

LA RECONSTRUCTION DU NID
 ET LES COORDINATIONS INTERINDIVIDUELLES
 CHEZ *BELlicosITERMES NATALENSIS*
 ET *CUBITERMES SP.*
 LA THÉORIE DE LA STIGMERGIE :
 ESSAI D'INTERPRÉTATION
 DU COMPORTEMENT DES TERMITES CONSTRUCTEURS.

par Pierre-P. GRASSÉ

SOMMAIRE

I. — INTRODUCTION	41
II. — RECONSTRUCTION PAR LES <i>Cubitermes sp.</i>	43
1. La reconstruction proprement dite, p. 43. — 2. Le comportement en fonction du groupe, p. 46. — 3. Les conduites individuelles, p. 49. — 4. Les activités autres que la reconstruction, p. 51.	
III. — RECONSTRUCTION PAR <i>Bellicositermes natalensis</i>	53
IV. — MÉCANISME DE LA CORRÉLATION DES TACHES INDIVIDUELLES ET DE LA PRÉTENDUE RÉGULATION.....	57
1. <i>La phase d'incoordination</i> , p. 57. A. La situation stimulante, p. 57 ; B. Les activités incoordonnées, p. 59 ; C. La localisation des dépôts de terre, p. 60. — 2. <i>La phase de coordination</i> , p. 61. A. La densité critique des boulettes de terre et l'orientation du comportement, p. 61 ; B. La stigmergie et les stimulations simultanées, p. 62 ; C. Nature des stimuli agissant sur les constructeurs : les odeurs-formes, p. 66 ; D. La tendance à l'unité, p. 67 ; E. Rôle de la mémoire dans la construction, p. 67 ; F. Essai de synthèse, p. 68.	
V. — COMPORTEMENT DES TERMITES COMPARÉ A CELUI D'ANIMAUX SOLITAIRES.	73
VI. — CARACTÉRISTIQUES FONDAMENTALES DU COMPORTEMENT DES INSECTES SOCIAUX	76
VII. — AUTEURS CITÉS	80
LÉGENDES DES PLANCHES I A VII	81

Introduction.

Nombreux sont les Termites qui construisent des nids en terre ou en carton stercoral. Les uns élèvent leurs édifices au-dessus du sol, les autres les laissent enfouis dans la profondeur.

Certaines de leurs constructions passent par une succession de stades correspondant aux degrés du développement de la société ; tel est le cas de *Bellicositermes natalensis*, d'*Acanthotermes acanthothorax* et probablement de bien d'autres (Grassé et Noirot, 1951, c).

Apparemment, une œuvre aussi complexe et en même temps aussi unitaire que le nid de la plupart des Termites doit exiger pour sa réalisation un comportement collectif obéissant à des règles définies auxquelles les individus doivent se plier.

Comment les tâches individuelles se coordonnent-elles donc pour aboutir à une œuvre cohérente, unitaire et approximativement constante, dans sa forme et dans son volume ?

Dans un mémoire, paru en 1940, et qui, de par les difficultés du moment, passa inaperçu, j'ai posé le problème et rapporté les résultats d'une première analyse, réalisée en recourant à l'artifice de la reconstruction du nid par une population composée d'ouvriers et d'un couple royal.

Dans le présent travail, je présente d'autres résultats et propose une explication nouvelle de la coordination sociale au cours des travaux accomplis par les ouvriers. M'aidant des faits révélés par l'expérimentation, je propose aussi une interprétation générale du comportement des Insectes sociaux, en m'efforçant de dégager les caractéristiques fondamentales de celui-ci.

Observations et expériences ont été faites au cours d'une mission d'études en Afrique équatoriale, mission financée par la Fondation Singer-Polignac, à qui j'exprime ma vive et sincère gratitude.

Les expériences rapportées ici ont été effectuées dans des locaux mis aimablement à ma disposition par l'Institut de Recherches pour l'étude du coton et des textiles à Bambari (Oubangui).

* * *

Les Termites, normalement lucifuges et sensibles aux moindres ébranlements mécaniques, sont d'une observation malaisée. Dans la nature, sauf à l'occasion de circonstances rares et heureuses, il est difficile de suivre et d'analyser leur comportement constructeur.

Mais si un groupe d'ouvriers est porté hors du nid, dans une enceinte close où des matériaux de construction sont mis à sa disposition, après un temps plus ou moins long, au cours duquel les animaux s'adaptent aux nouvelles conditions dans lesquelles ils sont placés et surmontent le trouble que provoque en eux un brusque changement de milieu, ils se mettent au travail et édifient un nid qui les replace dans des conditions analogues à celles de leur habitat naturel.

Nos premières expériences avaient porté, en Côte-d'Ivoire, sur deux espèces à reine très obèse, incapable de se déplacer, à savoir : *Cephalotermes rectangularis* et *Bellicositermes natalensis*, dont les matériaux de construction respectifs sont le mortier stercoral et la terre argileuse, voire l'argile pure.

Nos nouvelles recherches, en Oubangui, ont concerné encore le Termite du Natal et un *Cubitermes* à nid en forme de champignon, dont nous n'avons pas reconnu exactement l'espèce.

La reine des *Cubitermes*, physogastre à un degré moindre que celle des *Bellicositermes*, conserve assez de mobilité pour passer d'un point du nid à

un autre. Aucune cellule particulière n'est réservée à son usage exclusif, à la différence de ce qui existe dans les nids des *Cephalotermes* et des *Bellicositermes*.

II. — RECONSTRUCTION PAR LES *CUBITERMES*

1° *La reconstruction proprement dite.*

Nous examinerons tout d'abord la reconstruction du nid par les *Cubitermes*. Afin de préciser les faits, nous décrirons l'une de nos expériences prise comme terme de référence.

7 h 20. — 350 ouvriers, 3 soldats, quelques larves à divers stades de développement, une reine très agile sont introduits dans une boîte de Petri de 19 cm de diamètre intérieur et de 3,5 cm de hauteur. Le fond du récipient est recouvert d'une couche d'humus, dont l'épaisseur varie entre 3 et 5 mm. La boîte est fermée par son couvercle transparent; l'observation est faite à *faible lumière*. Le changement de résidence effectué avec précaution n'a pas trop troublé les Insectes qui, fréquemment, se dandinent avec force. Quelques minutes après leur introduction dans la boîte de Petri, ils creusent de courtes galeries dans l'humus, mais ce travail est vite interrompu.

7 h 32. — Quelques ouvriers collent des boulettes de terre contre la paroi de verre verticale; ils les posent aussi haut qu'ils le peuvent, se dressant sur les pattes de derrière; certains grimpent sur des mottes de terre, comme pour fixer leur boulette le plus haut possible. De ce comportement, il résulte que les boulettes se disposent sur une ligne à peu près horizontale, ou plus exactement suivant une ligne parallèle à la surface de l'humus et en reproduit les accidents. Quelques boulettes sont pourtant déposées au-dessous de la ligne générale.

Le nombre des travailleurs est faible et n'excède pas quelques dizaines d'individus. Les autres ouvriers s'entrelèchent fréquemment. La reine exerce une vive attraction sur les *Cubitermes* qui se trouvent dans son voisinage. Plusieurs, juchés sur son dos, se font transporter par elle; tandis que d'autres la lèchent avec vigueur. Le léchage de la région ano-génitale est souvent interrompu et les individus qui l'ont pratiqué deviennent l'objet de sollicitations trophallactiques de la part de leurs congénères.

7 h 38. — Les travailleurs poursuivent leur tâche: chacun d'eux porte sa boulette de terre sans se soucier, apparemment, de ses voisins. A ce moment, aucune coordination ne se manifeste entre les tâches individuelles. Ce n'est qu'exceptionnellement que des boulettes sont posées côte à côte et, semble-t-il, fortuitement.

7 h 43. — C'est alors qu'on observe les premiers dépôts de boulettes sur des mottes de terre dressées, à des distances variables de la paroi de verre. Ils m'ont donné l'impression d'être faits au hasard; l'ouvrier place sa boulette ou s'efforce de la placer tout au sommet de la motte de terre.

Il arrive que sur une même motte plusieurs boulettes sont déposées ; du fait de la tendance que manifestent les ouvriers à les placer le plus haut possible, elles se superposent et très vite forment un pilier dressé.

Les piliers constituent, au moins pendant un temps, des centres attractifs à l'égard des travailleurs. Mais leur attraction n'est pas très forte, puisque des ouvriers se déchargent de leur boulette sur des mottes voisines des piliers et n'y reviennent plus.

8 h 08. — Le travail, dans le cas décrit ici, est surtout important du côté de la boîte tournée vers la lumière. Sur la paroi de verre verticale, les

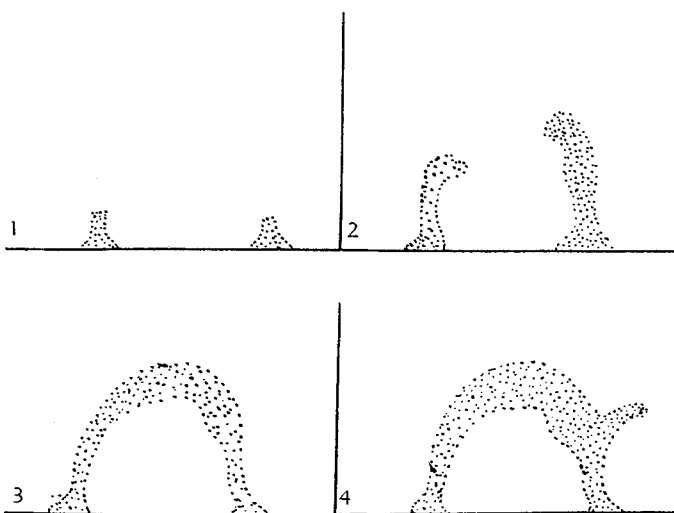


FIG. 1. — Schéma de la construction d'un arc complet (4 états seulement sont représentés).

ouvriers continuent à coller des boulettes qui dessinent une ligne horizontale presque continue. C'est alors que des ouvriers, à partir de cette ligne, construisent une lame de boulettes à peu près perpendiculaire au plan vertical de la paroi de verre.

Les piliers, lorsqu'ils ont atteint une hauteur de 3 à 4 mm, se continuent à leur sommet par une lame ou feuille de forme à peu près conique ; ils donnent en petit l'image d'un parapluie retourné par le vent. Du bord supérieur du cône partent des lames de boulettes à direction à peu près horizontale.

Comme je l'ai décrit naguère pour les *Bellicositermes* et les *Cephalotermes*, les lames partant de piliers voisins vont l'une vers l'autre, s'unissent exactement et forment un arc ou une voûte (fig. 1). Les lames horizontales partant des piliers rejoignent de même les lames fixées à la paroi de verre verticale. De la sorte se constitue une zone couverte, de forme très irrégulière.

Au fur et à mesure que la construction avance, le nombre des travailleurs augmente et l'activité individuelle s'accroît. Dans un même temps

(4-5 min), le nombre des boulettes transportées par un même ouvrier s'élève de 3 à 5.

Tout se passe comme si la maçonnerie effectuée, c'est-à-dire un amas de boulettes de terre imbibées de salive, constituait par elle-même un stimulus qui déclenche et en même temps oriente dans un sens déterminé les réactions des ouvriers.

8 h 53. — Le travail du côté opposé à la lumière est important, mais il est bien mal exécuté. Plusieurs piliers sont érigés, mais les lames ou les branches qui partent de leur sommet tombent à la suite de mauvaises manœuvres effectuées par les maçons. La proportion des ouvriers au travail ne cesse d'augmenter.

Certains ouvriers, *sans hésitation*, placent leur boulette sur le bord d'une ouverture, située entre deux lames, ou au sommet d'une branche de jonction.

9 h 25. — La reine, jusqu'ici, n'a pas joué à l'égard des *Cubitermes* le rôle d'un stimulus à construire d'une façon déterminée. Toutefois, à 9 h 25, elle s'immobilise. Alors, de part et d'autre de son corps, des ouvriers construisent fébrilement ; ils utilisent directement les mottes de terre du voisinage pour dresser des piliers.

9 h 35. — De nombreux ouvriers élèvent des piliers un peu partout vers la région centrale de la boîte de Petri. Leur activité est très incoordonnée et ils abandonnent la tâche commencée.

9 h 40. — La reine reprend ses pérégrinations désordonnées, escortée de plusieurs ouvriers dont quelques-uns juchés sur son dos. Elle s'éloigne du lieu de la construction qui ne s'arrête pas pour autant et se poursuit sur le même rythme.

C'est alors que se manifeste une nouvelle sorte d'activité. De nombreux ouvriers « trottent » à la surface de l'humus ; ils se placent les uns derrière les autres, à la queue leu leu (cf. carrousel des *Bellicositermes*) et suivent toujours la même piste qui décrit à peu près les deux tiers d'un cercle, partant du chantier nord (côté lumière), pour aboutir vers le sud-ouest à un chantier de faible activité. Le manège se fait dans les deux sens (voir aussi la figure 3 qui concerne un autre groupe d'ouvriers).

9 h 45. — L'activité de construction devient de plus en plus intense, et le nombre des ouvriers au travail s'est beaucoup accru, il dépasse maintenant celui des oisifs.

Même à cette heure, une indécision se manifeste encore dans certains comportements individuels. Ainsi quelques ouvriers tenant une boulette de terre dans la bouche lèvent la tête qu'ils agitent en tous sens, comme s'ils exploraient l'air environnant. Puis, ils se déplacent, vont d'un pilier à un autre, hésitent et finalement collent leur boulette au sommet d'un pilier.

11 h 40. — La partie nord de la boîte de Petri est complètement recouverte. La piste est bordée de piliers ; la construction se poursuit activement sur ses côtés.

14 h 30. — Le travail est presque complètement suspendu. La piste

est alors recouverte sur une longueur de 8 cm à partir de la construction nord.

Des reconstructions ont été suivies pendant plusieurs jours. Au fur et à mesure que le nid se bâtit, la cohésion entre ses diverses parties augmente. Il tend à devenir un tout. Tout d'abord, de larges galeries couvertes relient les

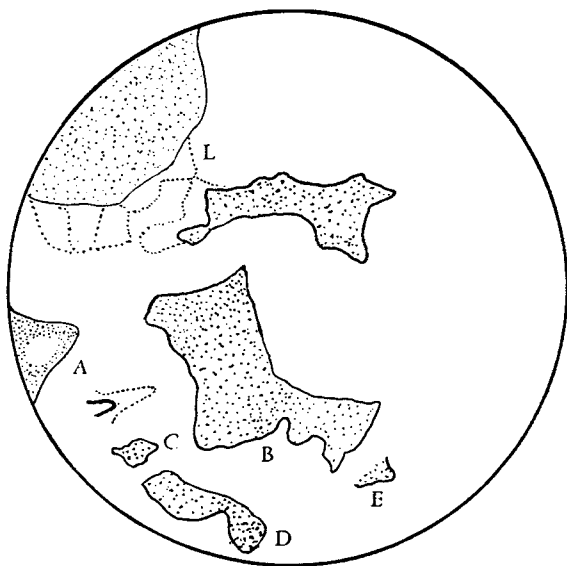


FIG. 2. — *Cubitermes* sp. Schéma des constructions : en traits pleins, 14 heures après l'installation dans une boîte de Petri mesurant 19 cm de diamètre et 3,5 cm de hauteur ; en traits pointillés, 15 h 23 après l'installation.

L, point de jonction de deux lames presque horizontales ; la construction s'est localisée dans la zone désignée par L et qui comprenait deux grosses ébauches, l'une à partir de la paroi verticale (lame oblique), l'autre à partir de piliers. Les ébauches A, B, C, D, E ont été abandonnées (sauf une languette partant d'un pilier qui a été assez fortement allongée) et n'ont pas été incorporées dans la construction définitive.

jusqu'à ce qu'elles atteignent le fond en verre. Ils procèdent au renforcement de leurs constructions, mais à un degré moindre que les *Bellicositermes*.

2° Le comportement en fonction du groupe.

Tous les Termites introduits dans la boîte de Petri ne participent pas d'emblée au travail de construction ; la proportion des bâtisseurs est plus faible chez les *Cubitermes* que chez les *Bellicositermes*. D'une société à une autre, l'activité varie. Un nid de nos *Cubitermes* l'emportait de beaucoup sur les autres par son ardeur au travail.

constructions séparées à l'origine, puis des alvéoles sont édifiés sur les toits des différentes constructions, et entre celles-ci. S'accroissant en épaisseur et en surface, le nid forme finalement une unité parfaite.

L'unification des ébauches devient totale dans les grandes populations ; elle peut n'être que partielle dans les petites. Certaines ébauches sont alors abandonnées et demeurent hors du nid, qui n'englobe qu'un groupe d'ébauches (fig. 2). Mais, à cela près, l'unité est finalement réalisée, c'est-à-dire que la société est une, et qu'un seul nid abrite tous les individus déposés dans le récipient.

Lorsque l'unité du nid est établie, les *Cubitermes* déblaient et creusent leurs galeries de cheminement

Au fur et à mesure que la construction prend corps, le nombre des ouvriers à l'œuvre augmente et l'activité de tous s'accroît. Une « contagion de l'ouvrage » est un fait indéniable. C'est un *effet de groupe* très marqué, qui s'apparente à la facilitation sociale, mentionnée par de nombreux auteurs à propos d'activités variées.

Comment le nombre conditionne-t-il le travail ? Afin de nous en rendre compte, nous avons placé des groupes d'ouvriers de *Cubitermes* dans de petites boîtes de Petri, dont le fond était recouvert d'une couche d'humus ; ces groupes se composaient de 2, 5 ou 10 ouvriers pris au hasard, mais en parfaite santé. L'entrée en activité, en général, se produisait beaucoup plus tardivement qu'avec les groupes comptant quelques centaines d'individus, et le travail était lent.

Le groupe de 10 individus, six heures et demie après son introduction dans la boîte de Petri, a amorcé une petite lame insérée sur la paroi de verre ; au bout de ce même laps de temps, le groupe de 5 individus a collé seulement des boulettes à la paroi verticale ; le groupe de 2 a fait de même, mais les boulettes y sont en plus petit nombre.

Au bout de quatorze heures, le groupe de 10 a édifié une lame de terre, horizontale et courte, à partir de la ligne de boulettes collées à la paroi de verre. Au bout du même temps, les groupes de 5 et de 2 individus n'ont rien fait de nouveau ; les Insectes se tiennent au contact les uns des autres (réaction thigmotropique).

Trente-neuf heures après le début de l'expérience, le groupe de 10 a légèrement accru la lame horizontale, qu'il a partiellement soudée au couvercle de verre.

Les groupes de 2 n'ont pas collé de nouvelles boulettes de terre à la paroi de la boîte, mais les ouvriers sont vus creusant des trous dans l'humus. Les groupes de 5 n'ont rien construit, bien que le nombre des boulettes collées à la paroi ait légèrement augmenté, mais ils ont creusé plusieurs puits le long de la paroi de verre ainsi qu'une courte galerie partant du fond des puits.

Ainsi, tous les ouvriers mis dans les boîtes ont fait preuve d'une certaine activité constructrice. Les groupes de 2 et de 5 se sont bornés à coller des boulettes de terre aux parois verticales de la boîte de Petri ; les groupes de 10 ont ébauché une lame horizontale fixée à une ligne de boulettes déposées sur la paroi verticale. Dans tous ces petits groupes, l'activité a été discontinuée et désordonnée ; les ouvriers faisant entre deux dépôts de boulettes des essais de forage.

Divers essais nous ont appris qu'un groupe comptant au moins 50 individus parvient à un nid cohérent ; au-dessous de ce nombre, l'œuvre sera commencée, mais n'aboutira pas, s'arrêtant en cours d'exécution. Il ne semble pas que les petits groupes échouent parce que leur capacité de travail est trop faible. Leur échec tient à une stimulation sociale insuffisante ; les Insectes deviennent apathiques et, progressivement, ne travaillent que de temps en temps ; la discontinuité des tâches s'accompagne d'une baisse de l'incitation à l'action.

Le Termite isolé peut forer une galerie, déposer quelques boulettes de terre mais ne construit pas pour des raisons exposées plus loin.

Les groupes de 100 ouvriers, même dépourvus de reines, se sont montrés parfaitement capables de reconstruire un nid unitaire (fig. 3).

Il est un fait qui nous a vivement frappé, au départ des constructions, le nombre des ouvriers ne participant pas activement à la construction est élevé, allant du quart à la moitié de la population. On acquiert ainsi la certitude que tous les ouvriers n'ont pas les mêmes facultés de réagir à la nouvelle situation dans laquelle ils se trouvent placés.

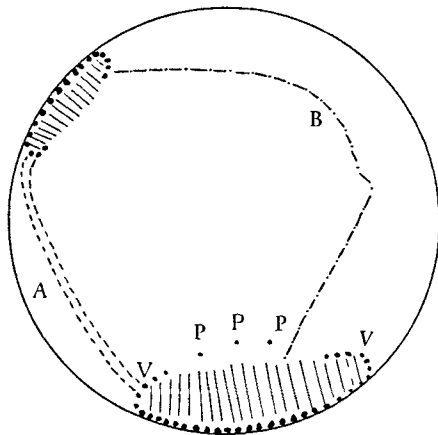


FIG. 3. — *Cubitermes* sp. Reconstruction du nid par un groupe de 100 individus dans une boîte de Petri de 10 cm de diamètre à fond recouvert d'une mince couche d'humus, 5 heures après l'installation.

La construction a été commencée en 2 chantiers distincts. Dans celui du bas (sud), les ouvriers ont d'abord aligné des boulettes contre la paroi verticale, sur lesquelles ils ont inséré une lame à peine inclinée vers le haut (lignes parallèles) ; des deux côtés, une cloison partie du substrat (V) s'est élevée vers la lame formant toit ; 3 piliers (P) ont été ébauchés, puis abandonnés. L'abri (surface couverte de lignes parallèles) a été fermé ultérieurement. Une communication s'est établie assez tôt entre l'abri du sud et l'abri du nord-ouest, par une galerie souterraine A et une piste superficielle B (voir aussi le texte p. 45).

A quoi tient la non-participation de ces ouvriers au travail ? Se souvenant des phases de comportement décrites par Deleurance chez les *Polistes* (1957), on imagine volontiers qu'il s'agit d'individus ne se trouvant pas dans une phase de comportement constructeur. Une telle explication est erronée.

En effet, tel individu qui, pendant une demi-heure, déambule sur le fond de la boîte de Petri, lisse ses antennes, fait des avances trophallactiques à ses congénères, etc., finit par travailler à la construction et maçonner normalement. Il semble s'agir de sujets moins sensibles que les autres à la stimulation périphérique.

L'action stimulante du groupe au travail sur l'individu est manifeste. On constate :

- 1° Que le nombre des travailleurs au fur et à mesure que la construction avance augmente ;
- 2° Que l'activité individuelle s'accroît d'autant plus que les individus au travail sont plus nombreux.

Effet de groupe, stimulation sociale ? Comme on voudra.

Au départ des expériences, le groupe le plus actif est aussi le plus nombreux. Ici encore, tout semble dépendre de la stimulation causée par les boulettes de terre malaxée. Dans les groupes peuplés, d'emblée le nombre des boulettes déposées est grand, la stimulation des travailleurs et des non-travailleurs s'en trouve d'autant plus forte et l'incitation à maçonner d'autant plus efficace.

3° *Les conduites individuelles.*

L'observation minutieuse d'individus marqués nous a révélé des faits intéressants relativement à la séquence des actes accomplis. Voici quelques notes extraites de notre cahier d'expériences : un ouvrier est marqué d'une petite tache de couleur à 8 h 50 ; le contact de la peinture l'excite ; il manifeste une motricité désordonnée et court en tous sens ; mais, trois minutes plus tard, à 8 h 53, il est calmé et il lèche un de ses congénères.

A 8 h 54, il se met à creuser dans un trou ébauché et abandonné par d'autres ouvriers ; avec la terre prise au fond du trou, il malaxe des boulettes qu'il dépose çà et là autour de l'orifice, isolément et non les unes sur les autres.

A 8 h 57, il quitte le trou, rencontre un autre ouvrier dont il lèche la tête et les antennes. Puis, il erre pendant une minute et se remet à creuser dans une autre cavité, où six ouvriers travaillent déjà.

A 9 h 01, il quitte le trou, portant dans la bouche une boulette de terre ; il déambule pendant une vingtaine de secondes et colle sa boulette sur la paroi de verre verticale. Durant plusieurs minutes, l'ouvrier marche çà et là et tente de creuser l'humus en divers points.

A 9 h 09, il s'intègre à un groupe qui creuse et maçonne près de la paroi de verre.

A 9 h 11, il prend une boulette et va la déposer loin du chantier à l'extrémité diamétralement opposée de la boîte de Petri.

A 9 h 13 et à 9 h 16, deux séances de léchage réciproque avec des congénères.

A 9 h 17, il s'incorpore au principal chantier qui s'est constitué pendant que notre ouvrier se conduisait comme il vient d'être dit. Pendant dix minutes, il demeure sur le chantier, se déplaçant peu ; il creuse, prend de la terre et dépose ses boulettes sur une lame, à peu près horizontale, fixée à la paroi verticale de la boîte de Petri.

A 9 h 23, il quitte le chantier et va déposer sa boulette loin de celui-ci. Après une dizaine de minutes d'une activité désordonnée, il rejoint le chantier et il y travaille jusqu'à 9 h 46. C'est alors qu'il quitte le groupe et y revient après avoir fait le tour de la boîte. A ce moment, il entame une longue séance de léchage avec des compagnons qui, sur le chantier, s'étaient arrêtés de travailler et s'entreléchaient.

Cette observation, confirmée dans ses grandes lignes par d'autres, apprend :

- 1° Que les activités de l'ouvrier, au début de la reconstruction, sont extrêmement décousues et variées ;
- 2° Que l'ouvrier ne s'incorpore que momentanément à un groupe au travail ;
- 3° Qu'il est apte à plusieurs travaux : forage, maçonnerie ;
- 4° Que ses activités d'exploration et de léchage demeurent importantes ;
- 5° Que des pauses, avec immobilité de l'individu, coupent l'activité

en tronçons de durée inégale. Tel ouvrier construisant sur un chantier en compagnie de plusieurs congénères, après avoir déposé sa boulette reste immobile, souvent de longues minutes sur le chantier même ; alors que ses compagnons continuent à s'agiter autour de lui. L'activité déambulatoire, comme le travail, est entrecoupée de périodes de repos d'une durée variable : 2, 5, 8 minutes ;

6° Qu'au départ l'activité de l'ouvrier n'est nullement dirigée et a tous les caractères d'une réaction, non orientée, à une somme de stimuli (situation stimulante) en rapport avec le changement de milieu et des conditions sociales.

L'observation portant sur des individus isolés nous a permis de constater que *les constructeurs ne travaillent pas en équipes ayant une constitution définie et stable*. Ainsi le groupe qui construit sur un chantier délimité (3 à 4 piliers, une lame de terre, par exemple), n'a pas de stabilité, il accepte tout nouveau venu qui dépose son fardeau. D'ordinaire, l'ouvrier revient à plusieurs reprises sur le même lieu de travail, mais, au bout d'un certain temps, il s'en éloignera et ira construire ou creuser ailleurs. C'est, selon nous, un des traits les plus caractéristiques de la reconstruction. De prime abord, il peut paraître qu'un tel degré de liberté individuelle s'oppose à la coordination des tâches individuelles. Il n'en est rien, puisque, finalement, le nid est réussi et a une structure unitaire. Nous pensons pouvoir donner de cela une explication satisfaisante.

Le forage est une activité en soi ; c'est-à-dire qu'il n'est pas exclusivement en rapport avec l'extraction de matériaux de construction. Des ouvriers sont souvent vus creusant une galerie sans utiliser les déblais à la maçonnerie.

D'un individu à un autre, le comportement varie dans le détail. Voici quelques-unes des variations que nous avons observées.

Les matériaux utilisés par les ouvriers sont pris par les mandibules, mais ils sont roulés, triturés plus ou moins longtemps entre les pièces buccales, parfois profondément engagés dans le cibarium. L'adhésivité des boulettes malaxées est très grande ; le moindre contact de l'une avec l'autre assure un collage relativement fort.

Quand l'ouvrier dépose son matériau sur le chantier, il ne se comporte pas toujours de la même manière. Il se contente, le plus souvent, de l'insérer entre des boulettes déjà mises en place, ou de les coller à celles-ci. D'autres fois, il appuie fortement sa boulette contre la partie déjà maçonnée, en balançant la tête de droite à gauche et vice versa.

Les matériaux d'un pilier, d'une cloison, d'une lame sont souvent repris par un ouvrier qui, alors, se saisit non d'une boulette mais d'une masse de 4, 5 ou 6 boulettes, le tout beaucoup plus volumineux que sa propre tête. Il nous a paru qu'un tel travail a généralement pour effet de régulariser la partie construite.

L'ouvrier qui vient de déposer une boulette ne repart pas toujours immédiatement en quérir une autre. Il demeure sur le chantier ; ici, il lisse un pan de muraille, le fût d'un pilier ; là, il arrache une boulette et

la dépose ailleurs. Parfois, débarrassé de son mortier, il rapproche des boulettes et régularise les matériaux du voisinage.

Si les ouvriers marquent généralement quelque hésitation sur le choix du point où ils déposeront leur mortier, il n'est point rare d'en observer qui, d'emblée, insèrent leur boulette dans un espace resté libre au sein d'une construction, sans tâtonnement et sans contact des antennes avec la maçonnerie.

En général, les ouvriers n'effectuent pas beaucoup de transports à longue distance. Pour analyser avec plus de précision le travail des ouvriers, nous avons mis à leur disposition des matériaux diversement colorés (argiles rouge et ocre, kaolinite micacée blanchâtre, humus noir). Les matériaux de chaque couleur sont utilisés presque sur place. Les mélanges de matériaux sont plutôt rares et peu importants. C'est surtout l'argile rouge qui a eu la faveur des constructeurs.

Les *Cubitermes*, Termites humivores, sont dotés d'un long et vaste intestin postérieur plein d'une pâte stercorale fluide, qu'ils utilisent comme matériaux de construction. De temps en temps, un ouvrier, qu'il vienne ou non de maçonner, effectue un demi-tour sur lui-même, approche la pointe de son abdomen du sommet d'un pilier, ou du bord d'une lame en construction et fait sourdre de son anus une goutte de pâte fécale, laquelle s'incorpore à la bâtisse tout comme une boulette de terre imbibée de salive. C'est avec dextérité que les *Cubitermes* utilisent les matières fécales.

La précision de leur comportement fait supposer que l'extrémité postérieure de l'abdomen porte des tangorécepteurs et peut-être des chimiorécepteurs, lesquels informent l'Insecte et guident automatiquement ses actes.

4° *Les activités autres que la reconstruction.*

Les antennes des ouvriers s'agitent continuellement et cela sans toucher obligatoirement les objets environnants. L'amplitude et le rythme des mouvements varient. L'une augmente et l'autre se précipite dans les moments de grand travail.

Le léchage entre individus est une pratique courante. Les ouvriers et les nymphes du dernier stade s'adonnent à lui. Les soldats ont été vus léchés par leurs compagnons ; nous ne les avons pas observés léchant un autre individu ; ils paraissent avoir perdu ce comportement avec bien d'autres. Les nymphes du dernier âge ont été surprises, plusieurs fois, s'entreléchant.

Tel ouvrier qui quitte un chantier rencontre un compagnon ; il lui frotte les antennes ; celui-ci répond à ces attouchements par les mêmes attouchements ; le léchage commence généralement après ce préambule, après la prise de contact par les antennes (Pl. I et II).

Le léchage, bien souvent, est pratiqué non plus par une paire, mais par des groupes de trois et même cinq individus (fig. 3, Pl. II). En général,

l'un des individus est passif, il se laisse lécher. Moins fréquemment, le léchage est mutuel.

Les échanges trophallactiques se continuent même au plus fort de la construction. Les deux ouvriers se mettent face contre face, les bouches se placent à peu près perpendiculairement l'une par rapport à l'autre et les pièces buccales s'entrecroisent profondément ; on voit sourdre, entre les mandibules de l'un, une grosse goutte d'un liquide hyalin que l'autre aspire (Pl. I et II). Cette attitude est différente de celle que prennent les individus s'entreléchant les pièces buccales. Les ouvriers qui ont léché la région anovulvaire de la reine sont l'objet de sollicitations trophallactiques de la part des compagnons qu'ils rencontrent au cours de leurs pérégrinations. Parfois, quatre, cinq ouvriers sollicitent de la salive à un ouvrier ayant léché la reine ; naturellement, il ne peut les satisfaire tous à la fois.

Les nymphes du dernier âge pratiquent entre elles le léchage et parfois transportent entre leurs mandibules une larve plus jeune qu'elles. Elles sont bien moins actives que les ouvriers. Je ne les ai jamais vues maçonnant ou creusant.

Les ouvriers de temps en temps donnent, à la becquée, une goutte de salive aux larves (fig. 1, Pl. I, *tbl*).

La reine reste toujours attractive à l'égard des ouvriers, alors que la construction bat son plein. Quand elle se déplace, plusieurs ouvriers l'escortent, certains juchés sur son dos. Ce ne sont pas toujours les mêmes individus qui la suivent ; ici, comme sur les chantiers, la composition du groupe varie au gré des arrivées et des départs des ouvriers (Pl. I et II).

Si la région anovulvaire de la reine est la plus attractive, elle n'est point seule à être léchée ; tout le corps, tête et pièces buccales, sont très fréquemment et énergiquement léchés.

Tandis que la construction avance, des ouvriers n'en continuent pas moins à s'occuper de la reine qui pond à intervalles réguliers. L'œuf met quelques dizaines de secondes pour sortir de la vulve. Parfois, un ouvrier s'en saisit entre les mandibules, avant qu'il ne soit complètement dégagé ; parfois, l'œuf libéré se colle à la marge de l'orifice génital, où il demeure de vingt à trente secondes, avant d'être enlevé par le premier ouvrier arrivant *à son contact* ; des ouvriers situés à quelques millimètres de lui n'avaient pas réagi à sa sortie. L'ouvrier enfonce l'œuf profondément dans sa cavité buccale, si profondément même que l'on a souvent l'impression qu'il l'avale. Il le tourne et le retourne dans la bouche pendant près d'une minute ; ensuite, il s'éloigne de la reine et dépose l'œuf dans une petite cavité du sol ; la promenade avec l'œuf en bouche dure, non rarement, plusieurs minutes.

Les cadavres de congénères sont parfois dévorés, tandis que la construction se poursuit. En fait, ce cannibalisme n'a rien de surprenant, sauf quant à son moment, puisqu'il est d'une pratique courante. Toute termitière bien portante, comme j'ai eu l'occasion de l'écrire dans des publications antérieures, dévore, normalement, ses cadavres ; ne rien laisser perdre, telle est la règle de la termitière.

III. — RECONSTRUCTION PAR *BELLICOSITERMES NATALENSIS*

Nous avons repris, sur *Bellicositermes natalensis*, l'expérience de la reconstruction du nid en présence de la reine.

Une reine de belle taille (9 cm de long) accompagnée des habitants de deux cellules royales (1) est introduite dans une boîte de Petri mesurant 25 cm de diamètre et 4 cm de hauteur. La population se compose de plusieurs centaines de petits ouvriers, de quelques centaines de grands ouvriers, de plusieurs dizaines de petits soldats et de la reine. Elle compte, au total, plus de 1 200 individus.

Les Insectes disposent de plusieurs tas d'une argile presque molle, de fragments de meules ; un tampon d'ouate hydrophile imbibé d'eau maintient le degré hygrométrique à un niveau élevé. La boîte de Petri est fermée par son couvercle.

10 h 10. — Installation de la société. Un trouble intense, qui se manifeste par une agitation désordonnée, dure une vingtaine de minutes, puis diminue peu à peu.

10 h 50. — 17 piliers sont disposés selon une ellipse autour de la reine. De l'arête supérieure d'un tas d'argile situé à gauche et en avant de la reine, un fort groupe d'ouvriers commence la construction d'une feuille (placard) d'argile (2) qui se dirige vers l'arrière, parallèlement au flanc gauche de la reine. Cette feuille est à environ 3 ou 4 mm au-dessus du sol et parallèle à lui. La photographie 6 de la planche III a été prise à 11 h 28.

11 h 34. — Le premier pilier posé près de la reine est prolongé à son sommet par une lamelle oblique, tournée vers celle-ci. Sur la droite, faisant le pendant à la construction de gauche et partant du tas d'argile, une feuille maçonnée épouse grossièrement le contour avant de la reine et mesure à ce moment 35 mm de long. Du bord libre de cette feuille, des ouvriers se penchent vers la reine, se dressent sur les pattes moyennes et postérieures et parviennent à la tâter de leurs pièces buccales.

11 h 39. — De presque tous les piliers disposés autour de la reine partent des lamelles ou poutrelles de boulettes d'argile tournées vers l'énorme femelle.

En même temps, un chantier de construction où s'activent 600 à 700 ouvriers surexcités s'est ouvert au-dessus même du tas d'argile, qui,

(1) Les populations mélangées de Termites du Natal ne montrent aucune hostilité, l'une à l'égard de l'autre. La reine est « adoptée » instantanément par tous les ouvriers présents. Il n'y a pas d'incompatibilité intraspécifique. La tolérance cesse dès qu'il s'agit d'individus d'espèces différentes. La bataille, jusqu'à ce que mort s'en suive, est la règle ; ainsi des ouvriers et soldats de *Microcerotermes parvus*, dont le nid s'étendait jusque dans le socle du « champignons » d'un de nos *Cubitermes*, étaient impitoyablement tués par les ouvriers de ce dernier, dès qu'ils étaient mis en présence.

(2) Ce « placard » est une feuille faite de boulettes d'argile du même type que celui que construisent les ouvriers de *Bellicositermes* autour des pièces de bois qu'ils rongent.

en moins d'une heure, sera recouvert d'une feuille d'argile. Le tas d'argile étant au contact de la paroi verticale du récipient, ce sont les boulettes déposées en ligne sur celles-ci qui ont servi de point de départ à la lame de recouvrement.

11 h 46. — Les travées et lames partant des piliers sont déjà très accrues ; tandis qu'aucun ouvrier ne travaille aux piliers éloignés de la tête de la reine. Pendant la durée du travail, des ouvriers presque sans arrêt lèchent avec avidité la région anovulvaire de la reine ; de l'anus sourt un liquide légèrement opalescent. Mais ce ne sont pas toujours les mêmes qui se livrent à cette besogne ; *l'un d'entre eux venant de la quitter s'empare d'une boulette de terre et la dépose sur un pilier.*

La reine, de plus en plus, attire autour d'elle les ouvriers au travail. La photographie 17, planche III a été prise à 12 h 02.

12 h 12. — La construction se poursuit sur le même rythme rapide. Le placard gauche de recouvrement a beaucoup progressé vers l'arrière. Les ouvriers se juchant sur les pattes, parfois seulement sur les postérieures, se portent du haut des murailles vers la reine, qu'ils lèchent ou qu'ils tâtent des antennes.

Sur plusieurs piliers, un seul ouvrier est au travail et pose ses boulettes toujours en direction de la reine (double stimulation, voir page 59).

À partir de ce moment, les œufs sont enlevés au fur et à mesure qu'ils sortent de la vulve et ne s'agglomèrent pas. Comme précédemment, des ouvriers lèchent l'extrémité postérieure de la reine, cependant, aucune scène de trophallaxie ne s'observe.

13 h 35. — Les piliers 5 et 6, à gauche de la reine, ont été unis par deux arches latérales partant de leurs sommets ; l'espace délimité par les deux piliers verticaux et les deux arches n'est pas encore en cours de remplissage. Sur le côté interne des arches part une lame d'argile oblique.

Un nouveau pilier est posé à 1,5 cm de l'extrémité postérieure de la reine. Les ouvriers sur les bords des lames d'argile, auprès de la reine même lorsqu'ils ne peuvent la lécher, la tâtent longuement de leurs antennes. La photographie 8, planche IV, a été prise à 13 h 33.

13 h 40. — L'activité constructrice augmente, devient fébrile. L'ellipse des piliers est à peu près complète. Entre elle et un tas d'argile situé derrière la reine, les ouvriers élèvent un pilier à gauche et un pilier à droite, première ébauche d'un couloir qui reliera la cellule royale à la construction placée sur l'amas de matériaux plastiques.

13 h 48. — Les piliers du côté gauche de la cellule royale unis les uns aux autres par une lame d'argile sont renforcés extérieurement par des sortes de contreforts au nombre de cinq. Le dernier pilier postérieur de droite qui s'était effondré sous le poids des maçons est reconstruit ; il en part une arche latérale et une arche tournée vers la reine. Tous les piliers de droite sont unis à leur tour, par une muraille basse et continue. Constamment des ouvriers s'accrochent au bord de ladite muraille et beaucoup en position renversée, comme s'ils jaugeaient la distance séparant la muraille de la reine.

La cellule royale, maintenant bien ébauchée, est reliée, à l'avant et à l'arrière, aux « chambres » édifiées sur les amas de matériaux plastiques par des couloirs qui y aboutissent. Dès ce moment, au-dessus des feuilles d'argile ou placards recouvrant ces amas, les ouvriers amorcent la construction d'alvéoles, en posant çà et là des piliers, évasés vers le haut et d'où ultérieurement partiront des lames verticales formant cloisons et des lames obliques formant plafond.

13 h 55. — Il ne reste plus dans l'enceinte elliptique que quatre piliers isolés, situés en arrière et sur le côté droit de la reine. Les fragments de meule à champignons commencent à être recouverts d'une feuille d'argile et tendent ainsi à être incorporés au nouveau nid.

13 h 58. — Le couloir allant de la cellule royale à la bâtisse sud s'élève sur le tas de matériaux, deux paires de piliers le jalonnent et sont prises dans une muraille, continue latéralement et, en haut, inclinée vers le dedans.

On n'observe alors, au travail, que des petits ouvriers. Plusieurs des constructeurs de la cellule royale se penchent vers la reine ; certains tombent sur elle où ils ne parviennent pas à se maintenir et roulent à terre. Ils la lèchent avec frénésie. L'attitude de jaugeage exprime fort vraisemblablement une tentative pour atteindre et lécher la reine. On a l'impression que les ouvriers sont alors en proie à un conflit de stimulations, l'une les poussant à maçonner, l'autre à lécher la reine.

14 h 04. — Un petit pilier est adjoint au pilier le plus postérieur de gauche. La tête et la partie antérieure de l'abdomen de la reine sont maintenant cachées par le toit.

14 h 08. — Dix ouvriers travaillent à la fois sur le faite de la muraille de la cellule royale et le couloir postérieur de communication.

14 h 40. — La muraille de la cellule en continuité avec celle de ce couloir donne insertion à un plafond qui recouvre déjà la pointe postérieure de la reine. La muraille du côté droit et postérieur de la cellule royale présente encore des vides entre les piliers. Les ouvriers travaillent à accroître le plafond, à recouvrir la reine. Plusieurs d'entre eux déambulent sur le dos de celle-ci, où cinq boulettes d'argile sont déposées. La photographie 9, planche IV, a été prise exactement à 14 h 40.

14 h 46. — Quatre des cinq boulettes sont enlevées. Les ouvriers maçonneront le toit de la cellule du dedans et non du dehors ; plusieurs d'entre eux sont en posture de « jaugeage ».

L'espace qui restait libre entre la muraille de la cellule royale, côté gauche, et le premier pilier du couloir postérieur de communication est comblé par une cloison verticale dont un cordon de boulettes, posées à même le sol, a été l'ébauche. Les cinq contreforts appliqués contre la muraille de gauche sont en partie couverts et contribuent à délimiter de petits alvéoles.

14 h 50. — La muraille de gauche est continue entre la cellule et le couloir postérieur. Une construction, directement posée sur le fond en verre, unit la meule à champignons d'extrême droite avec une « pastille » de

matériau plastique provenant d'un nid naturel de *Bellicositermes natalensis*.

Les meules à champignons sont de plus en plus recouvertes.

14 h 53. — La « pastille » d'argile d'extrême gauche devient le point de départ d'une nouvelle construction.

15 h 18. — La construction se poursuit sur un rythme de plus en plus accéléré. La lèvre gauche de l'ouverture située dans le toit de la cellule royale progresse beaucoup plus vite que la droite. Dans la muraille d'enceinte de la cellule ne restent que deux hiatus, un vers l'avant, l'autre vers l'arrière droit de la reine. De part et d'autre du dernier de ces deux, les ouvriers dressent deux piliers remarquablement hauts. La photographie 10, planche V, a été prise à 15 h 25.

16 h 10. — Le couloir de communication postérieur est en continuité complète avec la cellule royale. La lèvre gauche de l'ouverture du toit de ladite cellule coïncide avec la ligne médio-dorsale de la reine. La lèvre droite est moins avancée. Ne reste découverte que la région postéro-dorsale de la reine. Un large hiatus persiste entre les deux piliers postérieurs droits; toutefois, sur les côtés des piliers s'amorce la muraille de fermeture.

A ce stade de la construction, des ouvriers dressent déjà des piliers sur le plafond de la cellule royale : 3 vers l'avant, 2 sur la ligne médio-dorsale, 1 sur la jonction de la cellule avec le couloir postérieur, 1 gros latéral droit (en avant du hiatus), 3 petits sur les contreforts gauches.

Sur les placards recouvrant les matériaux de construction, l'érection de nombreux piliers occupe plusieurs ouvriers ; elle prélude à la construction d'un premier étage d'alvéoles reposant sur le plafond du rez-de-chaussée. La photographie 11, planche V, a été prise à 16 h 40.

18 h 23. — La reine est entièrement cachée à la vue. Les piliers érigés sur le toit de la cellule royale s'évasent à leur sommet en coupe ou en cratère et délimitent les futurs alvéoles. Sur les amas de matériaux, le premier étage d'alvéoles est à peu près achevé. La photographie 12, planche VI, a été prise très exactement à 18 h 23.

Le fait le plus important est que maintenant toutes les constructions, primitivement séparées, sont unies par une large galerie couverte qui longe le tampon d'ouate hydrophile, le bord droit de la feuille de papier filtre et aboutit à un large placard alvéolaire appliqué sur le fond de verre et en continuité avec les fragments de meules.

Le rétablissement d'un nid et d'une société unitaires n'a pas demandé plus de huit heures.

23 h 35. — La construction alvéolaire a considérablement progressé. Les piliers sur la cellule royale sont devenus des lames contournées en coquille. Certains piliers voisins se rejoignent par leurs lames en formant des pleins cintres parfaits. Les jonctions entre travées ou coquille se font sous nos yeux. Elles sont très nombreuses et d'une admirable netteté.

Le revêtement des parois de verre par des boulettes d'argile est largement commencé. Au-dessus des tas d'argile, sur la face inférieure du couvercle de la boîte de Petri, les boulettes sont presque côte à côte et forment un revêtement continu.

Pendant la nuit, l'activité des *Bellicositermes* ne s'est point ralentie. Les lames dressées au-dessus de la cellule royale, dont les arches étaient le point de départ, ont, vers le petit jour, une hauteur, en certains points, de 3 cm. De hauts piliers s'élèvent un peu partout ; il en est qui rejoignent le couvercle de la boîte. Seule la partie du fond de verre, située à l'extrême gauche, n'est pas encore revêtue de construction.

Au cours des heures suivantes, les ouvriers se sont surtout employés à renforcer leur bâtisse par de puissants apports de boulettes d'argile. La paroi de la cellule royale dépasse largement 1 mm d'épaisseur et a été rendue homogène ; les boulettes d'argile pressées les unes contre les autres et lissées par la bouche (hypopharynx) des ouvriers n'apparaissent plus nettement séparées.

IV. — LE MÉCANISME DE LA CORRÉLATION DES TACHES INDIVIDUELLES ET DE LA PRÉTENDUE RÉGULATION

En 1939, j'écrivais à propos de la reconstruction : « A telle sensation olfactive perçue peut correspondre telle réaction orientée : par exemple, le dépôt de mortier en un point déterminé, l'allongement d'une cloison pour atteindre une autre cloison. On se trouverait en présence d'une succession de réflexes, tous rigoureusement déterminés, qui aboutirait à la construction d'un édifice cohérent, élevé selon un plan logique. Nous ne sortirions point du domaine de l'automatisme, lequel tient, nul ne peut le contester, un rôle très important dans la conduite de tous les Arthropodes. Mais cette interprétation prête le flanc à de nombreuses critiques et ne tient pas compte de l'ensemble des faits. »

Je me crois maintenant en mesure d'expliquer ce comportement en apparence extraordinairement complexe et cela dans le cadre du plus pur automatisme.

Nous avons reconnu diverses phases dans la reconstruction du nid. Elles ne sont pas qu'un artifice didactique ; elles correspondent à des situations stimulantes distinctes et mettent en jeu des réactions différentes.

1° La phase d'incoordination.

a) *La situation stimulante.* — La situation nouvelle dans laquelle les Termites extraits de leur nid natal sont brusquement placés les trouble beaucoup (1). La variation brutale de leur ambiance (changement du degré hygrométrique de l'atmosphère, exposition à la lumière, passage d'un

(1) Les Termites, comme la plupart, sinon tous les Insectes, sont très « émotifs » et cette particularité ne doit pas être sous-estimée. Ils le sont moins que les Courtilières, par exemple, qui au moment de la capture sont en proie à un véritable affolement et vident leur intestin postérieur avec tant de violence, qu'elles éliminent, d'un seul coup, la plupart de leurs entozoaires.

espace confiné à galeries étroites satisfaisant au besoin thigmotactique de l'Insecte à un espace non-confiné, où les Termites n'éprouvent plus ou peu de contacts matériels avec les parois...) leur inflige un choc subit, véritable traumatisme du comportement. Ils réagissent par une activité motrice désordonnée, folle.

Le trouble surmonté, la nouvelle situation a sur les ouvriers (*non sur tous*) une action stimulante très marquée, c'est l'incitation soit à creuser des cavités dans le sol, soit à édifier des lames de terre, cloisons, alvéoles.

Cette situation est apparemment très exceptionnelle. Mais, à y regarder de près, l'est-elle autant qu'elle le semble ?

Lorsque les Termites ont à réparer une brèche dans la paroi du nid (effraction par l'homme, ou par un animal fouisseur, *Oryctélope* p. ex., chute par érosion d'un clocheton du nid-cathédrale de *Bellicositermes natalensis*, par exemple), ils se trouvent devant un ensemble de stimuli très voisins de ceux auxquels nous les soumettons. Les différences de stimulation tiennent plus à des facteurs quantitatifs qu'à des dissemblances de nature.

L'ébranlement mécanique, qui accompagne l'attaque du nid par le pic, provoque une réaction d'un type plus ou moins taxique : attraction des soldats et des ouvriers vers le point d'impact de l'outil. L'entrée de l'air extérieur dans la termitière et la turbulence de celui-ci ont une influence certaine sur les ouvriers et les soldats. On sait que si l'on évente avec une feuille de bananier ou une lame de carton la brèche (même petite) pratiquée dans la muraille, on fait accourir en nombre les grands soldats, doués d'une haute sensibilité aux ébranlements mécaniques et à l'agitation de l'air (Grassé, 1937) (1).

Dans le cas si étrange de la sociotomie telle que la pratiquent les *Anoplotermes* et les *Trinervitermes* (Grassé et Noirot, 1948), les Insectes sont placés dans des conditions très voisines de celles auxquelles sont soumis nos *Bellicositermes* et *Cubitermes*. La construction s'y fait *ex nihilo*.

Nous aurons l'occasion de redire que la construction, qu'elle soit entièrement nouvelle, ou qu'elle consiste en une réparation, s'effectue selon la même technique. Laquelle se décompose en trois actes distincts : 1° prise de terre ; 2° malaxage de celle-ci ; 3° transport et pose de la boulette.

Le troisième a, pour la présente étude, le plus grand intérêt.

En fait, nous assimilons la situation dans laquelle nous plaçons les Termites, hors de leur nid original, à une somme de stimuli supranormaux, d'une efficacité exaltée.

Toutefois, l'activité constructrice n'est *pas déclenchée chez tous les*

(1) Si, dans une expérience de reconstruction, on soulève, même avec d'innombrables précautions, le couvercle de la boîte de Petri, très vite l'arrivée de l'air frais arrête les travaux en cours ; si un souffle d'air, même léger, passe sur la boîte ouverte, tout travail est suspendu instantanément. Il ne s'agit que d'une réaction à l'agitation de l'air et non d'une variation de degré hygrométrique ; car un air contenant 86 % d'humidité relative est aussi efficace qu'un air en contenant seulement 30 %, voire moins !

individus de nos groupes. Apparemment, certains sujets plus sensibles que d'autres sont les premiers à répondre aux stimuli s'exerçant sur eux. L'activité constructrice apparaît comme la réaction à un ensemble de stimuli externes et ne dépend pas, dans les cas de la réparation du nid et du travail *ex nihilo*, d'une « pulsion interne » ; elle ne serait point d'une nature appétitive.

b) *Les activités incoordonnées.* — Les activités individuelles provoquées par le changement de situation sont, *au départ*, l'émotion étant surmontée, *certainement incoordonnées*. De cela on a la preuve :

1° Par la dispersion *aléatoire* des boulettes de terre, au début de la reconstruction ;

2° Par les conduites *indépendantes* et *incohérentes* des ouvriers au travail ;

3° Par l'indifférence *totale* de l'individu à l'égard des actes de ses semblables.

Chaque individu accomplit, au tout début de la reconstruction, une tâche (forage ou pose de boulettes) qui ne paraît pas être dirigée vers une fin précise. Cette activité donne constamment l'impression d'être une réponse automatique à une stimulation complexe, réponse qui se suffit à elle-même et est indépendante de l'influence d'un quelconque congénère ; elle diffère ainsi de l'essaimage, qui se déroule, lui, selon une séquence caténaire (Grassé, 1942).

Un même individu peut fouir, puis bâtir. En voici un exemple choisi entre bien d'autres : un ouvrier qui *vient de fouir* prend une boulette entre les mandibules, la transporte, la dépose sur la paroi de verre ou sur une motte de terre. Il arrache une boulette d'un ouvrage venant d'être fait par ses congénères et la met ailleurs. Il appuie la tête, en l'agitant de droite à gauche, et vice versa, rendant la maçonnerie plus cohérente. Il défèque et dépose sa goutte de mortier stercoral, généralement en un point élevé, peu après avoir transporté et placé une boulette de terre sur une motte de terre ou sur la paroi de verre, et ainsi de suite.

En général, le forage devient vite accessoire, alors que la construction s'amplifie. Toutefois, même longtemps après le début de celle-ci, des individus continuent à forer sans construire. Le forage s'observe alors que le nouveau nid est achevé (voir p. 46). Ainsi il constitue une activité en soi et l'utilisation des déblais n'est pas obligatoirement liée à lui. D'ailleurs, comme nous l'avons déjà dit, la plupart des ouvriers utilisent la terre, l'argile situées en surface à leur voisinage et ne recourent pas, dans tous les cas, à l'extraction des matériaux profondes.

La présence de la reine exerce sur les ouvriers une action considérable que nous avons étudiée naguère (Grassé, 1944), mais nous sommes sûr qu'elle n'est pas l'unique stimulus à inciter les ouvriers à bâtir. Le retrait de la termitière natale, l'exposition à l'air libre et à la lumière suffisent à déclencher l'activité constructrice de ceux-ci, hors de la présence de la reine. Ce qui ne signifie point que la reine n'a pas une influence indirecte,

dans la reconstruction ; comme nous le disons plus loin, elle joue un rôle indéniable dans la localisation spatiale des tâches individuelles.

c) *La localisation des boulettes de terre.* — L'incoordination des actes accomplis par les divers bâtisseurs est, au départ, manifeste. Pourtant, sans qu'elle s'atténue, on constate que les boulettes sont déposées dans certains lieux plutôt que dans d'autres. Tout se passe, très approximativement, comme si l'Insecte obéissait à quelque stimulus topographique. En effet, souvent, les dépôts se font sur les points élevés des lieux où l'Insecte évolue : mottes de terre, arête supérieure d'un tas d'argile, paroi verticale de verre... L'Insecte paraît être influencé par une géotaxie négative qui l'incite à se porter sur les lieux élevés et à y déposer son fardeau.

Ainsi, bien que les actes des différents individus demeurent incoordonnés, les dépôts des boulettes se concentrent automatiquement, en certains lieux, sans aucune volition de la part des exécutants, du fait d'une réaction géotaxique.

Sans doute observe-t-on la pose de boulettes sur le fond de verre ou sur la couche d'humus, mais le nombre de ces dépôts sur des surfaces horizontales est relativement faible comparé à celui des dépôts sur la paroi verticale et au sommet des mottes de terre.

L'ouvrier, qui vient de saisir entre les mandibules une parcelle de terre qu'il malaxe et imbibe plus ou moins de salive, reste sur place ou s'éloigne du lieu de la prise. Les deux éventualités s'observent. Il n'est point rare de voir des ouvriers avec la bouche pleine de terre, errant sur le fond de la boîte et donnant l'impression « de ne pas savoir où se débarrasser de leur charge ». Dans de tels cas, le dépôt sur une surface horizontale n'est point rare.

Examinons maintenant d'autres causes qui, en des mêmes points de l'espace, favorisent le rassemblement des boulettes malaxées par les maçons.

Dans les récipients à *Cubitermes* et dans ceux à *Bellicositermes*, les situations stimulantes ne sont pas identiques. Dans les premiers, la reine se déplace avec une relative aisance et reste peu de temps en un même point ; elle ne constitue pas un stimulus fixant longtemps l'activité de plusieurs ouvriers dans une région déterminée. Pourtant la reine polarise suffisamment l'activité des ouvriers pour les inciter à déposer leurs boulettes à son voisinage immédiat sur les surfaces planes horizontales. Tel est le cas de l'aire *Ai* (fig. 1, Pl. I), où les boulettes ont été placées alors que la reine marquait auprès de ce lieu un temps d'arrêt. Cette aire de boulettes devint par la suite le point de départ d'une lame oblique.

La reine obèse des *Bellicositermes* ne change pas de place ; elle exerce sur ses descendants une telle attraction qu'à son voisinage ils manifestent un comportement particulier (Grassé, 1944-1945). Elle stimule l'activité des ouvriers et, par sa seule présence, en un lieu découvert, les incite impérieusement à construire.

Que se passe-t-il alors au départ de la reconstruction par les *Bellicositermes* ? Les ouvriers, attirés par leur reine, déposent leurs boulettes d'argile à une distance fixe (12-15 mm) de son corps. Au bout de peu de temps, ces boulettes dessinent une ligne discontinue parallèle au contour de la reine. Du fait de l'attraction très vive que cette dernière exerce sur eux, les ouvriers sont nombreux à travailler autour d'elle. C'est une puissante cause concentrant, en un même lieu, les activités d'un nombre élevé d'individus.

Les amas de matériaux plastiques (argile), aussi bien dans les groupes de *Cubitermes* que de *Bellicositermes*, « polarisent » d'une façon non négligeable les activités individuelles.

La « photophobie » des ouvriers en conduit un certain nombre vers les zones les moins éclairées, mais elle joue un rôle minime dans la localisation spatiale des tâches individuelles (1) ; ainsi, dans une même boîte de Petri, n'observait-on pas deux chantiers qui se tenaient, l'un dans la zone la plus sombre, l'autre dans la zone la plus éclairée !

Le rassemblement sur une aire limitée de boulettes de terre tient à deux autres causes qui entrent en jeu surtout lorsque les précédentes ont fait sentir leurs effets :

A, l'attraction qu'exercent les boulettes fraîchement déposées sur les ouvriers (action de la salive, de la terre mouillée), attraction souvent fort importante.

B, la tendance, assez lâche d'ailleurs, que manifestent les ouvriers à revenir sur les lieux où ils ont travaillé, tendance liée à une certaine mémoire des lieux (voir p. 67).

2° La phase de coordination.

A. — *La densité critique des boulettes et l'orientation du comportement.* — *Ce dont nous sommes sûr c'est que le comportement individuel demeure aléatoire et incoordonné aussi longtemps que dans une zone donnée le nombre des boulettes de terre reste faible.* Nous regrettons de n'avoir pas pensé, alors que nous en avons la possibilité, à déterminer précisément la densité minima provoquant le changement du comportement.

Jusqu'à ce que cette densité soit atteinte, l'ouvrier, répondant à la situation stimulante où il est placé, fore le sol ou confectionne des boulettes de terre, qu'il dépose çà et là, surtout en des points élevés. Une telle activité ne saurait aboutir à l'édification d'un nid.

L'ouvrier appartenant à un petit groupe demeure placé dans une situation stimulante qui ne change pas, car la densité critique des boulettes n'est pas atteinte à cause de la faiblesse des effectifs au travail : la construction, par cela même, ne peut progresser. Pour qu'il y ait conti-

(1) Nous avons montré naguère que les ouvriers à l'air libre et en présence de la reine surmontent leur phototaxie négative (voir Grassé, 1944-1945) et travaillent. L'exposition directe aux rayons solaires cause rapidement la mort de la plupart des Termites.

nuité du travail, il faut un changement de stimulation par la création de nouveaux stimuli, en l'espèce de nouvelles constructions modifiées par le travail qu'accomplissent les ouvriers. Cela fait bien comprendre le rôle et la signification de ce que nous nommons plus loin la *stigmergie*.

Tout change lorsque les boulettes sont assez nombreuses, en un point donné de l'espace, pour devenir, *par elles-mêmes, des stimuli significatifs* (1). A la stimulation vague, diffuse, du début se substitue une excitation infiniment plus précise. *Nous avons observé, en toute certitude, qu'un tas de boulettes de terre agit sur les ouvriers constructeurs à la manière d'un centre attractif* : il constitue un stimulus vraiment social.

B. — La stigmergie et les stimulations simultanées. — Mais il y a plus encore. Selon que les boulettes sont rassemblées en tas ou disposées en ligne, elles ne déclenchent pas la même réponse. La forme du stimulus acquiert le pouvoir, significatif, d'orienter la construction. Elle tient donc un rôle capital pour le devenir de l'édifice.

a. Les boulettes déposées côte à côte et les unes sur les autres de manière à former un petit tas, sur une élévation du sol ou sur une surface horizontale (à proximité de la reine, dans le cas de *Bellicositermes*), sont le point de départ de piliers, et ceux-ci, à leur tour, comme le montre l'étude de leur construction, *deviennent le stimulus directeur de l'activité des ouvriers*. Voici un fait qui le prouve : tels individus qui, *auparavant*, ne travaillaient pas à l'érection d'un pilier, arrivés au voisinage de celui-ci, y grimpent et, juchés au sommet, y déposent leur boulette ou une goutte de mortier fécal.

b. Dès que les boulettes sont près les unes des autres et dessinent une ligne à peu près droite, *elles déclenchent une nouvelle activité constructrice* : à savoir la confection d'une lame horizontale, verticale ou oblique en fonction de la position de la ligne. Si le support de la ligne est vertical (cas des parois latérales de la boîte de Petri), la lame sera horizontale ou oblique; si le support est horizontal, la lame sera verticale. Deux stimuli orientent alors et *simultanément* l'activité de l'ouvrier : 1° l'œuvre accomplie par ses semblables ; 2° la position du support matériel de cette œuvre.

Lorsque les lames et les piliers ont atteint une certaine taille, ils acquièrent de nouvelles qualités stimulantes, particulièrement manifestes dans le cas des seconds.

Lorsque le pilier mesure 4 à 5 mm (± 1) de haut chez *Cubitermes*, de 5 à 6 mm (± 1) chez *Bellicositermes* [auprès de la reine], les ouvriers arrêtent sa montée (sauf dans des circonstances étudiées plus loin). Cette hauteur, que nous qualifierons de *critique*, marque le virage de la stimula-

(1) Tous les stimuli enregistrés par les organes sensoriels ne sont pas également « réactogènes ». Un petit nombre d'entre eux jouissent de la propriété de provoquer une réaction spécifique, qui généralement s'intègre dans le comportement normal. A ces stimuli privilégiés, nous avons donné le nom de *stimuli significatifs* (Grassé, 1944).

Comme nous l'avons montré, ils déclenchent les réactions caractéristiques de l'espèce. Ils correspondent aux stimuli-sinaux de l'école objectiviste (Lorenz-Tinbergen), mais débordent largement cette catégorie par trop restreinte.

tion. Elle a de l'importance pour la suite du travail. Pour être sûr que la stimulation change réellement, considérons le comportement d'ouvriers nouveaux venus sur un pilier de hauteur critique, c'est-à-dire d'ouvriers n'ayant pas antérieurement participé à son érection : ces ouvriers déposent les boulettes non plus au sommet du pilier, mais latéralement, au bord de la section supérieure dudit pilier. Ces boulettes latérales deviennent le point de départ des arceaux obliques, des lames coniques dont il est parlé ailleurs.

La construction des lames *isolées* s'arrête assez vite ; pour qu'elle soit poursuivie, l'intervention d'un autre stimulus devient indispensable.

En fait, le pilier *isolé* comme la lame *isolée* perd bientôt sa valeur de stimulus significatif. Les ouvriers l'abandonnent. Pour que le travail se continue, il faut que d'autres piliers, d'autres lames soient à son voisinage les uns des autres. C'est là encore une des caractéristiques de ce comportement social, de cette construction, œuvre éminemment collective.

Considérons deux piliers voisins, séparés de 4 à 6 mm dans le cas de *Cubitermes*, de 5 à 10 mm dans celui de *Bellicositermes* et ayant atteint leur hauteur critique. L'ouvrier juché au sommet de tels piliers est sollicité par deux stimuli : l'un émane du pilier sur lequel il se trouve et l'incite à construire un arceau, l'autre provient du pilier voisin et oriente le dépôt de la ou des boulettes.

L'examen attentif d'individus isolés au travail convainc l'observateur que les choses se déroulent de la façon suivante : arrivé au sommet d'un pilier qui a atteint sa hauteur critique, l'ouvrier dépose sa boulette non plus sur le sommet du pilier, mais sur le pourtour de celui-ci ; les boulettes apportées successivement par les ouvriers et mises dans la même position forment une ligne circulaire, un bourrelet sur lequel se feront les nouveaux dépôts, d'où la constitution d'une lame en cône plus ou moins ouvert (aspect du parapluie retourné dont il a déjà été question dans la partie descriptive). Si le pilier est isolé ou passablement éloigné d'une construction, ou s'il est au voisinage de plusieurs piliers (plus de deux), les ouvriers agissent comme nous venons de le dire, mais, si le pilier est non loin d'un ou de deux piliers, les dépôts de boulettes se font seulement (ou à peu près) dans la direction du ou des deux piliers voisins. L'action à distance est manifeste. Le constructeur est donc aux prises avec deux stimulations, l'une émanant du pilier sur lequel il est juché, l'autre du pilier voisin (ou de la reine, cas du *Bellicositermes*). Le point du dépôt de la boulette dépend de ces deux stimulations, l'une réagissant sur l'autre.

Les ouvriers qui élèvent la muraille d'enceinte autour de la reine sont eux aussi en proie à deux stimuli : stimulation par les piliers, attraction par la reine, et leur comportement s'en ressent : les arceaux, les lames de terre sont toujours construites en direction de la reine.

On sait que la combinaison ou le conflit de stimuli de nature différente agissant simultanément sur un même individu donne lieu à une réponse résultante modifiée. Je crois bien avoir été le premier à étudier cette situation et ses conséquences (1923), à propos de l'interférence de la phototaxie et de la géotaxie chez les Orthoptères acridiens. Son intérêt

TABLEAU INDIQUANT LES RÉPONSES FAITES AU COURS DE LA RECONSTRUCTION AUX PRINCIPAUX STIMULI SIGNIFICATIFS.

SITUATION STIMULANTE (SOMME DE STIMULI) OU STIMULUS ISOLÉ.	RÉPONSE.
1. Retrait du nid natal (1). Exposition à la lumière et à l'air libre. Variation du degré hygrométrique de l'atmosphère.	A. Forage ou B. Prise de terre, malaxage. Dépôt de la boulette.
2. Boulettes déposées sur le sol très près les unes des autres ou même agglomérées.	Érection d'un pilier.
3. Boulettes déposées en ligne, les unes près des autres (densité critique atteinte) : a) Sur un plan horizontal ; b) Sur un plan vertical.	Construction d'une : a) lame verticale ; b) lame oblique (de bas en haut) ou horizontale.
4. Pilier isolé ou nombreux piliers équidistants ayant atteint la hauteur critique.	Construction d'arceaux ou d'une lame conique.
5. Deux piliers voisins ou trois piliers en ligne. Un ou plusieurs piliers et la reine.	Construction d'arceaux convergents.
6. Ouvertures entre piliers ou entre cloisons ou dans les cloisons mêmes.	Comblement.
(1) Il n'est pas tenu compte ici de la réaction émotive.	

est d'autant plus grand que, dans les conditions naturelles, rarement l'animal se trouve soumis à un seul agent physico-chimique. Il faudrait analyser de près non seulement les interférences taxiques, mais aussi les interférences entre taxies et réactions purement réflexes. Un tel sujet, malgré son importance pour comprendre et interpréter le comportement animal, a suscité peu de recherches.

La double stimulation explique parfaitement les ajustements des constructions qui, si on ne la fait pas intervenir, paraissent être réglés par une faculté particulière, pas très différente de ce que J.-H. Fabre appelait le « discernement » dans l'instinct.

Voici deux piliers en cours de construction et ayant atteint leur hauteur

critique ; les situations des ouvriers, sur l'un et sur l'autre, sont identiques : ils sont soumis à la double stimulation du pilier qui les porte et du pilier voisin. L'un incite à déposer la boulette sur le bord du sommet du pilier support, l'autre à l'orienter vers l'autre pilier. Bien que les travaux soient accomplis *par des ouvriers qui changent à tout instant*, qui n'ont pas de rapports entre eux, du fait même de la qualité des stimuli, les constructions, arceaux ou lames, convergent exactement l'un vers l'autre. La matérialité des faits est très aisée à vérifier et l'ajustement des lames et des arceaux s'effectue avec précision et apparemment sans difficulté (voir notamment la planche VII).

La conséquence de ce type de stimulation est de régler automatiquement la marche de l'ouvrage.

La coordination des tâches, la régulation des constructions ne dépendent pas directement des ouvriers, mais des constructions elles-mêmes. *L'ouvrier ne dirige pas son travail, il est guidé par lui.* C'est à cette stimulation d'un type particulier que nous donnons le nom de STIGMERGIE (*stigma*, piqure ; *ergon*, travail, œuvre=œuvre stimulante).

Ce qui complique les choses, mais conditionne la construction et la reconstruction du nid dans le cadre d'un complet automatisme, c'est bien l'influence *simultanée* de plusieurs stimuli significatifs. Nous en avons montré deux jouant ensemble et nous sommes sûr qu'il y en a parfois davantage à agir, au même instant, sur l'ouvrier.

Une autre preuve à l'appui de notre explication par la stigmergie du comportement bâtisseur a été fournie par l'observation de la conduite individuelle des ouvriers maçons. *Elle nous a révélé, sans contestation possible, que ceux-ci ne bâtissent pas en constituant équipes.* L'ouvrier se contente de répondre individuellement et automatiquement aux stimuli qui s'exercent sur lui.

L'influence de deux stimuli a parfois des conséquences inattendues. Soient deux piliers voisins, l'un est édifié sur une surface plane horizontale, l'autre au sommet d'un monticule d'humus (cette circonstance se présente souvent dans nos boîtes d'expérience). Lorsque ces deux piliers ont atteint la hauteur critique normale, leurs sommets se situent à des niveaux bien différents. Dans ce cas, la montée du pilier sur le monticule s'arrête, tandis que celle du pilier érigé sur le plan se poursuit. La construction des arceaux sur le pilier du bas ne se fera que lorsque celui-ci aura atteint une hauteur faiblement inférieure à celle du pilier du haut. Dans une telle éventualité, est-on autorisé à parler de régulation ? Nous ne le pensons pas : selon nous, il n'y a qu'une influence prépondérante de l'action orientante (forme-odeur, voir p. 66) du pilier voisin ; le stimulus dans ce cas l'emporte sur l'arrêt de la construction en hauteur et du dépôt latéral des boulettes. Tout tient aux propriétés stimulantes des constructions mais non à l'adaptation des Termites à une situation particulière. Là encore l'observation de la confection de tels piliers surélevés par des ouvriers se mettant au travail seulement quand la hauteur critique était atteinte montre qu'il s'agit de réponses automatiques aux deux stimuli considérés ici.

Parfois, les piliers dressés au-dessus de la loge royale sont élevés jusqu'à ce qu'ils arrivent au contact du couvercle en verre de la boîte de Pétri (leur hauteur est alors de 30 mm). La stimulation exercée par ledit couvercle a influencé le comportement de l'Insecte, sans cependant l'écarter beaucoup de sa norme.

C. — *La nature des stimuli agissant sur les constructeurs.* — Le comportement, tel que nous venons de le décrire, n'est possible que si l'ouvrier dispose d'une information le renseignant sur la forme de son support et des objets environnants.

Or, rappelons-le, les ouvriers des *Cubitermes* et *Bellicositermes* sont dépourvus d'yeux et même de ganglions optiques, ce sont des aveugles absolus. Pendant la construction, leur information est principalement à base de stimuli olfactifs. Ceux-ci jouent d'ailleurs un rôle prépondérant dans le comportement des Termites, en particulier dans l'orientation et la reconnaissance des lieux ; nous avons montré que les espèces qui récoltent en plein air balisent leurs pistes par des excréments, repères olfactifs, tout comme le Rat noir marque son passage par des jets d'urine (Grassé et Noirot, 1951).

Comment les boulettes de terre ou d'excréments agissent-elles sur les ouvriers ? Comme nous l'écrivions en 1939, l'odorat est, probablement, le sens intéressé. Les odeurs *significatives* ici émanent de la terre souillée de salive ou de matières fécales. Lorsque la construction est faite uniquement de terre malaxée entre les pièces buccales, la salive est seule en cause. Nous sommes sûr que les ouvriers apprécient les distances les séparant des sources odoriférantes. Nous avons en effet acquis, par l'observation répétée de nombreux ouvriers, que ceux-ci sont capables de percevoir les espaces libres entre les matériaux d'un pilier ou d'une lame en construction. Les palpes labiaux ou maxillaires n'interviennent pas, l'Insecte, la bouche pleine de terre, ne les appliquant pas sur les objets environnants. Le dépôt s'effectue *très souvent* sans palpation antennaire préalable.

L'édifice a probablement une odeur particulière qu'il doit à la salive dont ses matériaux ont été imbibés. N'oublions pas que la salive, qui tient une place très importante dans les échanges trophallactiques, jouit de propriétés stimulantes et attractives dont l'observation, en maintes reprises, nous a montré l'ampleur (léchage, etc.).

Les jonctions d'arches, de lames, qui sont si faciles à observer, attestent à l'évidence que les activités des ouvriers sont déclenchées par des stimulations à distance produites par les constructions elles-mêmes, sans aucun doute par les odeurs qui en émanent.

Je ne puis que renvoyer le lecteur à mon mémoire de 1939 sur les perceptions olfactives qui renseignent les Termites sur la forme des objets et leur distance par rapport à l'Insecte. Les conclusions d'Auguste Forel (1921), sur le sens topochimique des Fourmis, s'appliquent parfaitement aux Termites qui, plus encore que les Fourmis, paraissent utiliser ce sens. Il va de soi qu'une enquête expérimentale sur l'odorat des Isoptères est

nécessaire pour préciser nos connaissances, mais son rôle dans le travail de maçonnerie ne peut être mis en doute.

Aussi n'hésitons-nous pas à déclarer que le comportement des Termites ouvriers, au cours de la reconstruction, est le fait de ce que nous appellerons, désormais, les *stimuli* « odeurs-formes », faute de terme plus clair.

Que l'information topochimique déclenche une réaction ne soulève aucune difficulté, mais que cette réponse soit « adaptée » à la situation stimulante pose un autre problème, celui de la formation des instincts et de leur inscription dans le patrimoine de l'espèce. Il est du ressort de l'évolutionnisme.

D. — **La tendance à l'unité.** — Dans le comportement constructeur des Termitidae se manifeste bien souvent une *tendance à unir des ébauches distantes l'une de l'autre, à les fusionner*. Cette tendance est naturelle, car on l'observe aussi bien dans la construction et l'agrandissement du nid que dans la reconstruction *ab initio*. Peut-être traduit-elle, dans des circonstances plus complexes, l'influence de deux stimuli agissant simultanément sur les constructeurs ?

C'est possible et même vraisemblable ; toutefois lorsqu'il ne s'agit pas de faire simplement converger deux ébauches l'une vers l'autre ou de les fusionner purement et simplement, on doit reconnaître qu'un autre mécanisme entre alors en jeu. Et il en est souvent ainsi : nous en donnons ci-dessus un exemple typique avec la reconstruction schématisée par la figure 2. Les ouvriers ont bâti, en des points si éloignés l'un de l'autre, deux ébauches, qu'ils ne peuvent les joindre directement. Pourtant, les deux groupes de constructeurs qui ne s'étaient *jamais isolés* l'un de l'autre (des ouvriers allant travailler tantôt dans un des chantiers, tantôt dans l'autre) ont relié les deux lieux : 1° par une galerie creusée dans l'humus ; 2° par une piste superficielle. Nous n'avons pas analysé avec soin le déterminisme du forage de la galerie ni l'installation de la piste, trop absorbé que nous étions par l'analyse de la construction proprement dite. Mais il y a un problème important à étudier à propos de l'union des ébauches lointaines.

La construction d'ébauches d'abord indépendantes et l'échange d'ouvriers allant de l'une à l'autre confirment notre thèse d'après laquelle c'est l'œuvre qui guide l'acteur et non celui-ci qui la prévoit et l'exécute selon une séquence d'actes fatals.

Ajoutons que la fusion des ébauches ne se produit pas dans tous les cas ; ainsi la figure 3 représente le schéma d'une reconstruction de nid dont 5 à 6 ébauches, bien qu'assez importantes, furent abandonnées et non reliées au nouveau nid qui se limita à la portion englobant les ébauches de la partie L.

E. — **Rôle de la mémoire dans la construction.** — Un élément non négligeable intervient dans le travail constructeur des Termites, c'est la mémoire des lieux. L'ouvrier, et nous l'avons observé à maintes reprises, qui prend

de la terre à quelque distance du lieu où il a antérieurement déposé une boulette, s'il ne revient pas automatiquement au lieu de son précédent travail, marque pourtant une tendance à le faire. Plus l'Insecte s'est éloigné du chantier pour prendre de la terre, plus il « oublie » d'y revenir. En vérité, dans les chantiers les plus actifs, les ouvriers prennent les matériaux situés le plus près du lieu de travail. La même tendance à prélever sur place les matériaux de construction s'observe au cours de la réparation d'une brèche ouverte dans la paroi du nid (*Bellicositermes*). Cela tient sans doute à la vigueur des stimuli incitant l'Insecte à bâtir. Dans les travaux d'agrandissement, il en va autrement, puisque les matériaux utilisés proviennent de zone profonde, voire très profonde. Nous avons pu, par des sondages, nous assurer qu'en Oubangui (région de Bambari) les ouvriers de *Bellicositermes rex* avaient incorporé à leur dôme des matériaux argileux pris à 12 mètres au-dessous du nid ! Nous savons (Grassé et Noiro, 1948) que, dans la récolte de l'eau, les Termites descendent jusqu'à la nappe phréatique. La mémoire qui ramène l'Insecte du lieu de récolte au chantier est ici fort développée. Chez les Macrotermitinæ, sous-famille à laquelle appartient le genre *Bellicositermes*, les ouvriers manifestent un étrange comportement que j'ai fait connaître en 1944 : ils remplacent les matériaux qu'ils prélèvent sur les lieux de récolte (morceau de bois, excrément d'herbivore) par un volume égal de terre argileuse. Le voyage lieu de récolte-lieu de dépôt de la récolte (meules où tas de sciure dans l'habitable) est suivi d'un voyage de retour, l'Insecte portant dans la bouche une grosse boule de terre imbibée de salive. Cette terre est peut-être arrachée de l'habitable même (voir Grassé, 1937, 1944) et plus vraisemblablement quelque part dans la périécie, en profondeur. La prise de nourriture et le transport de terre paraissent être effectués par les mêmes ouvriers qui travaillent sur le chantier extérieur à la termitière. Ce va-et-vient implique une mémoire fidèle des lieux, de la position du chantier ainsi que de la quantité de terre à prélever.

F. — *Essai de synthèse.* — Alors qu'en 1939, émerveillé par la précision du comportement des reconstruteurs, nous imaginions qu'une faculté particulière leur permettrait d'agir, de régler et d'harmoniser leurs tâches, aujourd'hui nous pensons qu'il n'en est rien et que tout peut s'expliquer en fonction d'un automatisme réactionnel foncier.

Pour expliquer notre changement d'opinion, nous dirons que l'observation répétée de Termites agrandissant leur termitière dans des conditions naturelles ou la réparant à la suite d'un accident nous a ouvert les yeux.

Nous avons assisté à l'agrandissement de leur nid, après la pluie, par les *Bellicositermes rex* de l'Oubangui, constructeurs de ces gigantesques tumuli qui confèrent aux savanes de ce pays un caractère si étrange. La nuit et au petit jour les ouvriers, vers le sommet du tumulus, perforent en maints endroits l'épaisse cuirasse de terre qui limite le nid. A l'extérieur, sur une surface de quelques décimètres carrés, ils élèvent des piliers par centaines, à peu près à égale distance les uns des autres, et les relient par de larges

arceaux, identiques à ceux que dressent les ouvriers de *Bellicositermes natalensis* autour de leur reine retirée de sa cellule ou assez loin d'elle, sur des tas d'argile (cf. p. 53). La situation rappelle de près celle que nous avons rencontrée au cours de la reconstruction, dans le cas de piliers dressés au voisinage les uns des autres. Les arceaux allant de l'un à l'autre pilier forment, en se soudant, une lame continue, irrégulière, sur laquelle les Insectes bâtissent une deuxième assise de piliers. Entre les piliers, ils maçonneront des cloisons percées de trous et, de la sorte, des couches successives d'alvéoles à parois minces se superposent (1). Ultérieurement, les alvéoles sont remplis de terre et à la construction légère se substitue un bloc massif parcouru par de rares galeries.

L'important de cette observation, c'est que les *Bellicositermes* réparent leur nid ou le construisent *ex nihilo*, autour de leur reine retirée de sa loge royale, utilisent une technique fort voisine de celle qu'ils mettent en œuvre pour la construction normale et l'agrandissement de leur demeure.

A l'intérieur de quelques nids de *Bellicositermes natalensis*, j'ai observé la présence, dans les grandes cheminées ascendantes (Grassé, 1944), d'importantes constructions alvéolaires, identiques à celles observées dans nos boîtes de Petri, qui avaient pour effet de réduire et de cloisonner la cavité des dites cheminées. Nous retiendrons de cela que les transformations intérieures que les *Bellicositermes natalensis* font subir si souvent à leur nid sont réalisées en utilisant la même technique que lors de la reconstruction *ex nihilo*.

Cette technique est aussi utilisée par des Termites systématiquement très éloignés des *Bellicositermes*, les *Trinervitermes* (pour agrandir les dômes qu'ils élèvent au-dessus du sol).

En voici un exemple précis qui concerne *Trinervitermes bettonianus*. Le 22 novembre 1956, à Bossembélé (Oubangui-Chari), après une forte pluie accompagnant un orage et ayant bien mouillé le sol, dès dix-sept heures, des ouvriers sont vus au dehors travaillant. Vers vingt heures, j'observe que les ouvriers, sortis en très grand nombre des dômes érigés par de multiples orifices forés par eux, élèvent sur le dôme même, généralement sur ses flancs, de nombreux piliers assez étroits mais un peu élargis à la base, hauts de 8 à 12 mm et s'épanouissant au sommet par des lames en terre minces ou par des arceaux. Lames ou arceaux des piliers voisins s'étendent les uns vers les autres (Pl. VII, fig. 18 à 20) et s'unissent finalement par leurs bords ou par leurs extrémités libres.

Les *Trinervitermes* construisent des cloisons verticales, plus ou moins perforées, allant d'un pilier à un autre ; ils délimitent ainsi de petits alvéoles. Ils superposent plusieurs étages d'alvéoles, le plafond d'un étage servant de plancher à l'étage situé au-dessus de lui. Les étages supérieurs comptent de moins en moins d'alvéoles, il en résulte que la nouvelle construction prend une forme générale en coupole. Par la suite, les ouvriers

(1) Dans un autre travail, rédigé en collaboration avec CH. NOIROT, on trouvera exposée l'analyse précise de cet intéressant comportement.

renforcent leur bâtisse, les alvéoles acquièrent alors des cloisons épaisses. Par des remaniements intérieurs et de nouveaux apports de matériaux, en certains endroits des chambres plus ou moins vastes et de forme irrégulière se substituent aux alvéoles. Des remaniements ultérieurs font disparaître toute trace de l'adjonction : ancien dôme et partie nouvelle paraissent être alors d'une seule venue et on ne voit plus la trace de l'annexe.

Les Termites, dans ces divers cas : reconstruction *ex nihilo*, réparation locale, agrandissement, remaniements intérieurs, ne sont assurément pas soumis aux mêmes stimuli, aux mêmes incitations à construire. Lors des remaniements intérieurs, il se peut qu'une « pulsion appétitive » soit le principal animateur de l'Insecte, mais cela est pure hypothèse de notre part, car le comportement social et ses modifications sont insuffisamment connus pour que nous soyons autorisé à éliminer toute sollicitation à construire en rapport avec un facteur externe. L'agrandissement des nids épigés s'opère nuitamment après les averses. La période des tornades préluant à la saison des pluies est celle de la grande activité constructrice. Comment un *Bellicositermes rex*, dans son habitacle recouvert d'une masse de terre épaisse de 1 à 2 m, perçoit-il qu'une ondée a humecté la surface du dôme ? Nous l'ignorons, mais le fait est qu'il s'en aperçoit. De nombreux ouvriers sortent du nid et maçonnent. Cette particularité s'accorderait bien avec l'existence d'une information automatique transmise aux occupants de l'habitacle par les groupes d'ouvriers recueillant des aliments hors du nid (mais non à l'air libre) et cheminant dans les galeries souterraines et superficielles de la périécie.

Dans le cas de l'agrandissement du nid, il est vraisemblable qu'une sorte de « pression sociale » incite, virtuellement, l'ouvrier à bâtir, mais que les déclencheurs ultimes sont le degré hygrométrique de l'air extérieur et l'humidification de la terre recouvrant le nid. Dans les cas de l'agrandissement et des remaniements intérieurs, les matériaux ne sont pas pris sur place, mais proviennent de la profondeur, parfois semble-t-il de la nappe phréatique. C'est là un comportement bien différent de celui que manifestent les ouvriers réparant leur nid ou l'édifiant *ex nihilo*.

Réparation et reconstruction totale présentent d'ailleurs des similitudes ; dans l'une comme dans l'autre, les Insectes sont accidentellement et soudainement placés dans une situation nouvelle, caractérisée par un brutal contact avec l'air libre et une exposition à la lumière. Les matériaux sont à pied d'œuvre. Dans le cas d'une brèche faite à la muraille d'un nid-cathédrale de *Bellicositermes natalensis* ou du nid tumulus de *Bellicositermes rex*, la localisation des dépôts semble au départ se faire à peu près au hasard, avec les mêmes caractères préférentiels pour les points élevés (bords des orifices) (Pl. VI, photos 13 à 17).

Au demeurant, il n'y a pas lieu de s'étonner que, les situations étant dissemblables, les ouvriers réagissent quand même d'une façon analogue. Nous savons que non rarement une même réponse peut être déclenchée par des stimuli différents. Il se peut aussi qu'une analyse serrée des diffé-

rentes situations stimulantes révèle qu'elles possèdent en commun un ou plusieurs stimuli significatifs.

En fait, les Termites, grâce à la gamme étendue de leurs facultés réactionnelles, se trouvent en mesure de rétablir, automatiquement et dans le cadre de l'inné, des situations qui paraissent avoir un caractère si exceptionnel que le comportement de l'Insecte, par son opportunité, donne l'impression d'être à la fois adapté à la situation et guidé par une compréhension intuitive de la situation elle-même.

Une telle interprétation, après une analyse serrée, encore qu'imparfaite, des comportements de reconstruction, paraît être une illusion. Plus que jamais, nous sommes convaincu de l'automatisme des réactions de l'Insecte, mais, comme nous l'avons dit (1954), cela n'exclut pas des régulations importantes de la conduite, par la seule intervention de réactions innées et automatiques.

La masse de la construction (densité des boulettes de terre sur une surface donnée, taille des amas de boulettes) et aussi sa forme déclenchent des réactions spécifiques de la part des ouvriers. Ces réactions sont aussi automatiques que celles du Sphégien en présence du Grillon, dont il fait sa proie.

Ce qui sépare le comportement des ouvriers de *Bellicositermes*, de *Cephalotermes* et de *Cubitermes* (les seuls ayant été l'objet d'observations suivies) de celui d'Insectes tels que les *Polistes* (Deleurance, 1957), c'est que les diverses réactions le composant peuvent être déclenchées à tout instant; il ne semble pas y avoir de phases irréversibles dans la conduite de ces Termites.

Il se peut aussi que le choc psychosomatique, aussi brusque que violent, qui accompagne leur transfert de la termitière dans une boîte de Petri efface toute tendance à n'exécuter qu'une tâche déterminée. L'observation des conduites individuelles, au cours desquelles les actes les plus divers sont accomplis dans un ordre quelconque, ne se montre pas favorable à l'idée de phases irréductibles et irréversibles du comportement.

L'Insecte, pris isolément, ne construit pas une lame ou un pilier: il pose sa boulette dans une position telle que l'œuvre, suivant le cas, servira à former un pilier, un arceau, une lame.

Tel ouvrier, nouveau venu sur un chantier, passant auprès d'un pilier ayant atteint la hauteur critique, dépose sa boulette comme pour amorcer un arc. Du fait même de la qualité stimulante du pilier, la réponse est automatiquement adéquate.

La reconstruction est rendue possible grâce à l'indépendance des réactions les unes à l'égard des autres. Le seul guide important est l'œuvre matérielle accomplie, qui devient, par elle-même, le stimulus-significatif et, en changeant, détermine des réponses d'une autre sorte, oriente le travail.

Le comportement du Terme n'a pas le caractère « caténaire » de celui d'un Sphégien. Or, dans les comportements caténaux, le stimulus approprié doit se rencontrer à point nommé, et c'est seulement si cette condition temporelle est réalisée qu'il devient significatif. La pénétrante analyse que

Steiner (1958) donne du comportement de *Liris nigra* à l'égard de sa victime, un Grillon, en fournit une belle démonstration (en particulier dans le cas des aires dites privilégiées). Un comportement de ce type est incompatible avec la souplesse, l'adaptabilité que doit posséder au plus haut point la conduite des reconstructeurs. Celui des Termites doit ces qualités bien plus à la lâcheté de l'articulation existant entre les diverses réactions élémentaires qu'aux modifications mêmes de ces réactions. *Le Terme échappe à l'empire de la séquence stéréotypée*, laquelle emprisonne, dans un étau, le comportement des Hyménoptères prédateurs et de bien d'autres Insectes.

La précision du comportement tient au fait que la stimulation périphérique (un solide d'une certaine forme, d'une certaine taille, d'une certaine odeur) déclenche une réaction qui, automatiquement, se trouve appropriée à la construction.

Une observation superficielle conduirait peut-être à objecter que notre interprétation attribuée à l'Insecte une gamme trop étendue de réactions. Remarquons que les sortes de réactions sont moins nombreuses qu'on ne pourrait le croire et que les mêmes stimuli significatifs se retrouvent dans des situations apparemment différentes.

D'ailleurs, nul ne peut nier que les Isoptères, socialisés depuis des temps immémoriaux, possèdent un comportement complexe. Mais, à vrai dire, la complexité de celui-ci tient bien plus aux combinaisons, aux arrangements des réactions, qu'au nombre de celles-ci. En fait, les réactions diffèrent surtout par la position donnée aux matériaux. Avec des techniques fort peu variées, les Termites réalisent des constructions profondément dissemblables. Les possibilités réactionnelles tiennent, avant tout, à des stimulations liées à la forme des constructions ; c'est dans ce domaine de la perception que se sont le plus perfectionnés les Termites.

La construction s'opère suivant un ordre suffisamment rigoureux pour imposer à l'observateur l'idée que les Termites travaillent selon un plan. Cette idée est très probablement une illusion et le problème du plan, au moins chez les Termites, nous apparaît comme étant un faux problème. La séquence des stades par lesquels passe tout édifice ne tient pas à un changement en cascade du comportement des exécutants, c'est là la différence profonde avec la conduite d'un Insecte solitaire constructeur ou d'un Poliste.

Le plan dans la reconstruction et probablement dans la construction est la conséquence même de la succession des stimuli variant au fur et à mesure que la forme change. C'est nous qui imaginons un plan, alors qu'il y a simplement des réponses à des stimulations distinctes et successives. En vérité, sans séquence de réactions en cascade, la construction se déroule selon un ordre qui dépend uniquement de l'accord existant entre certains stimuli (pour la plupart, sinon tous, du type odeur-forme) et les réponses de l'Insecte. Encore une fois, le grand problème n'est pas celui du plan (auquel nous dénions une réalité), mais bien celui de l'accord entre les réponses et les stimuli, de l'établissement de ces réactions et de leur inscription dans le patrimoine héréditaire.

L'œuvre, au fur et à mesure qu'elle progresse, déclenche les réactions qui permettent à l'Insecte de la mener à bien, sans qu'il sache, naturellement, qu'il agit pour réaliser une tâche déterminée, importante pour l'espèce.

L'Insecte, considéré individuellement, ne construit pas une lame ou un pilier : il pose sa boulette dans une position telle que l'œuvre, suivant le cas, deviendra un pilier, un arceau ou une lame. Tel ouvrier, nouveau venu sur un chantier, passant auprès d'un pilier ayant atteint la hauteur critique, dépose sa boulette comme pour amorcer un arc. Du fait même de la qualité stimulante du pilier et des piliers voisins, la réponse est automatiquement adéquate au stimulus.

V. — COMPORTEMENT DES TERMITES COMPARÉ A CELUI D'ANIMAUX SOLITAIRES

La comparaison du comportement des Termites constructeurs à celui des animaux solitaires ou sociaux, tel que le décrivent les partisans de la théorie dite « objectiviste » de Lorenz-Tinbergen, fait apparaître, entre les deux, de sensibles différences :

1° La réponse des Termites-ouvriers ne dépend ni d'une stimulation, ni d'une réponse antérieures ;

2° Les réponses sont indépendantes entre elles ;

3° *Le comportement constructeur des Termites-ouvriers ne montre aucune organisation dépendant des acteurs considérés en soi. Autrement dit, le schéma réactionnel hiérarchisé, tel que le conçoit Tinbergen, manque chez les Termites.*

Tout se passe comme si ces Insectes disposaient d'un clavier de réactions dont chaque touche, indépendante des autres, correspond à un stimulus significatif particulier.

Les constructions déclenchent, chez des sujets physiologiquement comparables, les réactions appropriées ; chaque état de la construction constitue *par lui-même* un stimulus significatif pour l'Insecte bâtisseur.

Les ouvriers de Termites conservent la faculté de donner à tout moment la réponse adéquate (spécifique) à l'excitation qu'ils subissent. Ils ne sont ni influencés, ni déterminés par l'action antérieure qu'ils viennent d'accomplir. Ils s'offrent en quelque sorte « neufs » et pleinement réceptifs au stimulus stigmergique ou social. La réponse ne « sature » pas la réactivité des sujets.

* * *

La comparaison des actes d'un groupe d'ouvriers constructeurs à ceux des partenaires d'une parade nuptiale met en valeur la différence des comportements.

Lorsque, dans la construction, l'œuvre accomplie atteint *fortuitement* un état A, elle acquiert alors la valeur d'un stimulus significatif, lequel

déclenche, de la part d'un sujet S (réacteur), la réaction réponse R . Mais S agit sur R , qu'il modifie et transforme en un nouveau stimulus significatif A_1 , qui, à son tour, déclenche sur un sujet S ou Sn une réponse R_1 et ainsi de suite (voir fig. 4). (Sn désigne un sujet quelconque).

Dans le cas des ouvriers constructeurs, les réponses R, R_1, R_2, R_n peuvent être données par n'importe quel sujet pourvu que celui-ci porte une boulette de terre dans la bouche ou dispose de mortier fécal.

Dans les parades nuptiales, la stimulation émane de chaque partenaire et

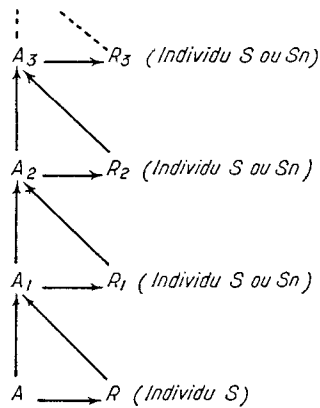


FIG. 4. — Schéma montrant le mécanisme du comportement dans la stigmergie.

est essentiellement « gestuelle ». Les stimuli et les réponses se succèdent dans un ordre rigoureux, les uns et les autres se déterminent réciproquement.

Dans la stigmergie, le sujet, par son travail, réponse automatique à un certain stimulus significatif, se crée une nouvelle stimulation, laquelle agira sur lui ou sur un quelconque congénère. La situation et le mode de stimulation sont bien différents de ce qu'ils sont dans les parades à activités réciproques et complémentaires.

*
* *

Alors qu'au cours de la construction le comportement individuel des Termites est déterminé uniquement par le seul produit du travail, la parade et la promenade nuptiales qui suivent l'essaimage appartiennent au type des stimulations individuelles réciproques caténales (Grassé, 1942) (1). Les activités de récolte *toujours* collectives chez les Termites (les « éclaireurs » et

(1) Nous considérons ici seulement le comportement normal. Nous avons montré que des phases entières de la parade peuvent être supprimées sans que le comportement ultérieur en soit altéré (Grassé, 1942).

« découvreurs » isolés n'existent jamais chez les Isoptères), n'ayant pas encore donné lieu à une analyse poussée du comportement, nous ne pouvons en tenir compte ici.

Le comportement des Termites montre une variété étendue dans ses sortes de stimuli et dans ses rapports avec ceux-ci : stigmergie, stimulation réciproque, et peut-être d'autres mécanismes le déterminent, tout en le laissant toujours dans le domaine de l'automatisme.

Naturellement, les effets de groupe où les stimulations olfactives et les léchages jouent un rôle probablement important, apportent leur contingent de modifications, indirectes sans doute mais très importantes (détermination des castes, par exemple), au comportement.

Les réactions taxiques liées aux stimuli simples : lumière, chaleur, ébranlements mécaniques, s'intègrent plus ou moins bien au comportement normal, où leur intervention est indéniable.

Considéré dans son ensemble, le comportement des Termites ne peut être expliqué par un système unitaire, objectiviste ou autre. Il se compose de grands ensembles réactionnels qui ne résultent pas de la mise en jeu de mécanismes du même type. On peut se demander si, chez presque tous les animaux, il n'en va pas ainsi.

Plus n'est besoin de faire appel à des relations entre individus, ni à un plan suivi par les Termites. De ces prétendues nécessités, notre explication se passe. La stigmergie, telle que nous la faisons connaître, se suffit à elle-même et donne une réponse à des problèmes plus simples et plus accessibles qu'on ne le croyait avant le présent travail.

Toutefois, la prudence conseille de ne pas éliminer toute possibilité d'une coopération ou d'une information entre ouvriers. Mais nous n'avons rien observé de comparable aux danses des Abeilles, lesquelles constituent un code d'information automatique.

Bien sûr, pendant la construction, les dandinements, les trémulations des ouvriers et des soldats sont fréquents. Nous avons rapporté autrefois (1937) que ces mouvements sont la réponse à un ébranlement mécanique transmis par le substrat, ébranlement enregistré par les organes génoux contenus dans les pattes. Mais ils ne sont pas que cela : tel ouvrier, qu'il travaille sur un chantier, qu'il escorte la reine ou qu'il déambule sur une piste, peut s'arrêter et effectuer son dandinement sans qu'aucun ébranlement mécanique soit venu le stimuler. Le dandinement est contagieux et, en général, quelques ouvriers situés non loin du trémulateur entrent, à leur tour, en transe ; sans doute, les ébranlements du support et les bruits causés par l'individu se dandinant déclenchent-ils une même réaction chez ses congénères. Les réponses simultanées des soldats de *Bellicositermes* à un choc brutal donné contre la muraille de la termitière ou contre le sol (dans le cas de travail dans la péricie ou sous les placards terreux) sont à cet égard, pleinement significatives.

En l'absence de tout ébranlement perceptible par nous, le dandinement paraît être alors spontané et dû à une impulsion interne. Comme il est malaisé de déterminer et de séparer avec certitude les stimuli qui s'exercent

sur les Termites au cours de la reconstruction, on n'ose pas être pleinement affirmatif.

Nos études sur le dandinement n'ont pas été assez approfondies pour que nous puissions repousser l'idée qu'il ne joue pas quelque rôle dans la coordination des tâches individuelles et qu'il est autre chose qu'un simple signal d'alarme. Imaginer que les Termites communiquent entre eux à l'aide de coups frappés sur le support, à la manière de prisonniers conversant entre eux d'un cachot à un autre, par coups correspondant à des lettres, serait tentant. Nous ne croyons pas à cela, car, lorsque les ouvriers construisent, lorsqu'ils soudent deux arceaux, c'est-à-dire lorsque leurs actes doivent obligatoirement s'accorder, *ils ne trémulent pas*.

*
* *

Il est bien évident que la *stigmergie*, au cours de la construction telle que l'observation et l'expérience la révèlent, est, à tout prendre, une adaptation très parfaite à la vie sociale. En dehors d'elle, la reconstruction ne nous paraît pas explicable par des voies scientifiques. La dissociation du schéma réactionnel, sa résolution en réactions simples et appropriées à des stimuli particuliers, les objets façonnés par les ouvriers, c'est-à-dire le fruit d'une activité sociale, sont la conséquence d'une adaptation très poussée à un certain mode de vie.

Les différences entre l'animal social et l'animal solitaire portent sur la physiologie [effet de groupe (Grassé, 1946, 1958) ou particularités intrinsèques] et sur le comportement. Chez les Termites, nous voyons même que la stimulation lors de la construction est d'ordre social, qu'elle ordonne, par elle-même, les réactions des sujets et aboutit, par la voie de l'automatisme et de la plus totale inconscience individuelle, à une œuvre parfaitement cohérente, donnant l'illusion de répondre à un plan défini.

Dans cette affaire, comme dans bien d'autres, le problème majeur est d'ordre évolutionniste. Comment un tel automatisme éthologique a-t-il pu s'établir et comment est-il devenu héréditaire ? Ce sont là d'éternelles questions, auxquelles, selon nous, on ne peut actuellement répondre. C'est déjà beaucoup que de poser des problèmes et surtout de les poser correctement.

VI. — CARACTÉRISTIQUES FONDAMENTALES DU COMPORTEMENT DES INSECTES SOCIAUX

L'état social n'a point été soumis à une évolution continue, car il n'apparaît que çà et là dans le Règne animal. Dans chaque unité systématique où il s'est développé, il a évolué selon des particularités qui lui ont conféré un cachet propre.

Les sociétés de Termites diffèrent à bien des égards de celles des Hyménoptères et, parmi celles-ci, les sociétés d'*Apoidea* se distinguent par bien des traits de celles des *Vespoidea*. Il arrive qu'au sein d'un même genre les espèces restent les unes solitaires, quelques autres se socialisent plus ou moins, tandis que certaines forment des sociétés complexes. C'est à l'immense genre *Halictus* que nous pensons, lequel a engendré, avec des espèces telles qu'*Halictus marginatus*, des sociétés pérennes d'un type fort original (Quénu, 1958).

Pourtant, il semble qu'en dépit de leurs origines, tout à fait indépendantes, les Insectes sociaux ont en commun certains caractères éthologiques fondamentaux. Il s'agit probablement d'une coïncidence par convergence, telle que l'histoire des lignées naturelles en donne tant d'exemples au cours de l'évolution, mais cette coïncidence tient sans doute au fait que, hors certaines conditions, l'état social n'est pas possible.

1. L'interattraction est présente dans toutes les sociétés d'Insectes. Elle a été bien mise en évidence chez les Termites (Verron, 1957) et chez les Abeilles (Lecomte, 1949, 1950). Tout laisse supposer qu'elle existe avec une égale intensité chez les Fourmis et les Guêpes. Nous rappellerons que les stimuli responsables de l'interattraction ne sont point les mêmes chez tous les Insectes sociaux ; s'ils sont le plus souvent de nature chimique (réception olfactive), ils sont aussi en rapport avec la vue (forme et mouvement).

2. Le compagnon social constitue, par lui-même et par ses actes, une somme de stimuli significatifs à l'égard de son congénère, qui, réciproquement, exerce sur lui une action de même nature. Cette caractéristique générale de l'animal social a été comprise par les « objectivistes », car ils l'ont observée chez les Vertébrés, matériel de leurs expériences. Mais Tinbergen (1942, 1953) en a considérablement réduit la portée en considérant surtout les phénomènes sexuels, qui ne représentent qu'un aspect très partiel de la sociabilité. Les parades sexuelles, étudiées avec prédilection et fort bien par les objectivistes, ne sont point l'apanage des animaux sociaux, on les connaît avec autant de luxe et de fioriture chez les animaux solitaires. Elles ne sont qu'un aspect particulier de la sociabilité, aspect où, précisément, le comportement caténaire est la règle.

3. Les produits de l'industrie des Insectes sociaux jouissent de propriétés stimulantes aussi bien à l'égard du constructeur que de ses compagnons.

Ces trois grands caractères des Insectes sociaux suffisent à assurer le maintien de la société, le déroulement des activités fondamentales et la coordination automatique des tâches individuelles. Du fait même de la qualité des stimuli significatifs, point n'est besoin d'imaginer un pouvoir de régulation supplémentaire, la régulation se confond ici avec la stimulation même et avec l'adaptation très étroite, à elle, des réponses.

Résumé.

1° Dans ce mémoire est décrit le comportement des ouvriers de Termites (*Cubitermes sp.* et *Bellicositermes natalensis*) rebâtissant un nid. Les faits nouvellement observés sont en accord avec les observations anciennes faites par l'auteur sur *Cephalotermes rectangularis* et sur *Bellicositermes natalensis* en Côte-d'Ivoire. L'exact raccordement des arceaux, des lames partant d'ébauches distinctes et distantes, est confirmé. Les conduites individuelles ont été soumises à une analyse précise.

2° Les principaux enseignements que l'on peut retirer des expériences et observations sont les suivants :

- a. Les maçons ne se constituent pas en équipe de travail ;
- b. Au début, les tâches individuelles sont incoordonnées et en rapport avec une situation d'ensemble stimulante ;
- c. Les ouvriers sont alors indifférents aux actes de leurs semblables ;
- d. Lorsque les boulettes de terre atteignent sur une surface restreinte ou sur une ligne une certaine densité, elles constituent un nouveau stimulus qui exerce une attraction sur les ouvriers et détermine les lieux de dépôt des boulettes de terre. Les amas et les lignes de boulettes deviennent respectivement le point de départ de piliers et de lames ;
- e. A leur tour, les piliers et les lames deviennent de nouveaux stimuli significatifs ;
- f. Le comportement bâtisseur est, dans un grand nombre de circonstances, conditionné par deux stimuli significatifs ou parfois davantage. Les réponses à plusieurs stimuli agissant simultanément sur des groupes d'ouvriers travaillant à distance les uns des autres suffisent à expliquer le raccordement des œuvres réalisées par les uns et par les autres ;
- g. La stimulation des ouvriers par les travaux mêmes qu'ils accomplissent, stimulation significative déclenchant des réponses précises et adaptées, a reçu le nom de *stigmergie* ;
- h. La stigmergie suffit à expliquer les corrélations entre les tâches effectuées et permet de se passer de toute notion de plan et de régulation ;
- i. Les stimuli qui interviennent le plus fortement dans la construction sont d'ordre olfactif. Nous reprenons à notre compte, en la modifiant, la notion de stimuli « odeur-forme », telle que Forel l'a introduite en biologie, à propos du comportement des Fourmis, et sous le nom de sens topochimique ;
- j. Les réponses des Termites ouvriers aux divers stimuli, pendant la reconstruction du nid, ne sont pas ordonnées en séquence et sont indépendantes les unes des autres ;
- k. Les Insectes sociaux paraissent avoir un comportement dominé : 1° par l'interattraction ; 2° par le fait que le compagnon social joue comme un ensemble de stimuli significatifs (voir le cas des essaimages, promenades nuptiales) ; 3° par la stigmergie en rapport avec l'industrie exercée par les ouvriers.

Summary.

1. The behaviour of the Termite workers (*Cubitermes* sp., and *Bellicositermes natalensis*) rebuilding a nest is described. These new observations are in close agreement with those previously made by the author on *Cephalotermes rectangularis* and on *Bellicositermes natalensis* in the Ivory Coast. The exact way by which the arches are joined as well as the blades originating from distinct and distant foundations is confirmed. The behaviour of the individual termites has been fully analyzed.

2. The main points which can be established from these experiments and observations are as follows:

- a. Masons do not constitute a working team;
- b. In the beginning, individual tasks are uncoordinated and related to a general simulative situation;
- c. The workers are then indifferent to the behaviour of their companions;
- d. When earth-pellets achieve a certain density on a restricted area or on a single line, they constitute a new stimulus which somehow attracts the workers and determines the points where new pellets are to be deposited. The heaps and lines of pellets become respectively the starting point of pillars and blades;
- e. In turn, the latter become new determinant stimuli;
- f. Building behaviour is in most circumstances conditioned by two significant stimuli and sometimes more. Responses to various stimuli reacting simultaneously on groups of workers separated from each other enable us to explain the synchronization of the various individual tasks;
- g. The stimulation of the workers by the very performances they have achieved is a significant one inducing accurate and adaptable response, and has been named *stigmergy*;
- h. Stigmergy clearly explains the correlation between the tasks achieved and does not require any further explanation involving a given plan;
- i. The determining stimuli in nest-building are of olfactory origin. We retain with some restrictions Forel's notion of "odour-form" stimuli which he introduced in biological nomenclature applied to ant-behaviour (topochemical sense);
- j. The responses of the termite-workers to various stimuli during the rebuilding of their nest do not follow a regular sequence and are independent of each other;
- k. It seems that social insects show a type of behaviour dominated 1° by the interattraction; 2° by the fact that the social companion acts as a series of determinant stimuli (e.g. swarm, nuptial flight); 3° by the stigmergy in relation with the workers industry.

AUTEURS CITÉS.

- 1938 a. CHEN (S. C.). — Social modification of the activity of ants in nest building (*Physiol. Zoöl.*, **10**, 420-436). — 1938 b. The leaders and followers among the ants in nest building (*Ibid.*, **10**, 437-455).
1957. DELEURANCE (E.-P.). — Contribution à l'étude biologique des Polistes (Hyménop. Vespides). I. L'activité de construction (*Ann. Sc. Nat., Zool. Biol. Anim.*, 11^e série, **19**, 91-222).
1921. FOREL (A.). — *Le monde social des Fourmis*. Kundig, édit., Genève, **1**, 121 ; **2**, 9-26.
1923. GRASSÉ (P.-P.). — Sur le phototropisme de quelques Criquets (*C. R. Soc. Biol.*, Paris, **89**, 898-899). — 1937. Recherches sur la systématique et la biologie des Termites de l'Afrique-Occidentale française (*Ann. Soc. Entom. France*, **106**, 1-100). — 1939. La reconstruction du nid et le travail collectif chez les Termites supérieurs (*Journ. de Psychologie*, 370-396). — 1942. L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif (*Bull. Biol. France et Belg.*, **76**, 347-382). — 1944. Les insectes et leur univers. *Confér. Palais de la découverte*, 21 pages. Paris. — 1944-1945. Recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*) [*Ann. Sc. Nat., Zool. Biol. Anim.*, 11^e série, **6**, 97-172 ; **7**, 115-146]. — 1946. Sociétés animales et effet de groupe (*Experientia*, **2**). — 1952. La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. Colloques internationaux du C. N. R. S., XXXV *Structure et physiologie des sociétés animales*, C. N. R. S., édit., Paris, 323-331). — 1954. La régulation des activités instinctives considérée surtout chez les Insectes. Colloque Fondation Singer-Polignac (*L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, Masson, édit., Paris, 561-575). — 1958. L'effet de groupe sur l'animal et sur l'Homme (*Journ. de Psycho.*, 129-150).
1958. GRASSÉ (P.-P.) et NOIROT (Ch.). — La « climatisation » de la termitière par ses habitants et le transport d'eau (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, **227**, 869-871). — 1951 a. La sociotomie (*Behaviour*, **3**, 146-166). — 1951 b. Orientation et routes chez les Termites. Le « balisage » des pistes (*Année psychologique*, 50^e année, 273-280). — 1951 c. Nouvelles recherches sur la biologie des Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*) (*Ann. Sc. Nat., Zool. Biol. Anim.*, 11^e série, **13**, 291-342). — 1958. Construction et architecture chez les Termites champignonnistes (*Macrotermitinæ*). (*Proceed. Xth intern. Congress of Ent., Montréal*, 1956, **2**, 515-520).
1949. LECOMTE (J.). — L'interattraction chez l'Abeille (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, **229**, 857-858). — 1950. Attraction entre reine et ouvrières d'Abeilles (*Apis mellifica*). (*Ibid.*, **231**, 802-804).
1958. QUÉNU (C.). — Sur l'existence de castes chez *Halictus marginatus* Brullé (Insecte Hyménoptère) (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, **246**, 1294-1296).
1958. STEINER (A.). — Contribution à l'étude biologique de Sphérides (Hyménoptères). La valeur réactogène différentielle des diverses régions corporelles du Grillon, proie de *Liris nigra* (*C. R. Acad. Sc.*, Paris, **247**, 970-972).
1942. TINBERGEN (N.). — An objectivistic study of the innate behaviour of animals (*Bibliotheca biotheoretica*, **1**, 39-98). — 1953. *L'étude de l'instinct*. Un vol., 308 p., Payot, édit., Paris (traduction de l'édition anglaise de 1950).
1957. VERRON (H.). — Interattraction olfactive chez *Calotermes flavicollis* I. (*Insectes sociaux*, **4**, 25-30).