Leur succession représente alors un message où chaque symbole apparaît à une fréquence  $p(i)$ . Nous pouvons alors calculer la quantité d'information apportée par chaque symbole ou contact antennaire d'après la formule de SHANNON :

$$H(x) = -\sum p(i) \log_2 p(i)$$

En réalité, durant la palpation, l'antenne a plus de chance de venir frapper successivement deux régions voisines ; dans ce cas la quantité d'information par contact diminue. Les symboles ne sont pas indépendants ;

un symbole  $x_j$  présente une probabilité conditionnelle  $p(j/i)$  d'apparition à la suite de  $x_i$  et ce phénomène peut s'étudier avec une matrice de MARKOV (1er ordre). On définit alors la quantité d'information  $H_M$ .

$$H_M = -\sum p(i) p(j/i) \log_2 p(j/i)$$

avec  $H(x) = H_{MAX} > H_M$

ce qui permet de calculer la redondance du message

$$R = 1 - \frac{H_M}{H_{MAX}}$$

Dans ces conditions nous avons pu montrer que la quantité d'information contenue dans les battements antennaires dépendait de la motivation des Fourmis. En effet, les battements antennaires véhiculent d'autant plus d'information et sont moins redondants que les Fourmis sont plus motivées. Dans le cas d'une donneuse gavée qui régurgite presque passivement en maintenant le plus souvent ses antennes écartées, la quantité d'information par contact est de 1,1 à 1,8 bits avec une redondance de 50%. Par contre, la pourvoyeuse qui recrute ses congénères et souvent les sollicite activement pour les forcer à accepter la régurgitation, présentera des battements antennaires contenant 2,5 à 2,9 bits avec une redondance plus faible de 26 à 35%. Dans tous les cas, la quantité d'information apportée par les battements antennaires de la receveuse est plus forte que celle de sa partenaire : 2,2 bits avec une donneuse gavée et 3,2 bits avec une donneuse qui sollicite. La redondance est faible : 20 à 26%.

Il semble donc que l'activité de la receveuse soit beaucoup plus spécifique que celle de la donneuse. En réalité, tous ces résultats sont sujets à critique dans la mesure où nous avons postulé au départ que les messages sont liés aux contacts et que l'absence de contact n'a pas de valeur informative. Nous pensons cependant qu'ils sont intéressants dans la mesure où ils confirment ceux que nous avons obtenus avec analyse directe des films.

Nous avons ensuite étudié la transmission d'information entre les deux Fourmis, afin de voir si le comportement de l'une était influencé par l'autre. Pour cela on considère un symbole  $x_i$  émis par l'une des parté-

naires, et  $y_j$  la réponse de l'autre.  $x_i$  correspond aux contacts antennaires et  $y_j$  à la réponse antennaire, cette réponse pouvant être par exemple d'écarter une antenne. On définit alors

$$T(x,y) = H(y) - H(y/x)$$

avec  $H(y/x) = -\sum p(i) p(j/i) \log_2 p(j/i)$ .

Il est possible de calculer la quantité d'information transmise en considérant les réactions de la donneuse aux palpations de la receveuse ou vice-versa. Dans tous les cas on trouve des chiffres de 15 à 25%. Cela signifie que les schémas stimulation-réponse, ritualisés, décrits à l'aide du film, ne représentent en moyenne qu'une séquence sur cinq. Le comportement de la donneuse et de la receveuse ne sont liés quantitativement que pour une faible part. Ceci n'exclue d'ailleurs pas la possibilité que les rituels aient une importance fondamentale dans le déroulement de la trophallaxie.

#### II - RECHERCHE DES ZONES SENSORIELLES IMPLIQUEES

Jusqu'à présent nous avons considéré l'antenne dans son ensemble comme émetteur ou récepteur de messages. L'étape suivante de notre travail a consisté à réaliser un relevé topographique des zones de l'antenne qui interviennent dans les contacts au cours d'un échange trophallactique filmé à vitesse rapide. Cette analyse a permis d'aboutir aux résultats suivants :

1. Les articles antennaires les plus utilisés sont les articles terminaux, en particulier le 12<sup>e</sup> et le dernier article, aussi bien chez la donneuse que chez la receveuse. Cependant les articles sous-jacents participent davantage chez la receveuse que chez la donneuse (Fig.2).
2. Au niveau même de l'article terminal nous avons distingué cinq zones de contact qui sont :
  - n°1 la partie inférieure
  - n°2 la partie latérale interne
  - n°3 la partie latérale externe
  - n°4 la partie supérieure
  - n°5 l'extrémité de l'article.

La figure 3 représente l'article terminal d'une antenne droite, en considérant que la tête de la Fourmi est située vers le lecteur.

L'analyse a montré que la zone latérale interne (n°2) intervient le plus souvent. Ceci est particulièrement vrai pour la Fourmi receveuse où l'intervention de cette zone interne est statistiquement plus importante que celle des autres zones ; ce qui n'est pas le cas de la donneuse.

Par opposition les zones latérale externe (n°3) et supérieure (n°4) sont très peu utilisées. On retrouve la même différence pour les articles sous-jacents à l'article terminal.

3. L'étude de l'équipement sensoriel de l'antenne par microscopie électronique à balayage a permis de caractériser ces différentes zones. Il ressort en particulier que la zone latérale externe, dont on a vu qu'elle intervenait très peu lors des contacts, est riche en organes sensoriels olfactifs.

La figure 4 montre une vue de cette aire, sur laquelle on reconnaît les orifices des organes olfactifs. L'intervention presque négligeable de cette région au cours des trophallaxies laisse libres les ouvertures des formations olfactives. La Fourmi peut donc continuer de recevoir des informations chimiques venant du milieu, tout en pratiquant une trophallaxie. A l'inverse la zone latérale interne, très importante au cours des contacts, porte de nombreuses soies qui sont des unités sensorielles tactiles et gustatives (Fig. 4)

## CONCLUSIONS

Si les anciens auteurs n'ont pas hésité à appeler "langage des Fourmis" les contacts antennaires, nous pouvons penser maintenant qu'il s'agit en réalité d'une forme d'intercommunication primitive très différente d'un langage au sens linguistique du terme.

La trophallaxie s'accompagne de mouvements antennaires dont l'ensemble a une valeur informative, alors qu'un mouvement isolé n'a pas, à lui seul, de signification sémantique. La succession des contacts permet une transmission de l'information propre à déclencher, entretenir ou faire cesser l'échange alors que les rituels antennaires n'interviennent apparemment que pour une faible part

dans cette transmission. Il est, par ailleurs, intéressant de souligner que la topographie sensorielle de l'antenne est adaptée à cette forme de communication.

#### B I B L I O G R A P H I E

=====

- ATLAN H. (1972) L'organisation biologique et la théorie de l'information Hermann, Paris, XXI + 300 p.
- LENOIR A. (1973a) Influence des sections des tarsi antérieurs sur le comportement des trophallaxies de deux espèces de Fourmis - C.R. 96<sup>e</sup> Congrès Soc. Savantes, Toulouse, 1971, 3 :531-40
- LENOIR A. (1973b) Les communications antennaires durant la trophallaxie entre ouvrières du genre Myrmica. Proc. VII Congr. IUSI, London 1973, 226-273
- MONTAGNER H. (1966) Le mécanisme et les conséquences des comportements trophallactiques chez les Guêpes du genre Vespa. Thèse Université Nancy, Fanlac, Périgueux, 143 p.
- MONTAGNER H. (1971) Etude préliminaire des communications entre ouvrières d'Abeilles au cours de la trophallaxie - Insectes sociaux 18 (3) : 177-192
- PAIN J.
- VERRON H. (1974) Une technique de marquage des Insectes de petite taille (à paraître).

FIG 1 - Relations trophiques Colonie n°1  
*Lasius niger*  
 (19 MARS 1973)

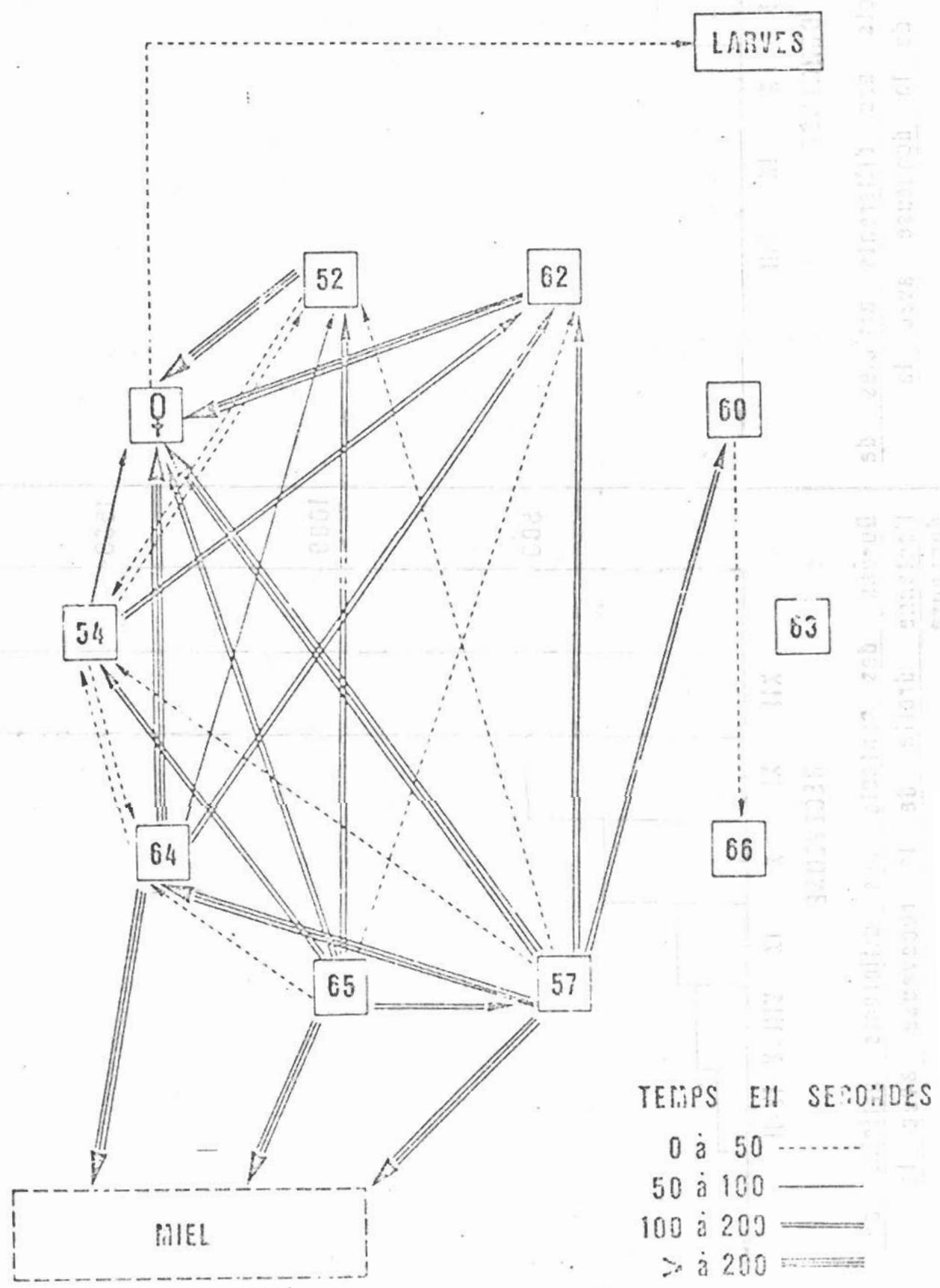
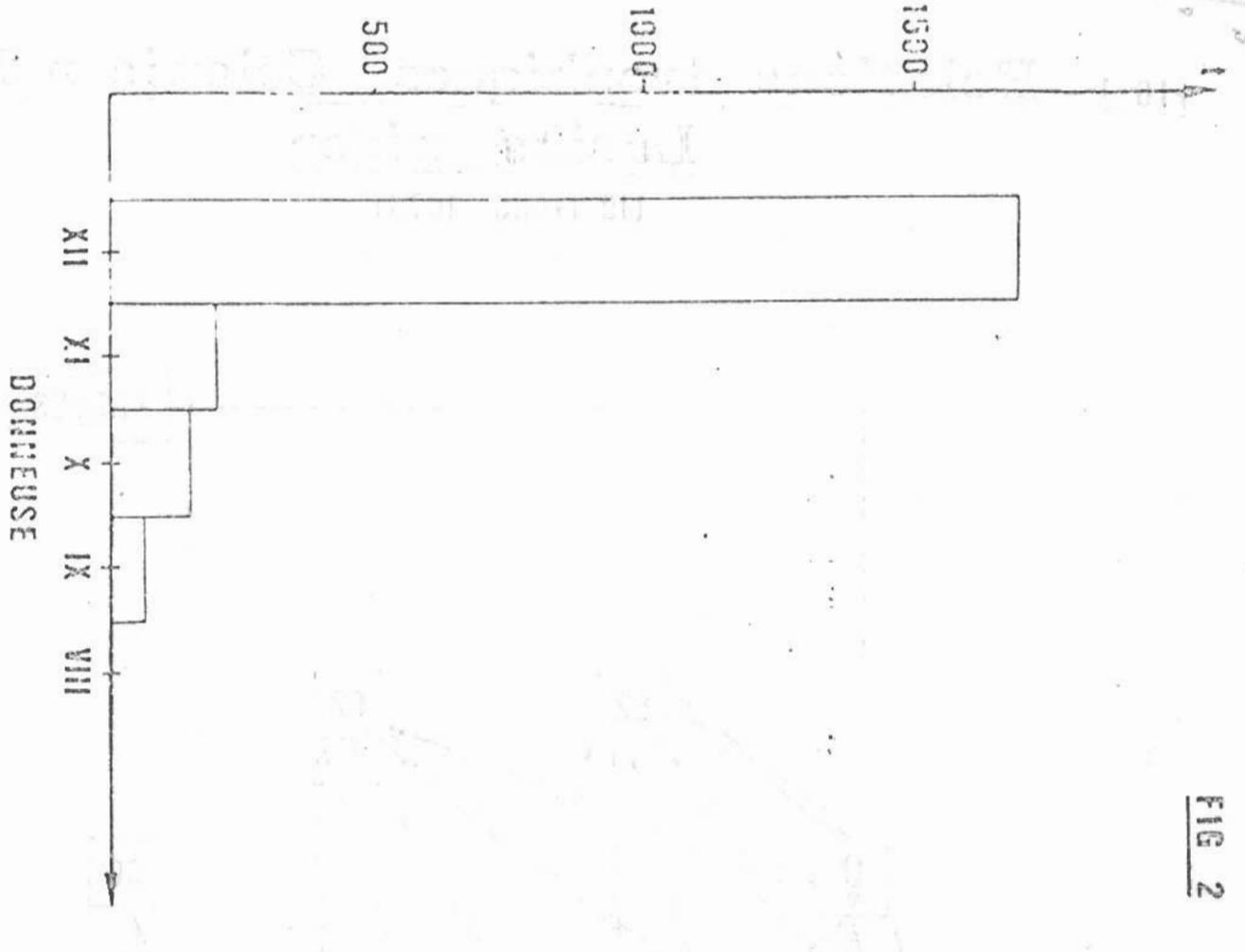
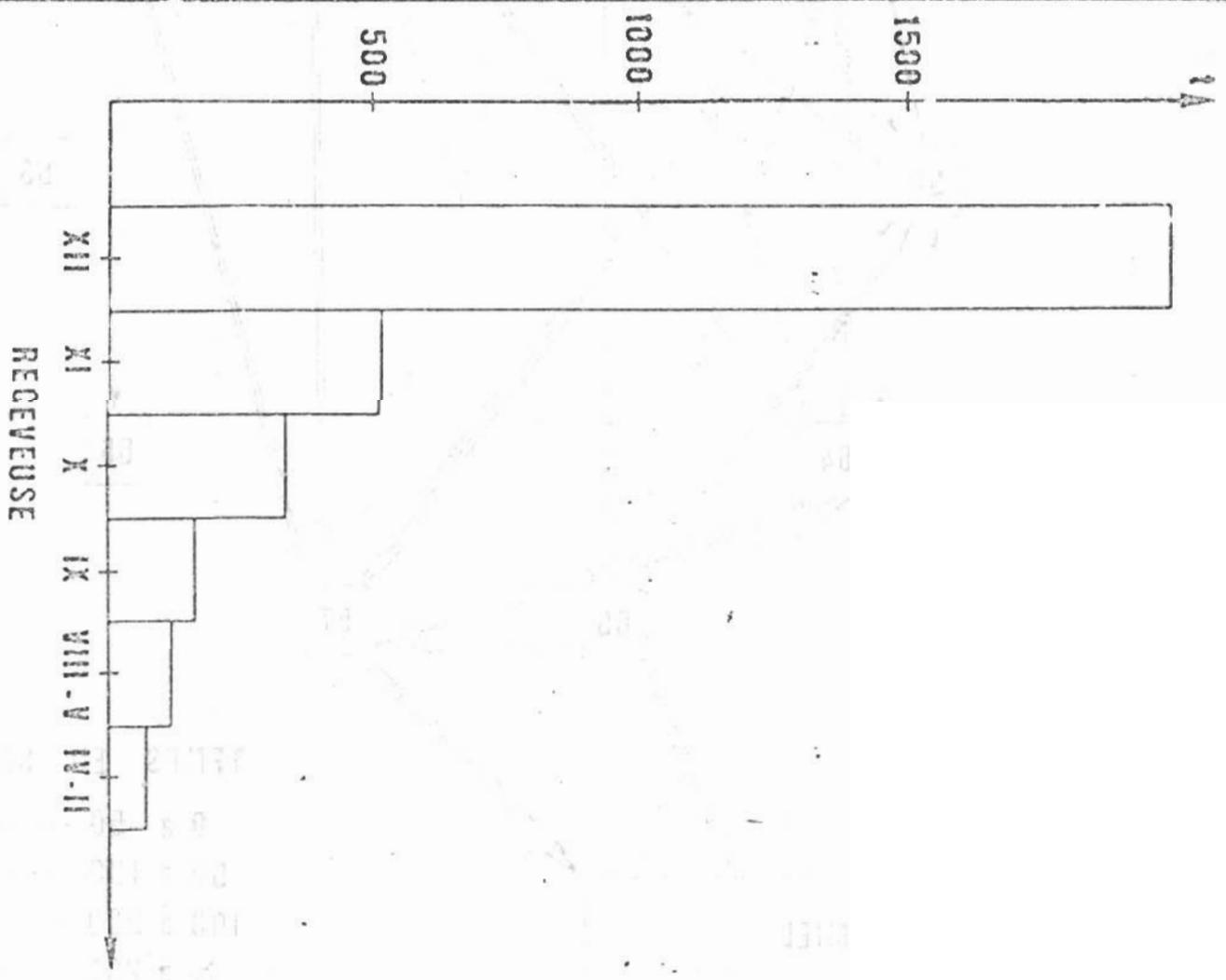


FIG 2



Durées des contacts des différents articles de l'antenne gauche de la donneuse avec la receveuse



Durées des contacts des différents articles de l'antenne droite de la receveuse avec la donneuse

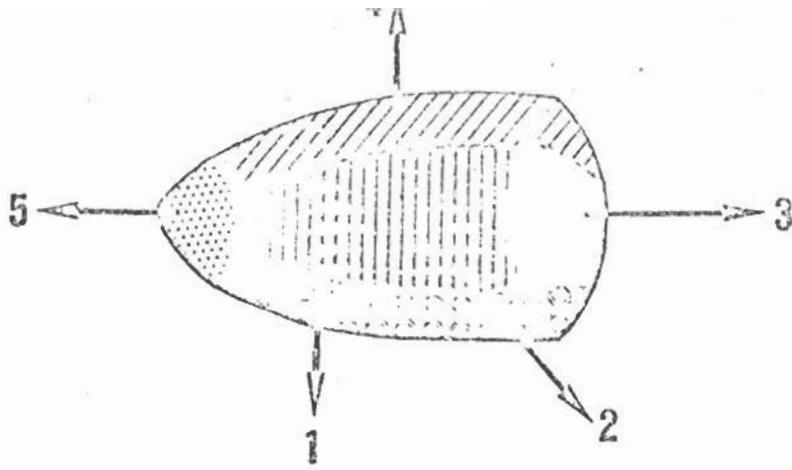
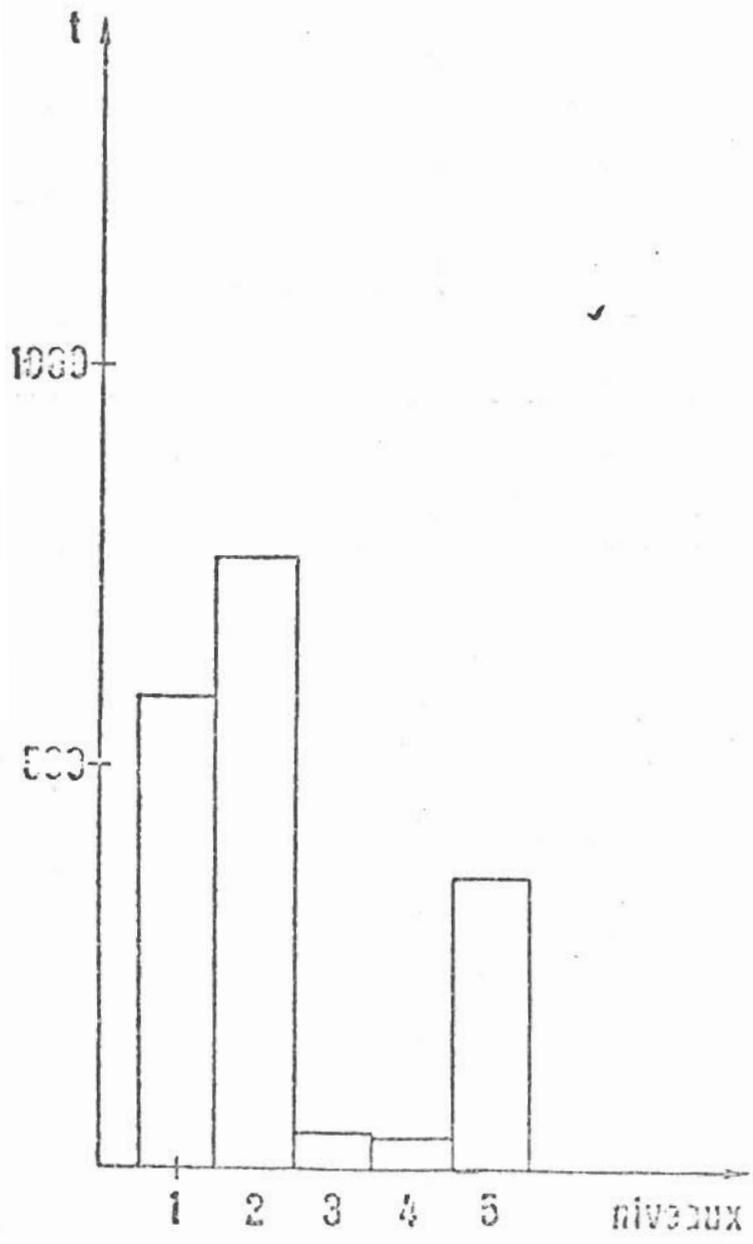
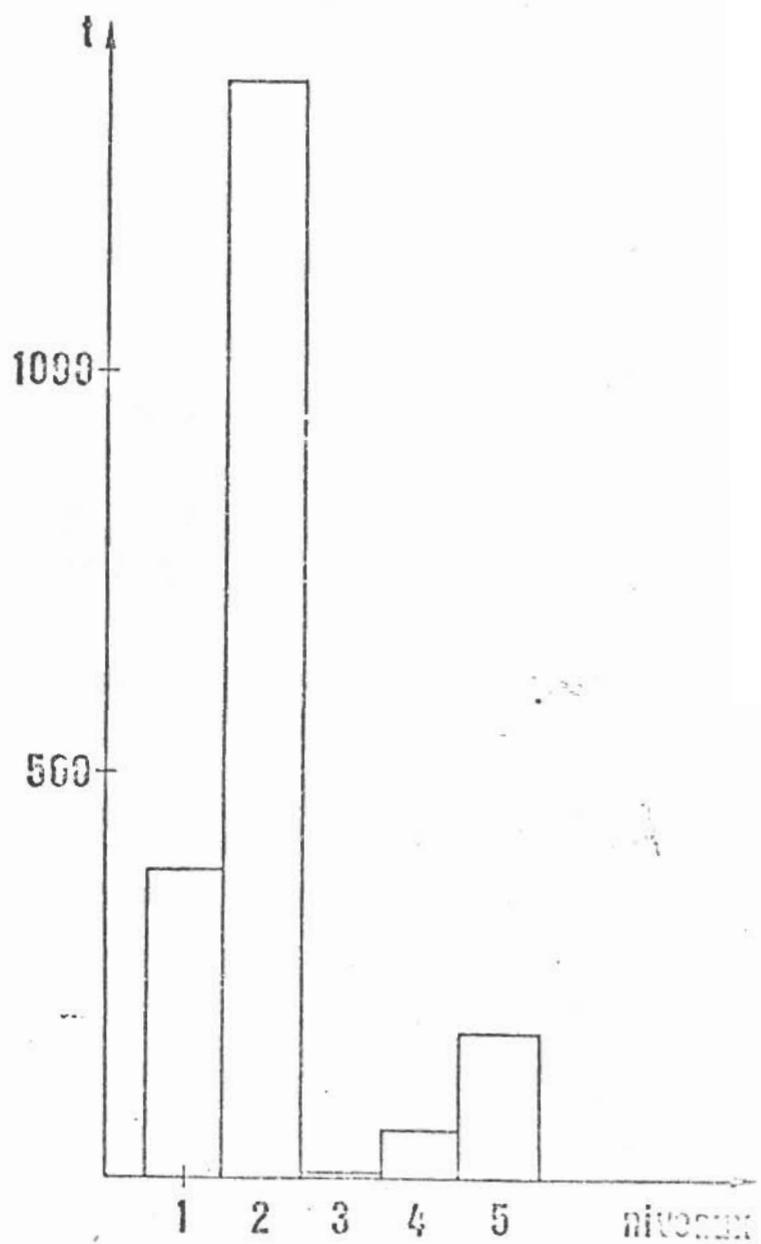


Schéma de l'article terminal d'une antenne de Fourmi  
(vue latérale droite, côté interne)



Antenne Gauche  
DONNEUSE



Antenne Droite  
RECEVEUSE

(A. LENCIR et P. JAISSON - Communication à Besançon)



fig. 4 - antenne de Myrmica  
face externe de l'article ter-  
minal. Les petits orifices cor-  
respondent à l'ouverture des  
sensilla ampullacea, les grands  
à celle des sensilla coeloconi-  
ca. (x 500).

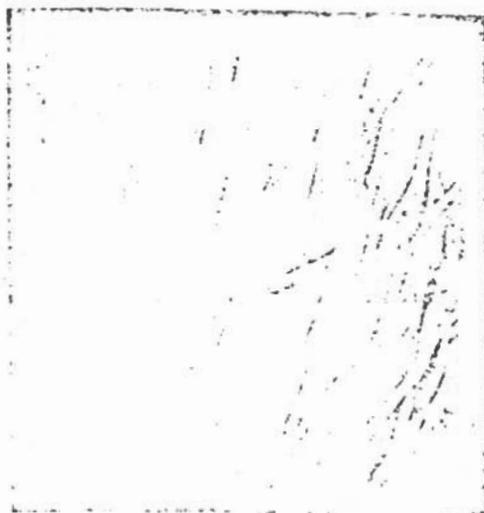


fig. 5 - antenne de Myrmica:  
face interne de l'article ter-  
minal. Des soies les plus fines  
aux plus épaisses: sensilla  
chaotica, trichodes, trichonica.  
(x 500).