

Institut royal des Sciences
naturelles de Belgique

Koninklijk Belgisch Instituut
voor Natuurwetenschappen

BULLETIN

MEDEDELINGEN

Tome XXV, n° 22.
Bruxelles, août 1949.

Deel XXV, n° 22.
Brussel, Augustus 1949.

SUR LA MASSUE ANTENNAIRE
DE PAUSSUS LINNÉ ET GENRES VOISINS,

par Emile JANSSENS (Bruxelles).

Tous les entomologistes connaissent les curieuses formes qu'affectent les massues antennaires des Paussides. On peut suivre leur évolution depuis le genre *Protopaussus* GESTRO à antennes moniliformes en passant par celles de neuf articles élargis des Cerapterini; on ne trouve plus qu'une massue de cinq articles libres ou soudés élargis chez trois genres de WESTWOOD : *Pentaplatarthrus*, *Ceratoderus* et *Merismoderus*. Enfin, le groupe des Paussini, et plus spécialement le genre *Paussus* LINNÉ, réalise la fusion de la massue en un seul article, formant un organe dont l'allure très singulière attire nécessairement l'attention. Son aspect varie très fort suivant les espèces; mais on peut presque toujours le ramener à un schéma lenticulaire (v. fig. 2) ou à la forme d'un récipient ou d'une nacelle (1).

Il va de soi qu'une organisation aussi particulière n'a pas manqué de provoquer des tentatives d'explication et d'interprétation. Les Paussides étant myrmécophiles, on a vu dans cette spécialisation de l'antenne une adaptation à la vie dans les fourmilières. Cela paraît évident, d'autant plus que d'autres

(1) Voir fig. dans DESNEUX, J., 1905, *Paussidæ* in *Genera Insectorum* (Tervueren). Aussi dans FOWLER, W. W., 1912, *The Fauna of British India, Coleoptera, General Introduction, Cicindelidæ et Paussidæ* (London).

familles de Coléoptères, mises dans les mêmes conditions biologiques, montrent une évolution analogue. C'est notamment le cas pour les Ectrephidæ d'Australie, petite famille myrmécophile voisine des Ptinidæ; c'est aussi ce qui se constate chez *Tróchoideus* WESTWOOD, genre d'Endomychidæ inféodé aux fourmis et habitant les Indes. Il est donc hautement vraisemblable que la forme des antennes, dans tous ces insectes, a quelque chose à voir avec la myrmécophilie.

On sait que les hôtes des fourmis (et d'autres insectes sociaux) sont classés depuis WASMANN en synechtres (prédateurs tolérés ou persécutés) et en symphiles (hôtes recherchés et généralement exploités). Bien souvent, et même, pourrait-on dire, en règle générale, les symphiles représentent un stade d'évolution plus avancé dans la spécialisation des organes. Et cela se conçoit : l'intrusion du synechtre dans la colonie n'appelle, au fond, que des modifications d'ordre défensif, que l'on pourrait retrouver chez d'autres prédateurs, et qui ne sont pas nécessairement spécifiques des myrmécophiles; de telles modifications seraient, par exemple, l'élargissement des pattes et des articles des antennes. Cependant que le symphile, appelé à flatter et à rencontrer les exigences particulières de ses hôtes, devra acquérir une organisation de plus en plus susceptible d'assurer la satisfaction de ces exigences, et ces modifications-là seront typiquement liées à la myrmécophilie. Il est donc légitime de rechercher leur explication dans le comportement mutuel des symphiles et de leurs hôtes. On est arrivé à des résultats remarquables dans cet ordre de recherches, surtout grâce aux travaux d'E. WASMANN et de W. M. WHEELER. Il est apparu notamment que la symphilie amène chez beaucoup de myrmécophiles des sécrétions agréables aux fourmis, que ces sécrétions tendent à se localiser dans certaines parties du corps, et que des organes spéciaux se forment pour en faciliter l'exploitation par les fourmis. Ces organes spéciaux consistent en pinceaux de poils disposés de façon à canaliser l'écoulement des exsudations dont les fourmis sont friandes; on les appelle des trichomes. Les antennes des Pausini portent des trichomes, mais comme d'autres parties du corps en sont pourvus, on n'a pas pris garde à ce caractère, et on n'en a pas tenu compte dans l'explication de ces étranges modifications. Tout ce qu'on a trouvé à dire est résumé par l'opinion exprimée par W. M. WHEELER (2) qui dit que les

(2) 1926, *Les Sociétés d'Insectes*, Paris, p. 315.

antennes des Paussides servent « comme de poignées, par lesquelles les fourmis saisissent leurs associés et les transportent à travers le nid ». Cette observation est certainement exacte : il doit se passer des scènes de ce genre, mais qui ne voit qu'une telle remarque ne saurait expliquer la forme si particulière des antennes de Paussides ?

Il doit y avoir quelque chose de plus profond, de plus organique dans le principe de cette spécialisation qui nous intrigue. Il va de soi qu'au lieu de tenir compte d'observations portant sur des utilisations mécaniques et contingentes d'organes déterminés, il convient de s'interroger d'abord sur leur destination normale, et de rechercher en quoi celle-ci peut expliquer le sens d'une modification. C'est là un principe de recherche dont la légitimité ne saurait être contestée. Il y a au contraire dans l'observation de WHEELER un élément superficiel qui échappe à tous ceux qui voient dans le phénomène qu'il rapporte l'explication du problème qui nous occupe.

Il est admis généralement que les antennes des insectes sont des organes d'olfaction, et que ce sens joue un grand rôle dans l'orientation et l'identification des individus entre eux. Il me paraît hors de doute que des parasites doivent attacher une grosse importance à la précision apportée dans l'identification de leurs hôtes. Ils sont en effet inféodés très souvent à une seule espèce déterminée, qu'il importe de ne point confondre avec une espèce voisine, sous peine de graves mécomptes. De là l'urgence d'une organisation sensorielle très précise et très différenciée devant renseigner le parasite sur des caractères très particuliers. C'est sans doute pour une telle raison que l'on remarque chez beaucoup de parasites une structure antennaire étrange et complexe. Que l'on songe aux curieuses antennes de certains Chalcidides, à celles du genre *Cerocoma* GEOFFROY parmi les Coléoptères. A plus forte raison, des insectes devant compter sur un accueil bienveillant, comme les myrmécophiles symphiles, seront obligés de déceler rapidement et sûrement chez leurs hôtes des caractères spécifiques parfois ténus, pour éviter des méprises tragiques. D'où spécialisation très accentuée dans les antennes des *Paussus* et genres voisins.

Mais il y a autre chose. Revenons aux trichomes et aux exsudations. Les Paussides sont, de l'accord de tous ceux qui les ont étudiés, étroitement apparentés aux Carabides, plus spéciale-

ment aux Ozénines (3). Ils ne seraient même, selon certains (4), qu'un rameau hautement spécialisé des Carabides. Or les Adéphages pratiquent constamment un système de défense où l'exsudation joue un très grand rôle, et certaines tribus, dont les Ozénines, ont un appareil crépitant projetant une vapeur volatile. Les Paussides possèdent un appareil identique, notamment chez les espèces synechtres, comme il faut s'y attendre. Mais les exsudations des Adéphages ne sont pas toujours nauséabondes. Il arrive même, comme chez les Cicindèles, qu'elles soient parfumées (5). Il n'est point surprenant que des espèces infestées par des synechtres trouvent un attrait, souvent même une passion, pour des sécrétions de ce genre.

Il n'en faut pas plus pour que le synechtre se mue en symphile. Des mutations et adaptations appropriées activeront ces sécrétions et en faciliteront l'exploitation. Et, comme il est constant dans les organismes d'espèces parasites, les activités analogues tendront à s'uniformiser dans le sens favorable à un genre de vie très spécialisé. On concevra donc qu'un Carabide tout suintant et tonnante dans un nuage de vapeur protectrice puisse se muer finalement en un Pausside plein d'aménité, dispensant nectar et parfum.

Pour comprendre le rôle que joue l'antenne dans cette mobilisation générale des sécrétions, voyons comment elle fonctionne normalement chez des espèces non spécialisées. Des sensilles ou cellules sensorielles y sont réparties, qui interprètent les sensations olfactives dont il a été question plus haut. BERLESE (6) remarque à juste titre que l'on méconnaît toujours un aspect très important (le plus important, dit-il) de ces organes : c'est leur caractère glandulaire. C'est pourquoi on n'a pas assez tenu compte de l'observation d'ERICHSON refaite par SULCY, qui constate la présence d'une humeur baignant les antennes ; c'est

(3) RAFFRAY, A., 1885, Nouvelles Archives du Muséum de Paris, 2^e série, VIII, p. 358.

DESNEUX, J., 1905, *Paussidæ* in *Genera Insectorum*, Tervueren, p. 3.

WASMANN, E., 1939, *Tijdschrift voor Entomologie*, LXII, p. 109.

(4) JEANNEL, R., 1941, *Coléoptères Carabiques* in *Faune de France*, XXXIX, 1^{re} partie, p. 89.

Id., 1946, *Coléoptères Carabiques de la Région Malgache* in *Faune de l'Empire Français*, VI, 1^{re} partie, p. 46.

(5) Dans certaines localités du Midi de la France, des paysans mettent des Cicindèles dans leur tabac pour le parfumer.

(6) 1909, *Gli Insetti*, Milan, I, p. 610.

grâce à cette sécrétion que les perceptions olfactives arrivent par voie osmotique à traverser les membranes délicates de la partie proprement sensorielle des sensilles, comme cela se fait chez les vertébrés. Sans doute, l'odorat peut être localisé dans d'autres parties du corps, mais d'une façon secondaire; il est certain, comme l'ont établi de nombreuses expériences, que les antennes sont l'organe d'élection de l'odorat. La remarque de A. BERLESE sur l'humeur servant de véhicule aux excitations olfactives est précisée par V. B. WIGGLESWORTH (7) qui insiste sur la finesse de la cuticule dans certains sensilles, et y constate la présence de glandes sécrétant un fluide transparent.

Un organe dont le rôle éminent consiste dans la détection d'impressions précises et dont le fonctionnement postule des sécrétions spécifiques va évidemment prendre une importance considérable dans la physiologie d'un myrmécophile symphile. C'est pourquoi nous ne devons pas nous étonner de rencontrer chez *Paussus* L. et genres voisins, ou chez des formes convergentes, une modification très particulière de la massue antennaire. Cette modification sera sans doute organisée :

1° pour être de plus en plus « sélective » et se garder de confondre des espèces très voisines de fourmis animées de dispositions différentes;

2° pour constituer un réservoir ou, mieux, une source d'exsudations qui ne seront plus seulement un véhicule d'excitations, mais, par une modification appropriée dont on trouve de nombreux exemples, une essence précieuse que les fourmis recherchent avec avidité.

Les travaux de YUNG C. MOU (8) ont établi avec une belle certitude cette fonction particulière de l'antenne chez les *Paussus*. Etudiant après WASMANN l'histologie de *P. cucullatus* WESTWOOD, il constate que l'antenne contient une masse de cellules glandulaires réparties dans la portion renflée de la massue et envoyant vers la périphérie des canaux qui s'ouvrent à proximité des trichomes (fig. 1, Ag, Pk, B).

(7) 1939, *Insect Physiology*, Londres, p. 150.

(8) 1938, *Zoologische Jahrbücher*, LXIV, pp. 287-346.

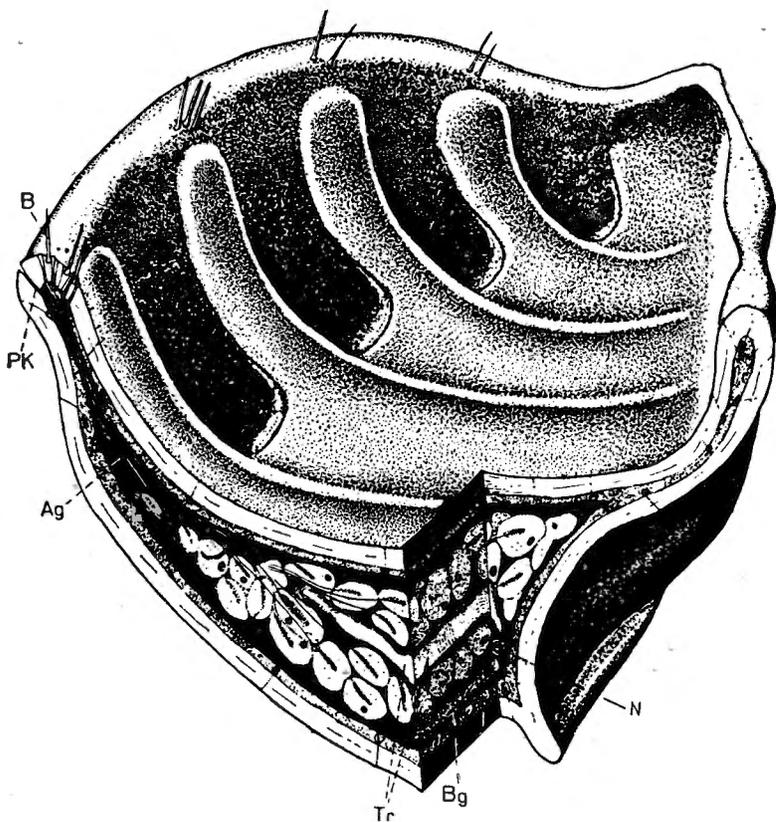


Fig. 1. — Section, dans deux plans, d'une massue antennaire gauche de *Paussus cucullatus* WESTWOOD, d'après YUNG C. MOU.

Ag : Canaux déferents des cellules glandulaires; B : Trichomes;
Bg : Vaisseau sanguin; N : Section transversale d'un nerf;
PK : Pore; Tr : Trachée. — Grossissement $\times 150$.

Ces canaux déversent naturellement des sécrétions destinées à être exploitées par l'intermédiaire des trichomes. Ils sont réunis en faisceaux et YUNG MOU (p. 295), observant que ces faisceaux émergent régulièrement de la masse glandulaire à intervalles égaux, conclut à une origine segmentaire de la masse glandulaire. Ces faisceaux étant au nombre de six témoignent de la préexistence d'une massue de six articles. Il nous paraît que cette conclusion, valable pour *P. cucullatus* ainsi que pour *P. Klugii* WESTWOOD également étudié par l'auteur, est loin

de s'imposer pour l'ensemble du genre. En effet, la structure externe des ces deux espèces est hexamétrique, mais la massue de *P. howa* DOHM est ennémérique, rappelant un type ancestral à caractère de Cerapterini, ce qui d'ailleurs pousse JEANNEL (9) à créer un genre nouveau *Enneapaussus* rattaché aux Cerapterini. La massue du genre *Platyrhopalus* WESTWOOD est sculptée selon un rythme ternaire (fig. 2). Enfin tout un groupe du genre *Paussus* présente une massue d'où la trace d'une segmentation primitive a disparu en tout ou en partie, et où s'est développé un véritable goulot qui porte seul un bouquet de trichomes (*P. inermis* GERSTACKER). L'extraordinaire variété de formes que présente cet organe permet toutes les vues de l'esprit dans ce domaine. Bornons-nous à constater que la massue antennaire est devenue un organe d'exsudation dont il est intéressant de connaître le fonctionnement. Mais on peut regretter que YUNG MOU ne se soit pas préoccupé d'examiner l'organisation des cellules nerveuses et leurs rapports avec les glandes exsudatrices. Il fait tout simplement remarquer que ces dernières se trouvent « entre des cellules hypodermiques et des cellules sensorielles ». Nous ne pouvons croire que toutes les glandes des renflements antennaires soient destinées à régaler les fourmis. Que la grosse majorité d'entre elles aient été modifiées à cet effet, sans doute. Mais le rôle des sécrétions comme véhicule pour les sensations olfactives doit rester très important.

Et à cet égard, nous pensons que YUNG MOU a raison quand il contredit KRÜGER (10), selon qui le parasite, devant répandre l'odeur de la fourmilière pour y être admis, annonce sa friandise en émettant à pleins trichomes le « mot de passe olfactif ». Nous estimons que ce doit être le contraire, et que le symphile doit être doué d'une grande sensibilité olfactive pour reconnaître ses hôtes, que cette grande réceptivité est assurée par une abondance correspondante de cellules sensorielles, dont nous avons vu qu'elles étaient voisines des glandes exsudatrices. Nous pensons que ces glandes sont intimement liées à ces cellules, et que c'est à la fois dans leur collaboration et dans le rôle attractif des exsudations que doit être cherché le sens de

(9) 1946, l. c., p. 62. Nous ne pouvons nous résoudre à considérer cette opinion comme légitime. Il nous paraît que la spéculation ne peut jouer un rôle décisif dans la nomenclature systématique.

(10) 1910, *Beiträge zur Anatomie und Biologie des Claviger testaceus* PREYSSLER (Zbl. f. Zool., CVII, pp. 346-348).

la spécialisation de l'antenne. Que des glandes sensorielles se soient muées en glandes exsudatrices de nectar, cela ne peut s'expliquer que *par une déviation profitable de leur fonction normale*, mais non point par l'apparition d'une fonction spécifiquement nouvelle apparue brusquement. Qu'il y ait des trichomes à d'autres endroits du corps n'infirmes nullement ce que nous disons, car il est plus facile de répandre dans l'organisme un élément qui s'y trouve déjà que de créer un organe nouveau pour une fonction nouvelle.

YUNG MOU estime d'autre part que les exsudations sont aussi émises par l'ensemble de l'exosquelette, donnant à l'insecte cet aspect lubrifié qui est caractéristique des symphiles. Cette remarque postule que les glandes exsudatrices n'ont point comme seuls exutoires les canaux aboutissant à des trichomes, mais aussi des cheminements moins visibles et plus généralisés. La massue porte souvent une excavation naviculaire creusée de sillons (fig. 1) ou des dépressions dont la pente générale aboutit à des trichomes.

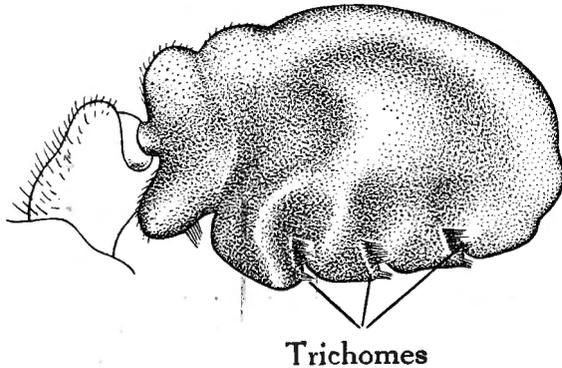


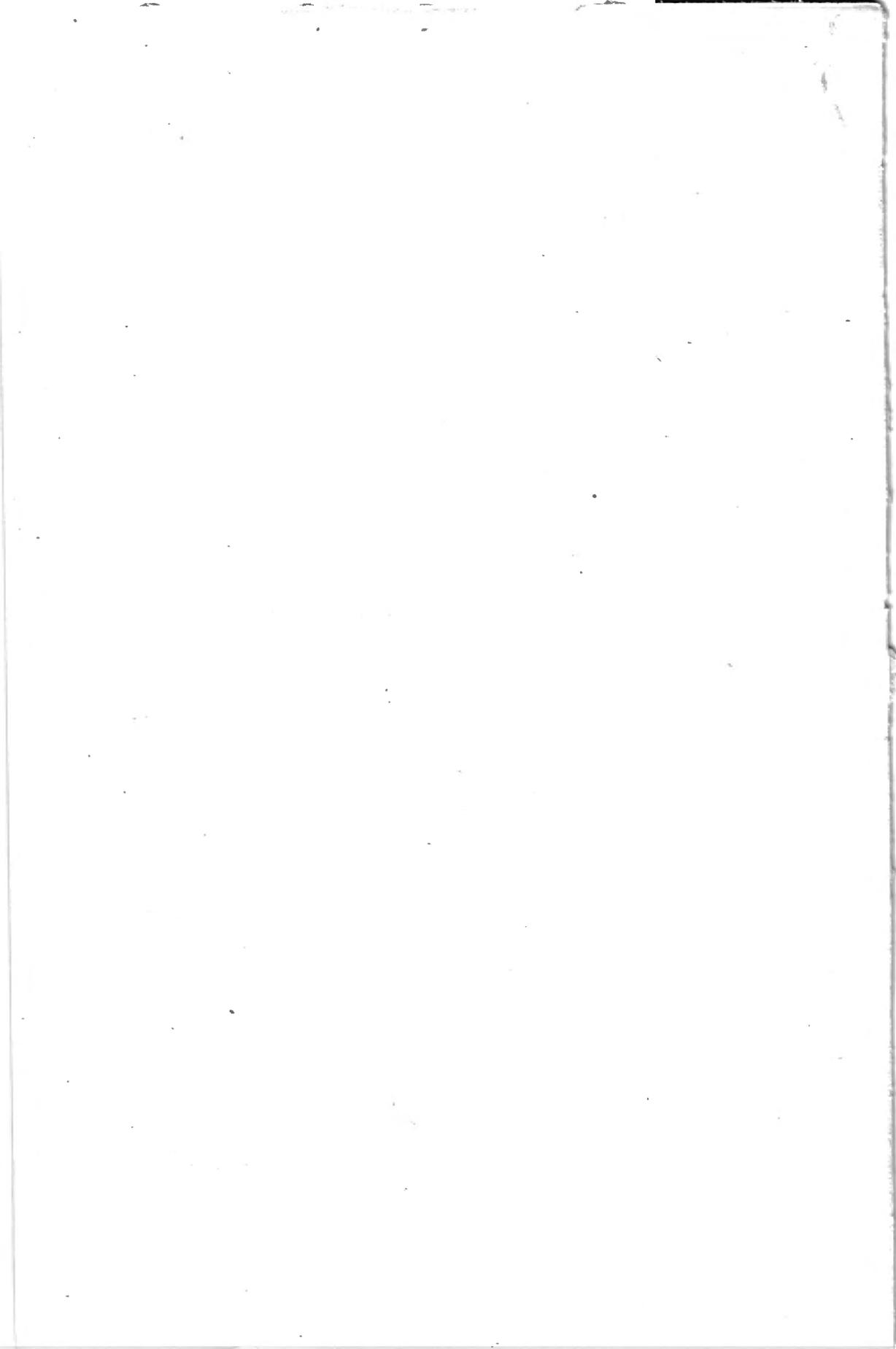
Fig. 2. — Antenne droite de *Platyrhopalus irregularis* RITSEMA
($\times 30$).

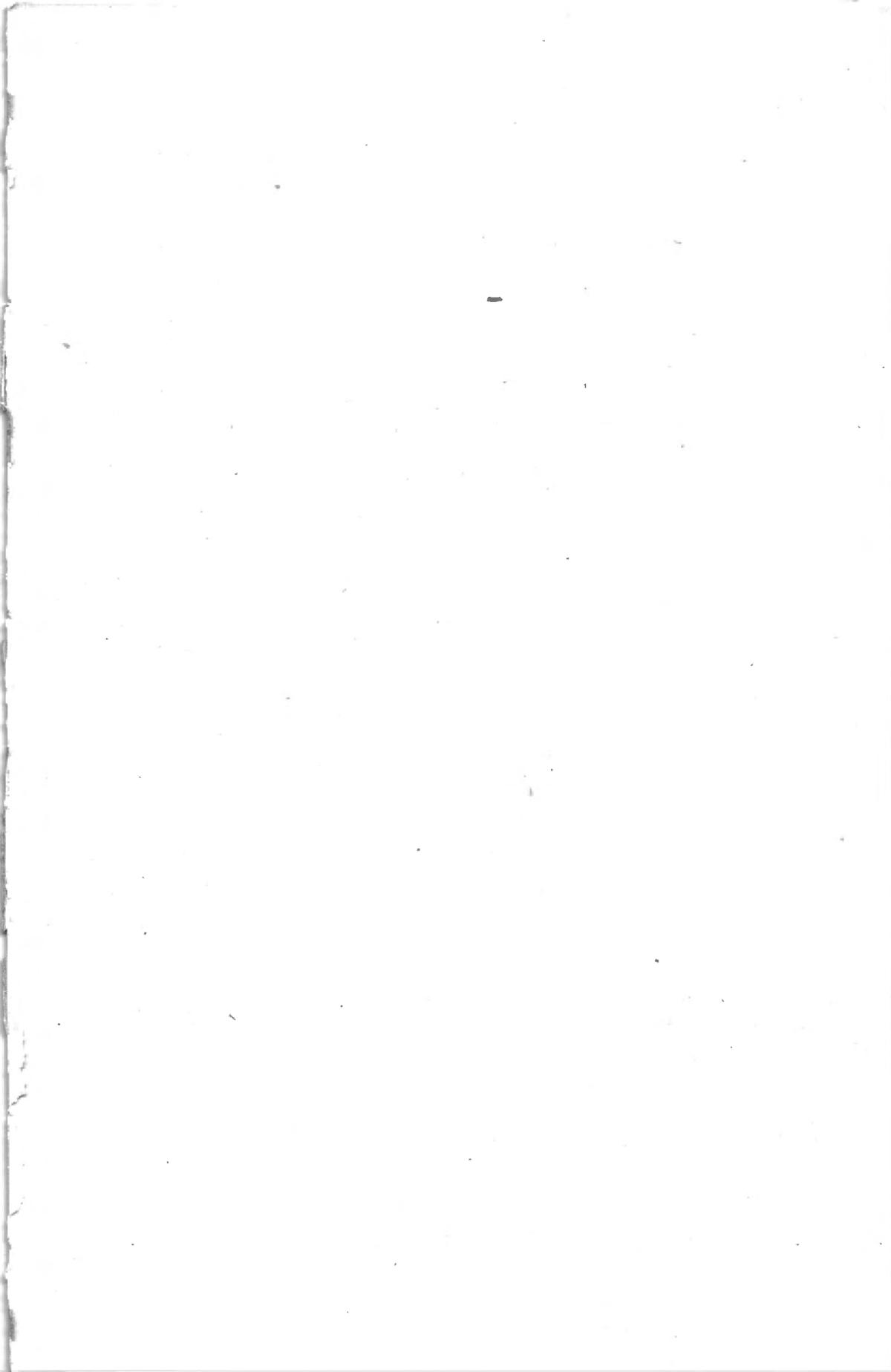
La figure 2 représente l'antenne droite d'un *Platyrhopalus* : ce type de structure revient chez de nombreux *Paussus*, et illustre remarquablement ce que je veux dire. On aperçoit au bord externe de la massue le débouché de trois bassins de réception qui forment autant d'abreuvoirs pour fourmis. J'ai signalé

ailleurs (11) une curieuse particularité présentée par un exemplaire de *Platyrhopalus tonkinensis* m. : la massue de l'antenne gauche, au lieu d'être entièrement renflée comme celle de droite, est aplatie du côté interne. Celui-ci, au lieu de présenter l'arête en coussinet, est au contraire laminé sur une surface assez grande, l'arête se relevant même pour délimiter dans la massue un creux au lieu d'un plein. On a l'impression en voyant cette étrange déformation que *l'antenne s'est dégonflée, se vidant à la façon d'une outre*. J'ai cru bon de citer ici encore cette singularité, dont le caractère me paraît propre à illustrer de façon imagée la conviction que j'ai essayé d'exprimer, à savoir que les antennes des Paussines, comme sans doute des Ectrephides et de *Trochoideus*, doivent leur curieuse évolution tout d'abord à une intensification nécessaire de leur fonction normale, et secondairement, à une déviation avantageuse du mécanisme de cette fonction.

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

(11) *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, 1948, t. XXIV, n° 49, p. 3.





AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles.