

**Interactions comportementales  
entre la Fourmi *Lasius flavus* (Formicidae)  
et le Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus* (Pselaphidae).  
I. Ethogramme et modalités des interactions avec les ouvrières**

par Roger CAMMAERTS

Laboratoire de biologie animale et cellulaire, C.P. 160, Université libre de Bruxelles, 50, av. F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles.

**Summary**

*Behavioural Interactions between the Ant Lasius flavus (Formicidae) and the Myrmecophilous Beetle Claviger testaceus (Pselaphidae). I. Ethogram and Modes of Interactions with Workers.*

*The behavioural interactions between the workers of Lasius flavus and their guest beetle, Claviger testaceus, are described and defined.*

*The workers react to the Claviger by approaching it (aggressively or not), by licking it, by regurgitating food onto its mouthparts and trichomes, by transporting it, by biting it and by flexing the gaster against it. In the context of these interactions, the workers may also groom themselves or rest. Close attention is paid to the fixed gestural components of each of these behavioural units, components which enable us to distinguish unambiguously one from another.*

*The Claviger reacts to the workers mainly by phoresis, by licking them and by stealing food, which is regurgitated either spontaneously or to members of the society or onto another Claviger. We propose the term trophocleptis for food theft.*

*The modes and probable functions of these interactions are discussed and these behaviours are compared with those of other related insects.*

*Some of the workers' behaviours are care providing for the myrmecophile (licking and regurgitation) while others appear to be agonistic or to have an ambivalent meaning.*

**Résumé**

*Les interactions comportementales entre les ouvrières de Lasius flavus et leur Coléoptère myrmécophile, Claviger testaceus, sont décrites et définies.*

*Les ouvrières réagissent au Claviger en l'approchant (agressivement ou non), en le léchant, en régurgitant de la nourriture sur ses pièces buccales et sur ses trichomes, en le transportant, en le mordant, et en fléchissant le gastre à son encontre. Dans le contexte de ces interactions, l'ouvrière peut aussi faire sa toilette individuelle ou*

entrer en repos. L'accent est mis sur les composantes gestuelles fixes de chacune de ces unités comportementales, composantes qui permettent de les distinguer sans équivoque.

Le *Claviger* réagit aux ouvrières principalement par la phorésie, par le léchage et par le vol de nourriture régurgitée aux membres de la société, sur un autre *Claviger* ou spontanément. Nous proposons d'appeler trophocleptie le vol de nourriture.

Les modalités et la fonction probable de ces interactions sont discutées et ces comportements sont comparés avec ceux d'insectes apparentés.

Certains comportements des ouvrières procurent des soins au myrmécophile (le léchage et la régurgitation), tandis que d'autres paraissent être de nature agonistique ou avoir une signification ambivalente.

### Introduction

Le Coléoptère *Claviger testaceus* PREYSSLER, 1791, vit en Europe dans les nids de la Fourmi *Lasius flavus* DE GEER.

On sait depuis MÜLLER (1818) que ce Coléoptère est léché et transporté par les ouvrières et que ces dernières lui régurgitent de la nourriture sur les pièces buccales. C'est pourquoi, à la suite de WASMANN (1896), on le classe dans la catégorie des *symphiles*, c'est-à-dire des associés qui sont soignés et protégés par leurs hôtes.

Selon WASMANN (*op. cit.*), le statut de symphile peut aussi se déduire de la morphologie. En ce qui concerne le *Claviger*, ce Coléoptère possède, de chaque côté du corps, à la jonction des élytres et de l'abdomen, des touffes de soies dorées, appelées trichomes et propres à la plupart des myrmécophiles dits symphiles. Il possède d'autres particularités qu'on ne trouve que chez les espèces inquilines de sa famille, par exemple une dépression dorsale de l'abdomen, la cuvette tergale, et des antennes en massue. On peut ajouter que ses pièces buccales réduites ne lui permettent pas de s'alimenter par ses propres moyens et le mettent en état de dépendance vis-à-vis de ses hôtes. En outre, il est anophtalme et aptère.

Toutes ces caractéristiques expliquent que le *Claviger testaceus* est considéré comme intégré dans la société-hôte. Tenant compte de la façon dont les Fourmis lui régurgitent de la nourriture, WASMANN (1923) considère que le *Claviger* est traité comme une larve de Fourmi. HÖLLEDOBLER (1973) pense que le *Claviger* sécrète une substance imitant la phéromone de soins du couvain de son hôte, compte tenu de ce que l'on peut transférer sans problème ce Coléoptère d'une société de *Lasius flavus* dans une autre. L'opinion de ces auteurs demande cependant à être confirmée.

L'objectif principal de la série de publications que nous débutons par le présent travail est la connaissance du statut du *Claviger* dans la société de *Lasius*. Pour cela, il faut déchiffrer les signaux qui permettent sa présence dans la société. En effet, l'étude de quelques cas (Staphylins myrmécophiles *Atemeles* et *Lomechusa*: HÖLLEDOBLER, 1967, 1970; divers Staphylins termitophiles: HOWARD *et al.*, 1980; le Scarabéide myrmécophile *Myrmecaphodius excavaticollis*; VANDER MEER & WOJCIK, 1982) a montré qu'un symphile s'intègre dans une société en imitant les signaux de reconnaissance gestuels ou chimiques d'un des stades ou d'une des

castes de l'hôte. Une telle étude met aussi en évidence certains des mécanismes qui régissent le fonctionnement de la société.

Le système glandulaire tégumentaire de *Claviger testaceus* est une source possible de sécrétions pouvant agir sur le comportement des Fourmis-hôtes. La cytologie, l'histologie et la topologie des glandes de ce Coléoptère ont été décrites en détail (CAMMAERTS, 1974). Une étude de l'impact des sécrétions tégumentaires du *Claviger* sur le comportement de ses hôtes nécessite une connaissance précise des relations comportementales du myrmécophile et de ses hôtes. Les observations les plus récentes à cet égard datent de 1927 (DONISTHORPE) et ne sont pas assez précises. C'est pourquoi nous nous sommes attachés à établir l'éthogramme des relations comportementales entre l'ouvrière de *Lasius flavus* et *Claviger testaceus*.

L'établissement d'un éthogramme, c'est-à-dire du catalogue et de la description précise de tous les types de comportements existant dans l'espèce étudiée, constitue la première étape de toute analyse éthologique. Réaliser un catalogue aussi complet que possible permet de ne pas écarter à priori certains comportements qui n'entrent pas directement dans le contexte comportemental étudié mais dont la connaissance pourrait, par la suite, aider à la compréhension des phénomènes analysés.

Dans ce travail, nous décrivons, sans toujours suivre l'ordre de leur réalisation, les événements comportementaux susceptibles de se produire durant les premières heures de l'introduction d'un *Claviger testaceus* dans une société de *Lasius flavus*. Nous reconnaissons diverses unités de comportement. Ces unités sont constituées d'actes comportementaux et de composantes gestuelles élémentaires qui permettent de les reconnaître sans faute; les critères qui caractérisent ces unités comportementales sont donnés au début de la discussion. Les modalités d'exécution de certaines unités de comportement sont détaillées.

Nous abordons aussi le problème des fonctions des diverses interactions entre les ouvrières de *L. flavus* et le *Cl. testaceus*. L'analyse de ces fonctions dans la relation Fourmi-myrmécophile sera développée dans les travaux suivants.

Quelques observations ont aussi été faites sur une Clavigérine voisine, mais bien plus rare: *Claviger longicornis* MÜLLER, hôte de *Lasius umbratus* (NYLANDER). Ces observations sont consignées dans la discussion.

L'attention du lecteur est attirée sur le fait que ce qui est appelé ici, par facilité, un trichome désigne, en fait, une des touffes complexes de soies dorées de l'insecte, situées à la jonction latérale du thorax et de l'abdomen et décrites par CAMMAERTS (1974).

### Matériel et méthodes

#### Observations

Les sociétés de *Lasius flavus* mises en observation sont composées d'environ 1000 ouvrières, de quelques centaines de larves de divers âges et contiennent parfois une reine. Ces sociétés correspondent à des fragments de sociétés naturelles comportant plusieurs milliers d'individus, récoltées 6 à 10 mois auparavant. Elles proviennent, sauf indication contraire, d'une région où il n'existe pas de *Claviger* (Merchtem, Brabant flamand).

Chaque nid artificiel est constitué d'une boîte de Petri en polyéthylène (H = 2 cm,  $\varnothing$  = 14 cm) dans laquelle a été versée une couche de plâtre de 0.7 à 0.8 cm d'épaisseur; le couvercle possède un orifice d'humidification ( $\varnothing$  = 3 mm) servant aussi à introduire les *Claviger*. Quatre tubulures latérales permettent l'accès des ouvrières à l'aire de récolte, constituée d'un bac de polystyrène (20 cm, 31 cm, H. 4 cm) dans lequel est placé le nid. Le nid est humidifié selon les besoins (eau distillée). La fuite des ouvrières est prévenue par un dépôt de talc sur les bords du bac.

Sur l'aire de récolte, nous déposons 2 fois par semaine des morceaux de Blattes (*Periplaneta americana*) tuées par congélation et une solution de cassonade à 10% à laquelle nous ajoutons de l'eau tous les jours, pour compenser l'évaporation.

Les *Claviger* proviennent de différentes localités de Belgique: Treignes (Famenne) ou carrière de Roiseux (Vierset-Barse, Condroz). Il ne s'écoule pas plus de 8 jours entre le prélèvement des *Claviger* dans la nature et leur observation; en attendant, et sauf indication contraire, ils sont maintenus isolés dans des boîtes de Petri à fond de sable humide et ne reçoivent aucune nourriture.

La température du local d'observation est comprise entre 19 et 21°C. La luminosité est d'environ 100 lux sous le couvercle du nid. Une loupe binoculaire, mobile dans le plan horizontal, est placée au-dessus du nid et permet de suivre aisément le comportement des individus. Plus de 300 *Claviger testaceus* ont ainsi été observés.

Cinq *Claviger longicornis*, provenant d'Aywaille, de Dion ou de Vodelée (Belgique) ont fait l'objet d'observations similaires dans des sociétés de leur hôte, *Lasius umbratus*.

#### Analyse quantitative

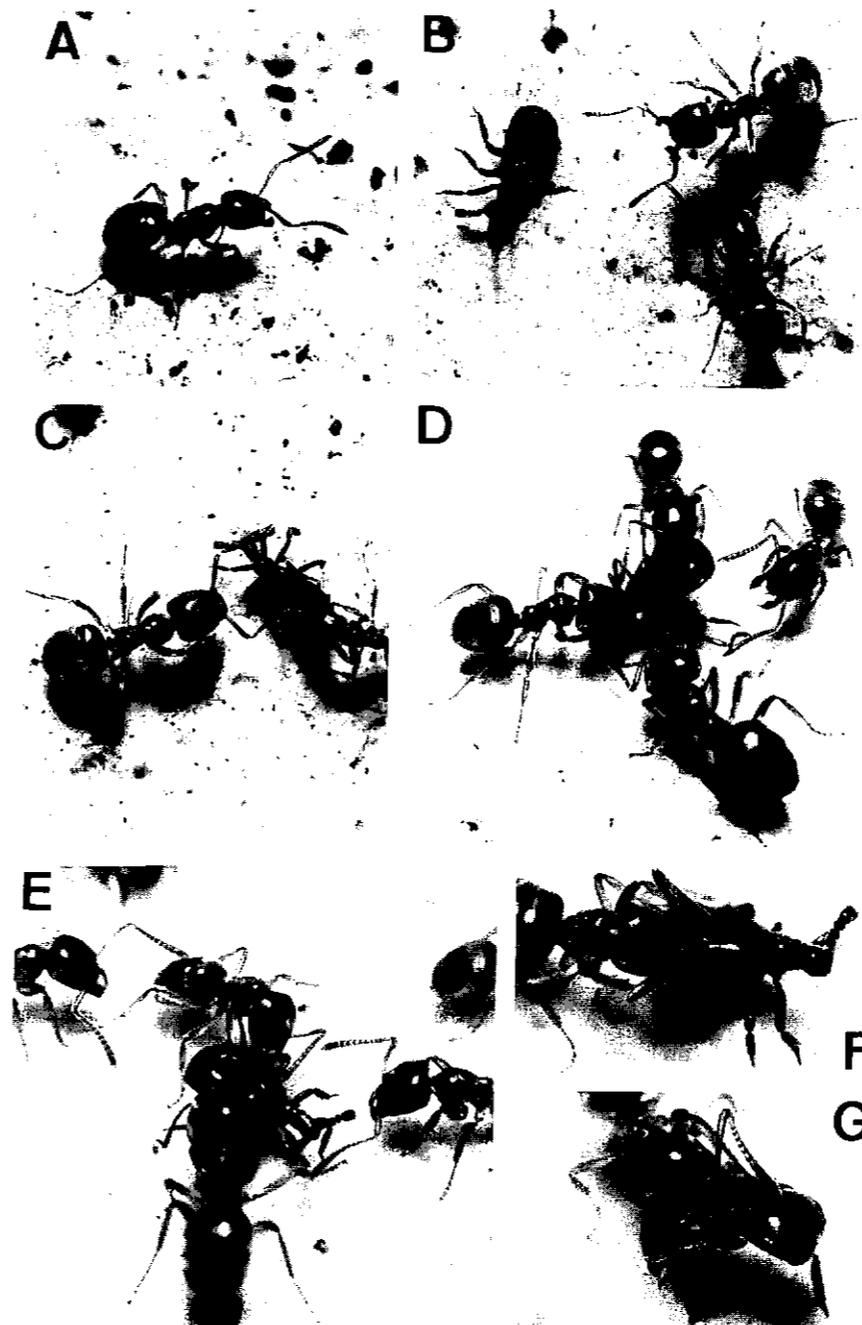
L'étude de la fréquence de certaines interactions se fait au moyen d'un compteur digital à plusieurs touches.

L'analyse de la durée des morsures a été réalisée en enregistrant verbalement, à l'aide d'un magnétophone, les interactions d'une seule ouvrière à la fois avec un *Claviger*. Cet enregistrement est ensuite écouté et, simultanément, les durées sont transcrites manuellement sur le rouleau de papier défilant à 1 mm/sec d'un enregistreur électrique d'activité (Bettendorf, S.A., Bruxelles).

#### Résultats

Parmi les interactions existant entre ouvrière et *Claviger*, nous distinguons celles dans lesquelles le rôle actif est tenu par l'ouvrière de celles où le rôle actif est tenu par le *Claviger*. Nous envisageons aussi les relations que peuvent avoir les ouvrières entre elles, lorsqu'elles interagissent avec un *Claviger*.

Fig. 1. A: ouvrière alertée par la présence d'un *Claviger testaceus*. B: marche d'approche, le *Claviger*, introduit par l'orifice d'humidification du nid, étant tombé sur le dos. C: exploration antennaire. D: *Claviger* surélevant son abdomen lors de son approche par des ouvrières agressives. E: début de morsure du trichome gauche d'un *Claviger*. F et G: morsure d'un trichome.



### A. Le rôle actif est d'abord tenu par l'ouvrière

Nous reconnaissons, chez l'ouvrière, 8 unités de comportement (1 à 8, ci-dessous). Deux d'entre elles (toilette et repos) ne sont pas des interactions, mais entrent dans leur contexte. Ces unités comportementales sont constituées d'actes qui se succèdent ou non en étapes (par ex., pour la régurgitation: le dégorge-ment et la reprise du régurgitat). Certains de ces actes suffisent à caractériser l'unité comportementale à laquelle ils appartiennent, grâce à leurs composantes gestuelles élémentaires invariables dans leur forme (par ex., pour la régurgitation, le dégorge-ment ou la reprise du régurgitat, actes que l'on reconnaît au labium étendu et immobile et à la position des scapes, perpendiculaires aux funicules). Certaines unités comportementales peuvent s'exprimer selon différents modes (techniques ou façons).

D'autres comportements (interactions 9, 10 et 11) ne sont pas considérés comme étant des unités de comportement.

#### 1. Approche du Claviger (Fig. 1A à D)

L'ouvrière qui réagit le mieux au passage d'un Claviger est généralement une ouvrière qui n'est ni au repos ni occupée à régurgiter. L'ouvrière en déplacement a, bien sûr, plus de chances de rencontrer un Claviger cheminant dans le nid.

Les modalités de l'approche sont variables. On peut distinguer trois étapes (ci-après désignées a, b, c) très brèves; l'ensemble ne dure qu'une ou deux secondes.

##### Comportement de l'ouvrière

##### a) Perception olfactive seule (Fig. 1A):

Le Claviger est perçu, selon les ouvrières, à une distance de 1 à 7 longueurs de Claviger. L'ouvrière s'oriente vers le Claviger, la tête et le thorax à peine plus surélevés qu'au repos. Les antennes sont tendues en avant (en "V") et oscillent lentement, verticalement, de concert, en même temps que la tête qui oscille latéralement. Bien que ne se déplaçant pas, l'ouvrière est alertée et localise le Claviger. A ce stade, le labium est rétracté; les mandibules peuvent être jointes ou s'ouvrir largement. Dans ce dernier cas, on parlera d'*attitude de menace*.

Cette étape est préliminaire à l'approche proprement dite et l'ouvrière peut en rester là. La perception olfactive sans déplacement peut être écourtée au profit de la marche d'approche.

##### b) Marche d'approche (Fig. 1B):

L'ouvrière s'avance vers le Claviger, généralement rapidement, dans la position qui vient d'être décrite, les mandibules pouvant s'ouvrir largement.

##### c) Contact antennaire («Antennation») (Fig. 1C):

Arrivée au contact du Claviger, l'ouvrière peut attoucher, voire explorer, le

tégument du Coléoptère avec les funicules des antennes. Les scapes se replient alors généralement un peu en arrière (antennes en "U") car l'ouvrière bute de son avant-corps contre le Claviger.

Après cette étape, l'ouvrière peut réaliser d'autres unités de comportement comme: lécher le Coléoptère, le mordre, le transporter ou s'en aller.

##### Comportement du Claviger

Tant que le contact antennaire n'a pas eu lieu, le Claviger n'est pas affecté par la présence de l'ouvrière, à moins qu'il ne la perçoive à son tour (il s'agit alors d'une interaction où il tient d'abord un rôle actif; cette interaction est décrite en B.1.). S'il est touché, il peut continuer son cheminement ou adopter l'une des postures suivantes:

##### Immobilisation et arrêt avec abdomen surélevé:

Lorsque le Claviger vient d'être touché pour la première fois (depuis quelques dizaines de secondes au moins), il s'immobilise. Il adopte alors souvent, en plus, une position que l'on pourrait qualifier de défensive, par comparaison avec le comportement de certains Coléoptères libres (cf. discussion): le pygidium est surélevé et la tête et les antennes sont maintenues au ras du sol (Fig. 1D). Le Claviger s'immobilise ainsi durant quelques secondes. Cette posture apparaît aussi au cours des interactions, surtout à l'occasion de morsures ou de tiraillements exercés par les ouvrières.

##### Thanatomimèse:

Lorsque l'ouvrière aborde le Claviger d'une façon particulièrement violente, le Coléoptère peut "simuler la mort" en s'immobilisant, pattes repliées ou non. Dans un autre contexte, cette réaction se voit communément lors du choc provoqué par la chute du Claviger introduit par l'observateur dans le nid.

Les comportements décrits ci-après font tous suite à l'approche.

#### 2. Transport du Claviger (Fig. 2A à E)

##### Comportement de l'ouvrière

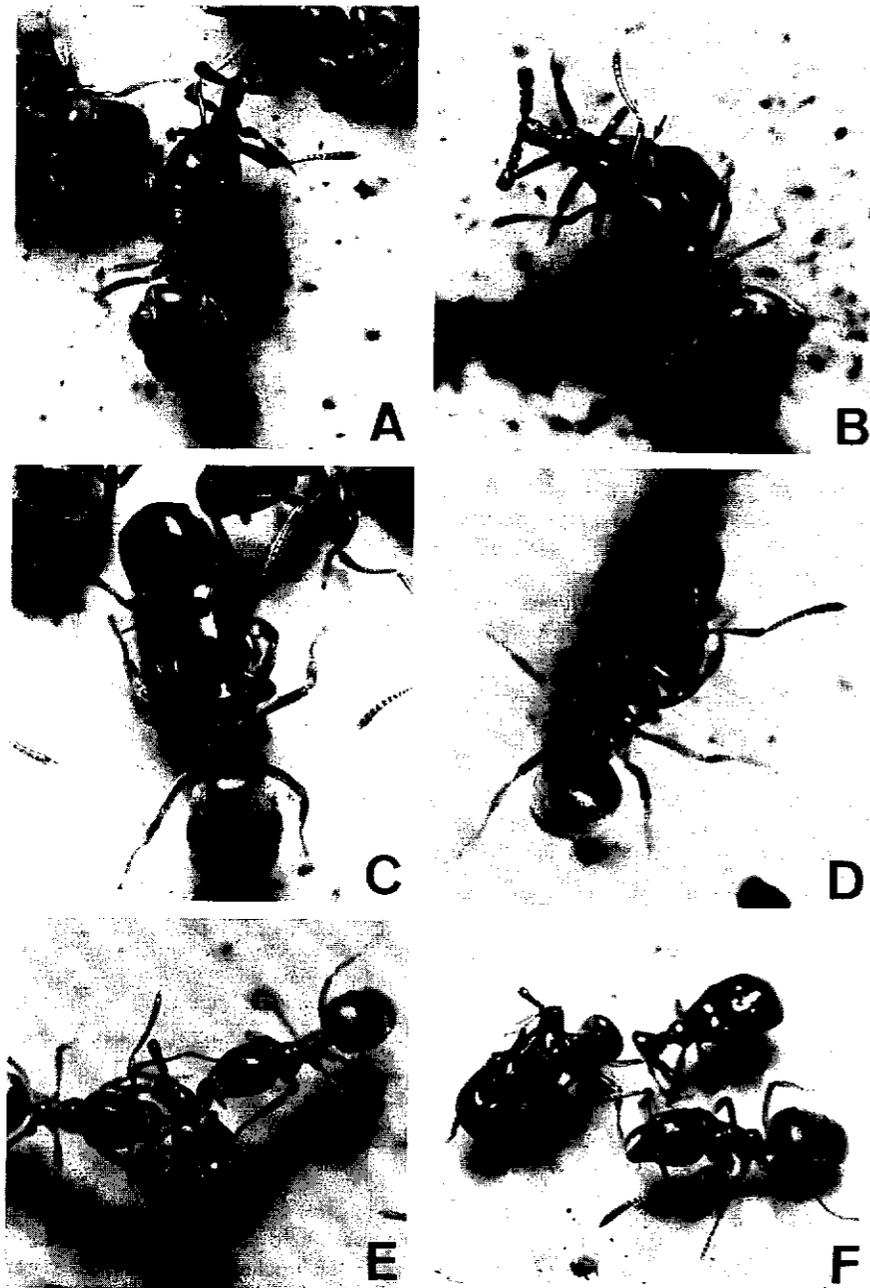
Deux techniques principales de transport sont utilisées par l'ouvrière.

##### a) Transport vers l'avant (Fig. 2A à D).

Deux actes sont discernables, l'action pouvant se limiter au premier (soulèvement):

##### a1) Soulèvement:

La position des antennes, tendues vers l'avant, et le mouvement latéral de la tête et des antennes sont les mêmes que lors de l'approche. Le labium est rétracté. Le Claviger est saisi dans les mandibules de l'ouvrière, par les parties du corps désignées dans le tableau 1. Le Claviger soulevé se trouve très généralement (98% des cas; N = 287) en position basse par rapport à l'ouvrière.



a2) Mise en mouvement (Fig. 2A à D):

Dans cette posture, l'ouvrière se met en marche.

b) Transport vers l'arrière ou traction (Fig. 2E).

Après avoir refermé les mandibules sur le *Claviger*, l'ouvrière présente d'abord l'attitude antennaire caractéristique du transport vers l'avant mais elle marche ensuite à reculons, tirant le Coléoptère sans le soulever.

*Comportement du Claviger durant son transport*

*Cas du Claviger soulevé*

Lorsque le *Claviger* soulevé est dans le même sens que l'ouvrière, les pattes et les antennes de celle-ci butent contre les pattes antérieures et médianes du Coléoptère. Ceci déclenche, chez le *Claviger*, un réflexe d'étirement des pattes qui entrave la démarche de l'ouvrière (Fig. 2A et B).

Par contre, lorsque le *Claviger* est transporté tête-bêche, il replie généralement ses pattes contre son corps et n'entrave en rien la démarche de l'ouvrière (Figs. 2C et D). Dans les rares cas (2 sur 23) où le *Claviger* a été vu tête-bêche, saisi par la tête, il entravait de ses pattes dépliées le cheminement de l'ouvrière. L'explication serait que dans cette position, les antennes et les pattes de l'ouvrière viennent à nouveau cogner contre les membres du *Claviger*, qui s'étirent.

*Cas du Claviger tiré*

Le *Claviger* n'étant pas soulevé, il s'accroche au substrat, gênant le transport.

*Etude quantitative des modalités du transport*

L'observation d'ouvrières amorçant seules le transport d'un *Claviger* vers l'avant (Tab. 1) ou le transportant seules depuis un certain temps (Tab. 2) donne des résultats différents.

Notons tout d'abord que 26% des transports qui débutent se limitent au soulèvement du *Claviger*, sans qu'il n'y ait de déplacement. Le Coléoptère est redéposé ensuite, sans plus. Les antennes de l'ouvrière présentent cependant la position caractéristique propre à toutes les formes de transport.

Pour les transports en cours, ils se font rarement par traction (9% du total des transports) bien que ce mode de transport soit fréquemment tenté (33.5% du total des amorces de transport). Le transport par traction est donc peu efficace.

Fig. 2. A: transport vers l'avant d'un *Claviger testaceus* saisi au prothorax. B: transport vers l'avant d'un *Claviger* saisi de part et d'autre des trichomes, un peu en oblique. C: transport tête-bêche d'un *Claviger*, saisi de part et d'autre des trichomes. D: transport tête-bêche d'un *Claviger* saisi par le trichome gauche. E: tentative de transport d'un *Claviger*, par traction, par 2 ouvrières. F: ouvrière au repos, à côté d'une ouvrière mordant un trichome de *Claviger*. Les flèches attirent l'attention sur les mandibules de l'ouvrière porteuse.

Tableau 1. Modalités du transport de *Claviger testaceus* par une ouvrière seule: observation limitée à l'amorce du transport. Nb: effectif.

Endroit du corps par lequel le <i>Claviger</i> est saisi	Transport effectué					Σ des transports vers l'avant	
	Vers l'arrière = en traction	Vers l'avant, <i>Claviger</i> tenu:			Σ des transports vers l'avant		
		Nb	%	dans le même sens; seul		souèvement +déplacement	tête-bêche; souèvement +déplacement
Antenne ou patte	32	51	7	3	0	10	8
Tête ou cou	11	17	5	9	0	14	11
Prothorax et son intersection avec les élytres	6	10	17	27	1	45	36
Un des trichomes	12	19	16	30	1	47	38
De part et d'autre des trichomes	0	0	2	3	1	6	4
Plaque tergale	2	3	1	2	0	3	3
De part et d'autre de la cuvette et de la brosse métasternale, transversalement	0	0	0	0	0	0	0
Σ	63	100%	48	74	3	125	
			98%		2%		100%
% du grand total Nb = 188	33.5		26	39	1.5		

Tableau 2. Modalités du transport de *Claviger testaceus* par une ouvrière seule: transports avec déplacement en cours. Nb: effectif.

Endroit du corps par lequel le <i>Claviger</i> est saisi	Transport effectué					Σ des transports vers l'avant	
	Vers l'arrière = en traction	Vers l'avant, <i>Claviger</i> tenu:			Σ des transports vers l'avant		
		Nb	%	dans le même sens		tête-bêche	verticalement
Antenne ou patte	2	13	2	0	0	2	1
Tête ou cou	0	0	3	2	0	5	3
Prothorax et son intersection avec les élytres	1	2	82	8	4	94	58
Un des trichomes	11	73	32	4	0	36	22
De part et d'autre des trichomes	0	0	15	9	0	24	15
Plaque tergale	1	2	0	0	0	0	0
De part et d'autre de la cuvette et de la brosse métasternale, transversalement	0	0	1	0	0	1	1
Σ	15	100%	135	23	4	162	
			83%	14%	3%		100%
% du grand total Nb = 177	9		76	13	2		

La traction est la seule forme de transport à laquelle plusieurs ouvrières peuvent participer en même temps (Fig. 2E). Elles le font généralement dans des directions opposées, ce qui réduit, voire annule l'efficacité du transport, qui devient alors interminable.

Une grande partie des transports par soulèvement succède à des tractions avortées. Dans la majorité des transports par soulèvement, le *Claviger* est saisi orienté dans le même sens que l'ouvrière (98% des débuts de transports et 83% des transports en cours) plutôt que tête-bêche (2 et 14 %). Cette évolution différente des proportions montre que bien qu'étant une forme de transport plutôt rare, le portage tête-bêche est plus aisé pour la Fourmi.

La partie du corps du *Claviger* qui est saisie entre les mandibules de l'ouvrière varie à la fois selon le moment et la modalité du transport.

Lorsque le transport débute et qu'il se fait vers l'avant, le *Claviger* est saisi de préférence par le prothorax ou par un trichome (respectivement 36 et 38% de ces transports). Si le *Claviger* est tiré, il est saisi de préférence par un appendice (antenne ou patte: 51% des tractions).

Lorsque le transport est en cours et qu'il se fait vers l'avant, le *Claviger* est saisi plus souvent au prothorax (58% de ces transports) et moins fréquemment par un seul trichome (22%); il peut aussi être maintenu de part et d'autre des trichomes (15% de ces transports). Lorsque le *Claviger* est tiré par une seule ouvrière, il est saisi préférentiellement par un trichome (73% des tractions contre 13% par les appendices).

Transporté tête-bêche, le *Claviger* est saisi le plus souvent de part et d'autre des trichomes (39%) ou par le prothorax (35%).

### 3. Léchage du *Claviger* (Fig. 4C et D)

#### Comportement de l'ouvrière

Les ouvrières lèchent fréquemment le *Claviger*. Ce léchage se fait typiquement les scapes repliés sur les côtés de la tête et les funicules convergeant vers la région léchée (position des antennes en "W fermé"). Cependant, par moments, les funicules peuvent s'écarter l'un de l'autre et tâter les alentours de la région léchée. La tête fait des mouvements de va-et-vient, d'avant en arrière. Les mandibules sont presque toujours immobiles et jointes, tandis que le labium est étendu et présente des mouvements de léchage. Les palpes labiaux touchent fréquemment la surface léchée; les palpes maxillaires sont immobiles et plaqués contre le dessous de la tête.

Les pattes antérieures de l'ouvrière s'appuient sur le sol, ou parfois sur le *Claviger* lui-même. Ainsi, lorsque l'ouvrière lèche les pièces buccales du *Claviger*, elle prend souvent appui sur les antennes du Coléoptère. Les pattes avant de l'ouvrière présentent alors des soubresauts (jusqu'à un par seconde; ces soubresauts résultent sans doute d'autre chose que de dérapages sur le tégument du Coléoptère).

Remarques: 1) Lorsque l'ouvrière aspire un liquide abondant, comme une goutte de solution sucrée, sa tête reste immobile bien que ses antennes soient en posi-

tion de léchage typique. Cette posture peut aussi se voir lorsqu'une ouvrière aspire le liquide abondant qu'une congénère vient de régurgiter et qui s'est déversé dans la cuvette tergale du *Claviger*.

2) Il arrive aussi, peu fréquemment, que le *Claviger* émette par l'extrémité anale une gouttelette de substance transparente et visqueuse ou encore une gouttelette laiteuse, voire brune, généralement non visqueuse. L'ouvrière la plus proche absorbe cette gouttelette au cours du léchage de l'abdomen du *Claviger*.

3) Une ouvrière peut lécher en même temps que mordre. Pour l'étude quantitative, on qualifiera alors son comportement de morsure.

#### Comportement du *Claviger*

Un *Claviger* léché ailleurs que sur les pièces buccales reste en place et ne bouge éventuellement que la tête et les antennes.

Si les pièces buccales sont léchées, il relève la tête et le prothorax vers l'ouvrière (qui est toujours en position haute par rapport au *Claviger*) et s'immobilise. Ses pattes avant peuvent se soulever du sol et rester en l'air, immobiles. Le *Claviger* ne stimule jamais l'ouvrière avec ses pattes avant.

Lors du léchage de ses pièces buccales, le *Claviger* fige ses antennes (en fait, seule leur articulation avec la capsule céphalique est dotée d'une mobilité de quelque importance), quelle que soit la position qu'elles occupent alors dans l'espace (néanmoins, elles sont souvent perpendiculaires au plan sagittal de la tête et donc dans le prolongement l'une de l'autre). L'ouvrière dispose ainsi d'un point d'appui qu'elle utilise souvent pour ses pattes avant.

Après que l'ouvrière ait léché la bouche du *Claviger*, les palpes labiaux de ce dernier peuvent s'animer.

#### 4. Morsure du *Claviger* (Figs. 1E,F,G et 2F)

##### Comportement de l'ouvrière

La position des antennes de l'ouvrière est la même que lors du léchage: scapes en arrière, funicules convergeant vers la zone mordue (antennes en "W fermé").

Par contre, les mandibules s'écartent pour se refermer sur le *Claviger*.

Dans un tiers environ des nombreux cas observés, la tête de l'ouvrière ne reste pas immobile, mais présente des mouvements de torsion autour de son axe sagittal, identiques aux mouvements utilisés pour cisailier et découper une proie.

Les autres caractéristiques de la morsure sont très variables: il peut s'agir d'une seule morsure, brève (durée moyenne des morsures "ponctuelles": 1,4 sec), d'une succession de morsures brèves ou d'une morsure plus longue. Cette dernière morsure est souvent accompagnée de mouvements de torsion de la tête. Un léchage, visible aux mouvements du labium étendu, se poursuit souvent en même temps que la morsure, que celle-ci soit de longue durée ou prenne la forme d'une succession de morsures ponctuelles.

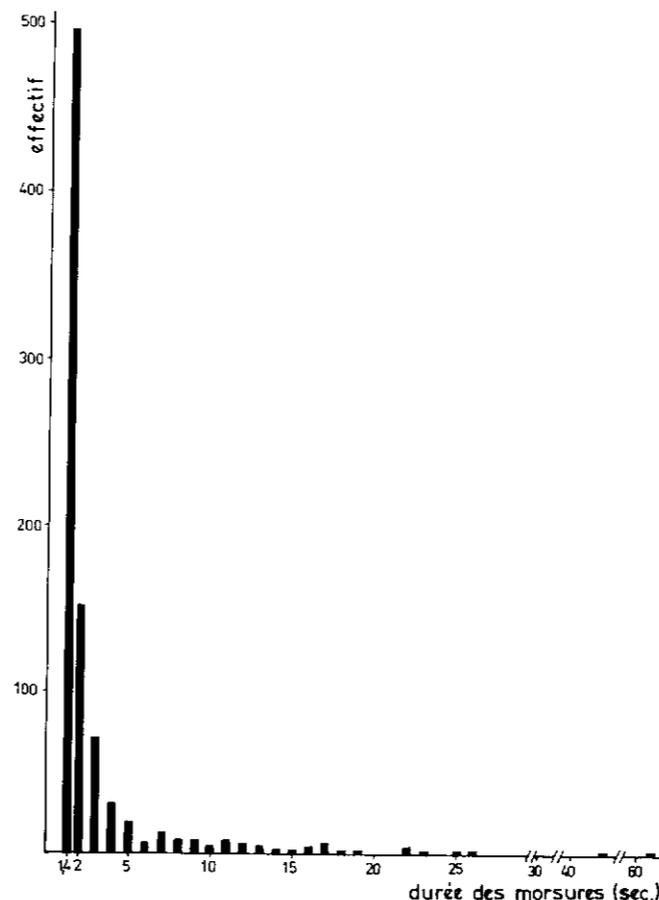


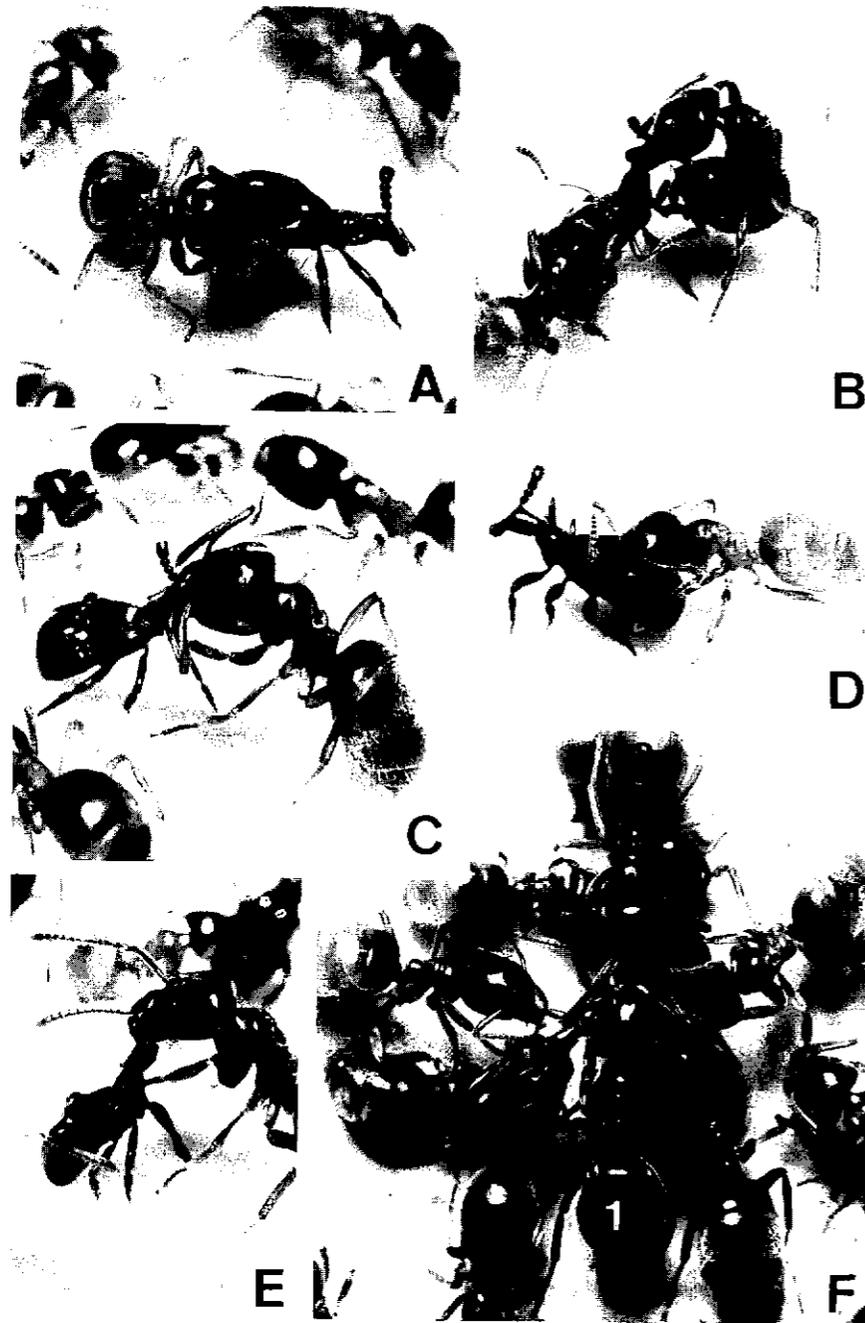
Fig. 3. Distribution des durées des morsures de *Claviger testaceus*, par l'ouvrière de *Lasius flavus*.

La figure 3 et des transformations logarithmiques (non figurées) montrent que l'on ne peut séparer les morsures en catégories distinctes d'après leur durée, bien que le nombre de morsures de durée supérieure à 6 sec apparaisse fort élevé.

La morsure du *Claviger* n'est pas une interaction exceptionnelle: après un séjour de 2 à 3 semaines dans la société d'origine, en nid d'observation non perturbé, on constate que les *Claviger* sont encore mordus souvent.

##### Comportement du *Claviger*

Le *Claviger* ne réagit que lors d'une morsure particulièrement violente, en s'immobilisant. Il peut alors présenter une posture "abdomen surélevé" (voyez ci-dessus, lors de l'approche du *Claviger*) ou, plus rarement, simuler la mort (thanatomimèse).



### 5. Flexion du gastre (Fig. 4A et B)

#### *Comportement de l'ouvrière*

Les mandibules de l'ouvrière sont dans la position caractéristique de la morsure, refermées sur le *Claviger*. Tout en continuant ainsi, ou après avoir achevé cet acte, l'ouvrière recourbe le gastre sous elle, l'orientant pendant un temps plus ou moins long vers l'endroit où ses pièces buccales sont ou ont été en contact avec le Coléoptère. En réalité, la flexion est le plus souvent incomplète, le bout du gastre ne touchant pas toujours le *Claviger* (Tab. 4). C'est donc la courbure du gastre qui caractérise le comportement de flexion, qui se termine par la remise en position normale du gastre.

Il arrive que l'on puisse déceler l'émission de substances lors de la flexion. Cet événement est analysé ci-dessous.

Il importe de ne pas confondre ce comportement avec la toilette de l'extrémité du gastre, à proximité immédiate du *Claviger*.

#### *Comportement du Claviger*

Le *Claviger* ne réagit pas à la flexion du gastre de l'ouvrière, ni même au dépôt de gouttelettes anales.

#### *Etude quantitative des modalités de la flexion du gastre*

Deux séries indépendantes d'observations nous ont permis de voir vers quelles parties du corps du *Claviger* sont orientées les flexions de gastre des ouvrières.

92% des flexions ont lieu sur les trichomes du *Claviger* et 5% seulement sur ses pièces buccales (Tab. 3). Le reste du corps du *Claviger* ne reçoit que 3% des flexions des ouvrières.

Lors de la flexion, on observe quelque fois l'émission de substances par l'extrémité du gastre. Une troisième série d'observations, indépendante, a permis d'observer deux types d'émissions (Tab. 4). Celles-ci sont définies ci-dessous et ne correspondent qu'à 7% de l'ensemble des flexions. De plus, la flexion est le plus souvent incomplète (dans 98% des cas), qu'il y ait ou non émission de substances.

Fig. 4. A: début de flexion du gastre par une ouvrière mordant un trichome de *Claviger* testaceus. B: flexion du gastre lors d'une morsure à la tête du *Claviger*. C: léchage des pièces buccales d'un *Claviger*. D: léchage de trichome de *Claviger*. E: ouvrière léchant les pièces buccales d'un *Claviger*, la position de ses antennes annonçant un transport (transition rare). F: agrégation d'ouvrières autour d'un *Claviger*, certaines le léchant (1), d'autres régurgitant sur ses pièces buccales (2) ou sur ses trichomes (3 et 4), les antennes en position atypique, faute de place.

Tableau 3. Cibles des flexions du gastre de l'ouvrière de *Lasius flavus* en direction de *Claviger testaceus*.

Localisation des flexions	Nombre de flexions		$\Sigma$ des séries	idem, en %
	série 1	série 2		
Pièces buccales	8	0	8	5
Trichomes	133	17	150	92
Ailleurs	3	2	5	3
$\Sigma$	144	19	163	100

Tableau 4. Emissions anales de l'ouvrière de *Lasius flavus* lors de la flexion de son gastre en direction de *Claviger testaceus*.

Emission visible	Influence sur le comportement des ouvrières	Nombre de cas de:		$\Sigma$ , %
		Flexions incomplètes	Flexions complètes	
aucune	néant	161	3	93
gouttelette opalescente	néant	5	0	3
aucune	alarme	7	1	4
$\Sigma$		173	4	100
		177		

Une gouttelette de substance non visqueuse, opalescente, peut apparaître au bout de la rosette de poils entourant l'orifice anal, avant même que le gastre ne touche le *Claviger*. Lorsque l'extrémité du gastre touche le *Claviger*, cette gouttelette est appliquée sur le tégument du Coléoptère (le plus souvent sur les trichomes; voyez ci-dessus), où elle s'étale. Le volume de cette gouttelette est généralement petit et correspond, au maximum, à celui du dernier segment antennaire de l'ouvrière. Ce dépôt n'a aucune influence visible sur le comportement de l'ouvrière ni de ses voisines. L'ouvrière peut ensuite lécher ce dépôt, à moins qu'une ouvrière voisine, interagissant déjà avec le *Claviger*, ne l'ait fait.

L'autre type d'émission se fait sans dépôt visible de substance, mais il déclenche une alarme généralement localisée aux ouvrières situées dans un rayon de 2 à 3 cm autour du *Claviger*. Les vitesses linéaire et angulaire des ouvrières au repos ou en activité augmentent alors brusquement (voyez la discussion).

Il faut encore ajouter que durant les 63 heures d'observations qui ont permis de voir les 177 flexions détaillées dans le tableau 4, 2 autres alarmes, identiques à celles que nous venons de décrire, ont été déclenchées autour du *Claviger* observé, sans la moindre flexion du gastre d'une ouvrière. Il y a donc 4 fois plus d'alarmes accompagnées de flexions du gastre qu'en l'absence de ce comportement.

Le nombre de flexions par *Claviger* et par heure s'est élevé en moyenne, pour nos 3 séries d'observations, à 2.94 (N=144 observations), 3.34 (N=19) et 2.81 (N=177).

## 6. Régurgitation sur le *Claviger* (Fig. 5)

### Comportement de l'ouvrière

L'ouvrière peut régurgiter de la nourriture liquide au *Claviger*, soit sur les pièces buccales, soit sur les trichomes. Le processus de régurgitation peut être divisé en 2 actes, suivis d'actes facultatifs:

#### a) Dégorgement proprement dit:

A l'instant où apparaît, à l'extrémité de son labium, étendu et immobile, la goutte de régurgitat, l'ouvrière s'immobilise dans la position suivante: les antennes sont en "double perpendiculaire" (en "U"), c'est-à-dire les scapes dans le prolongement l'un de l'autre et perpendiculaires aux funicules, et sont mues d'imperceptibles tremblements (estimés à 3 à 5 vibrations par seconde) (Fig. 5A à D). Les funicules ne touchent pas le *Claviger* ou seulement par brefs moments: peut-être au hasard ou pour contrôler l'alignement de l'ouvrière.

Les palpes sont immobiles. Les mandibules sont, dès le départ, jointes dans 84.0% des cas (Fig. 5A, B, D), parallèles dans 14.6% des cas (Fig. 5C) et largement écartées dans 1.4% des cas (Fig. 5F) (N = 417; en fait, 446 observations, mais 7% des postures sont intermédiaires et n'ont pu être classées).

Le prothorax de l'ouvrière est surélevé: ses pattes avant s'appuient généralement sur le *Claviger*, soit sur les antennes ou sur les côtés du prothorax du Coléoptère lors d'une régurgitation ayant lieu sur les pièces buccales (Fig. 5B et C), soit sur les élytres ou sur la plaque tergale du *Claviger*, lors d'une régurgitation sur les trichomes (Fig. 5D).

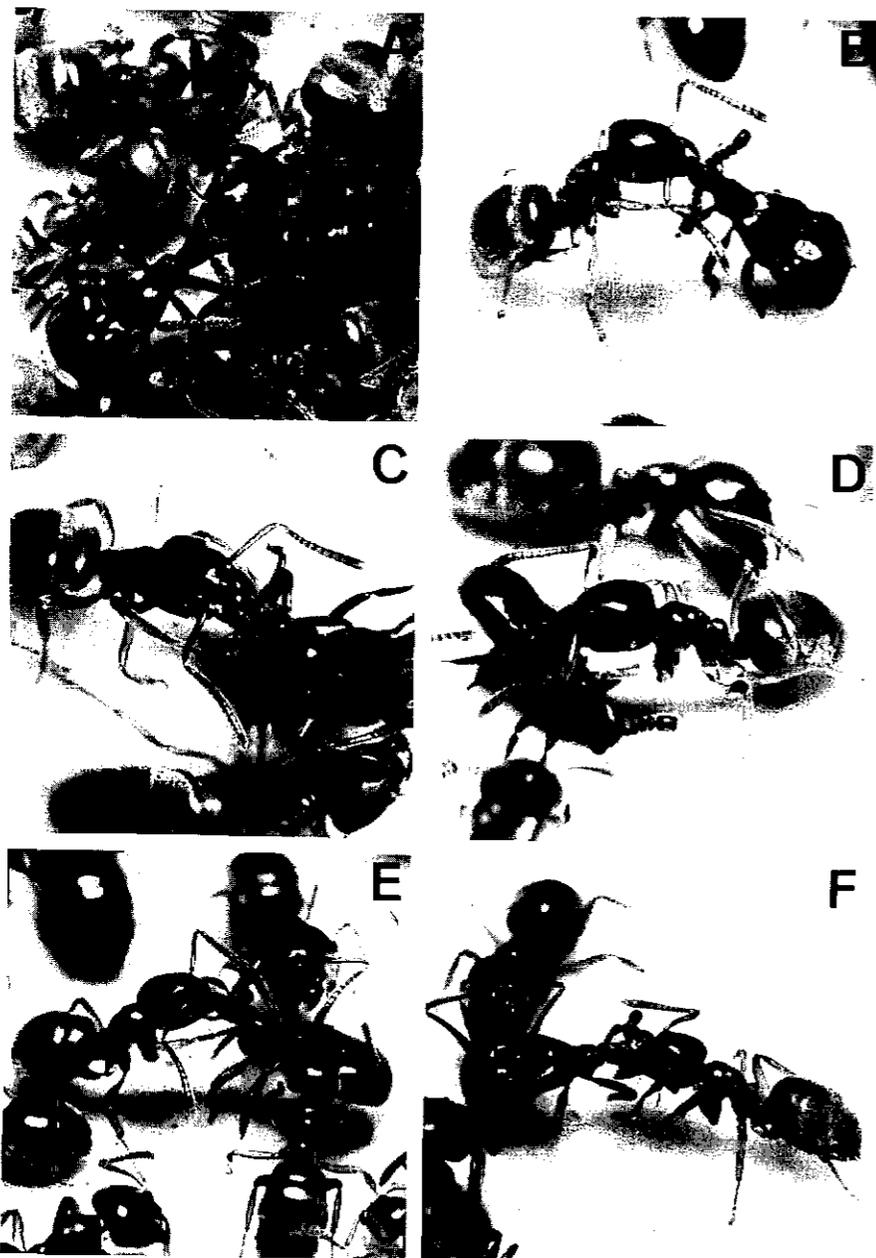
Il est plus rare de voir les pattes antérieures de l'ouvrière pendre, détachées du support. En général, les pattes avant présentent des soubresauts (estimés à 1 ou 2 par seconde).

La quantité de liquide régurgité varie d'une gouttelette du diamètre du labium à une goutte d'un volume égal à la moitié de la tête de l'ouvrière.

#### b) Reprise du liquide régurgité:

Après le dégorgement proprement dit, qui ne dure au maximum que quelques secondes, on voit le volume de liquide régurgité diminuer, bien que le labium de l'ouvrière soit toujours immobile. Le *Claviger*, n'ayant pas le jabot extensible, ne peut avaler qu'une minime partie du liquide qui lui est régurgité, selon notre estimation probablement pas plus du dixième ou du centième du volume du régurgitat. C'est donc essentiellement l'ouvrière qui reprend le régurgitat, bien que son labium ne présente pas de mouvements de léchage.

La posture générale de l'ouvrière est globalement identique à celle du dégorgement proprement dit, si ce n'est que, lorsque les mandibules étaient au départ fermées, elles peuvent s'écarter l'une de l'autre à partir du milieu de la reprise. Bien plus rarement, lorsque la régurgitation débute avec les mandibules largement ouvertes, elle peut s'achever les mandibules fermées. Sur les 417 cas observés, la reprise du régurgitat s'est ainsi terminée avec les mandibules bien jointes dans 69.0% des cas, parallèles dans 25.7% des cas et largement écartées dans 5.3% des cas.



Lors de la reprise du régurgitat, les mandibules de l'ouvrière peuvent exécuter des mouvements fugaces qui paraissent n'avoir aucune influence sur leur position finale. C'est ainsi qu'au cours d'une régurgitation ayant lieu avec les mandibules jointes, il arrive que celles-ci s'écartent brièvement et même largement pour se rejoindre aussitôt après. Lorsque les mandibules se sont écartées bien avant la fin de la reprise du régurgitat, elles peuvent encore se rejoindre et s'écarter plusieurs fois de manière répétée. Ces ouvrières qui régurgitent en écartant et refermant de façon répétée leurs mandibules paraissent avoir mordu de la même façon, auparavant, le *Claviger* (observations non chiffrées).

Depuis le début du dégorgeement, outre les vibrations qui les animent, les antennes de l'ouvrière, toujours en "double perpendiculaire", peuvent effleurer régulièrement les antennes et le prothorax du *Claviger*. Comme elles peuvent aussi ne rien toucher durant une dizaine de secondes, il est possible que ces attouchements soient sans signification.

Les palpes labiaux peuvent se redresser de temps à autre, jusqu'à toucher le *Claviger*; les palpes maxillaires restent immobiles.

L'acte *b* (reprise du régurgitat) dure plus longtemps que l'acte *a* (dégorgeement proprement dit), à tel point qu'un observateur occasionnel puisse ne voir d'une régurgitation que la phase de reprise du régurgitat.

*c) Fin de la régurgitation:*

Après les actes *a* et *b*, l'un ou l'autre des deux comportements suivants peuvent se manifester.

*c1) Rupture du contact:*

Les antennes se mettent à nouveau en mouvement lent: tout en restant presque en "double perpendiculaire", elles oscillent de concert, latéralement, sans toucher davantage le *Claviger* (Fig. 5E). Elles finissent par s'écarter l'une de l'autre. La tête ne suit pas ce mouvement d'antennes, mais après quelques instants, elle s'écarte du *Claviger*. Si les mandibules étaient jusqu'alors jointives, elles s'écartent par moments. Si elles étaient écartées, elles se rejoignent et puis s'écartent à nouveau.

Le labium présente quelques mouvements de léchage. Le prothorax reste surélevé et les pattes avant continuent leurs soubresauts. Elles restent en l'air, sans toucher le *Claviger*.

12% (N = 105) des régurgitations se terminent par la rupture du contact entre les partenaires. Cette rupture peut provenir de l'ouvrière ou du *Claviger*.

Fig. 5. A: régurgitation, mandibules jointes, sur les pièces buccales d'un *Claviger* testaceus. B: idem, l'ouvrière s'appuyant sur l'antenne gauche du Coléoptère. C: régurgitation sur les pièces buccales d'un *Claviger*, les mandibules de l'ouvrière s'ouvrant en position "parallèles". D: régurgitation, mandibules jointes, sur le trichome droit d'un *Claviger*, ce dernier ayant curieusement adopté une posture abdomen surélevé. E: fin d'une régurgitation, les antennes de l'ouvrière se remettant en mouvement, juste avant que la tête ne s'écarte. F: une énorme goutte de liquide vient d'être dégorcée sur les pièces buccales d'un *Claviger*; la posture de l'ouvrière n'est pas typique d'une régurgitation sur le *Claviger*, mais est celle d'une régurgitation spontanée, scapes repliés en arrière et mandibules fortement écartées.

## c2) Léchage:

Après avoir repris la plus grande partie du régurgitat comme décrit en b, l'ouvrière ne retire pas la tête, mais adopte une posture de léchage typique, assurant ainsi la reprise intégrale de son régurgitat excédentaire, sans rupture du contact (88% des cas; N = 105). Lorsque les régurgitations se succèdent, ce léchage peut être écourté au point que la posture des antennes de l'ouvrière devienne intermédiaire entre celles qui sont typiques d'un léchage ou d'une régurgitation (6% des cas; N = 83 autres observations). Dans certains cas exceptionnels où les dégorgements et les reprises se succèdent de façon ininterrompue, le léchage entre les régurgitations n'apparaît plus.

## Remarques sur la régurgitation:

1) Il arrive que l'ouvrière ne dispose pas de l'espace suffisant pour placer ses antennes en double perpendiculaire à cause, par exemple, de l'activité des autres ouvrières. Elle régurgite alors en continuant à tâter l'avant-corps du *Claviger*, comme lors d'un léchage.

Ce comportement atypique peut aussi avoir lieu en l'absence de contraintes spatiales, mais rarement. L'immobilité du labium et de la capsule céphalique de l'ouvrière est cependant une constante, qui, jointe éventuellement à d'autres caractéristiques (position des mandibules, apparition d'une gouttelette de régurgitat) permet d'identifier une régurgitation.

2) On constate que lorsque l'ouvrière dégorge une très grande quantité de régurgitat, elle le fait d'une façon qui n'est pas typique d'une régurgitation sur le *Claviger*, mais que l'on peut voir lors d'une régurgitation spontanée: les scapes sont repliés en arrière et les mandibules sont largement écartées (Fig. 5F). L'énorme goutte émise occupe momentanément tout l'espace intermandibulaire dont elle peut déborder en se répandant sur les téguments du *Claviger*.

3) La phase c étant soit une période de non-interaction avec le *Claviger* (bien que caractéristique de la régurgitation), soit une période de léchage, nous limiterons par la suite l'appellation "régurgitation" aux seuls actes de dégorgeement et de reprise du régurgitat (a + b). La régurgitation prend donc arbitrairement fin avec l'apparition des mouvements de léchage du labium de l'ouvrière.

4) Le dégorgeement seul suffit évidemment à identifier la régurgitation.

Comportement du *Claviger*

Il faut distinguer les cas où le *Claviger* reçoit la nourriture sur les pièces buccales, ou sur les trichomes:

- Sur les pièces buccales: lors de la régurgitation, le *Claviger* et l'ouvrière sont, dans la grande majorité des cas, face à face. Le premier est immobile, le prothorax surélevé, les pattes avant le plus souvent pendantes, comme lors d'un simple léchage (Fig. 5B). Dès la phase de reprise par l'ouvrière, les palpes labiaux du *Claviger* qui, jusqu'à présent étaient immobiles mais sortis, bougent pour prendre le régurgitat. Dès que le labium de l'ouvrière ne s'appuie plus sur ses pièces buccales, le *Claviger* reprend sa mobilité (pattes, tête et antennes).

- Sur les trichomes: le *Claviger* ne réagit pas à cette régurgitation. La cuvette tergale se remplit parfois du liquide régurgité. La figure 5D montre cependant un *Claviger* ayant exceptionnellement adopté une posture défensive typique lors de la régurgitation d'une ouvrière sur un de ses trichomes.

Les deux unités de comportement suivantes ne sont pas des interactions avec le *Claviger* mais apparaissent dans ce contexte.

## 7. Toilette individuelle

## De l'ouvrière (Fig. 6F)

Une ouvrière ayant interagi avec un *Claviger* peut relever l'avant-corps et se nettoyer les funicules, les tarsi avant, les pièces buccales ou encore, la pointe du gastre:

a) Les funicules des antennes sont alternativement nettoyés par 1, 2 ou 3 passages successifs dans le peigne tibial ipsilatéral, à hauteur de la tête. Les scapes sont alors approximativement dans l'axe l'un de l'autre; la tête est inclinée du côté de l'antenne nettoyée.

Pendant ce temps, les tarsi antérieurs contralatéraux à l'antenne nettoyée sont passés entre le labium et la mandibule située de leur côté. Les tarsi antérieurs qui ne sont pas frottés reposent en position surélevée, c'est-à-dire ne touchant pas le sol.

b) La pointe du gastre est léchée avec le labium, le gastre étant replié sous le corps. Les antennes sont dans la position caractéristique du léchage.

Plus rarement, seules les antennes sont nettoyées. Ou encore, seuls les tarsi sont nettoyés par passages alternatifs entre les mandibules et/ou frottés simplement les uns contre les autres.

Du *Claviger*

Dans une société présentant la densité en ouvrières que nous avons utilisée (un millier d'ouvrières pour une boîte de Petri de  $\phi = 14$  cm), on ne voit jamais le *Claviger* procéder à sa toilette; les ouvrières s'en chargent par leurs léchages fréquents. Au contraire, isolé en boîte de Petri le *Claviger* procède assez fréquemment à une toilette partielle, dirigée vers ses antennes: il brosse au moyen des tarsi antérieurs le corps de l'antenne ipsilatérale. Avec les tarsi médians, il brosse le disque antennaire correspondant, riche en sensilles olfactives, ceci tout en maintenant cette antenne en arrière, au moyen des tarsi antérieurs ipsilatéraux.

## 8. Repos

## De l'ouvrière (Fig. 2F)

L'ouvrière est immobile, son corps horizontal (toutes les pattes sont posées sur le sol). Les antennes sont en double perpendiculaire, sans oscillation latérale, les

funicules animés de vibrations rapides et presque imperceptibles, leur extrémité à fleur de sol. Les mandibules sont entrouvertes, presque complètement jointes. Le labium est protracté.

#### Du *Claviger*

Durant nos observations en nid artificiel, le *Claviger* n'a été que rarement vu au repos complet. Au contraire, isolé il peut rester immobile pendant des heures, le corps horizontal reposant sur les six pattes, les antennes formant entre elles un angle de 90°.

#### 9) Postures non typiques et intermédiaires

Une ouvrière en interaction avec un *Claviger* peut ne pas toujours présenter les postures typiques que nous venons de décrire. La densité des ouvrières affairées autour du *Claviger* peut être telle qu'elle les empêche d'avoir des postures typiques, faute d'espace (Fig. 4F).

Ou encore, la transition d'un comportement à un autre peut être si longue qu'une posture de forme intermédiaire apparaît. La figure 4E montre ainsi une ouvrière léchant manifestement un *Claviger*, mais les antennes tendues et non pas ramenées en "W fermé" sur le *Claviger*. L'observation a montré qu'il s'agissait d'une transition rare et particulièrement longue entre un léchage et un transport typiques.

Il faut noter d'ailleurs que des postures intermédiaires peuvent apparaître entre n'importe quels comportements typiques.

#### 10) Interactions de signification non définie

En plus des catégories d'interactions que l'on vient de décrire, l'ouvrière passe des portions importantes de son temps à ne rien faire de bien précis, à proximité immédiate du *Claviger*, en le touchant des antennes, même involontairement, en s'y appuyant par l'une ou l'autre de ses pattes ou, encore, sans le toucher. Cette inactivité apparente n'est pas le repos.

Nous conviendrons, par commodité, d'appeler ces interactions lâches des "comportements non définis".

#### 11) Dépôt d'objets sur le *Claviger*

Il n'est pas exceptionnel de voir une ouvrière déposer sur le *Claviger* une larve (même au terme de sa croissance), ou des pelotes de régurgitation, de vieilles exuvies de larves, des oeufs gâtés, des morceaux de cadavres d'Insectes ou d'autres détritiques du nid.

Nous reviendrons ultérieurement (article en préparation), sur la signification de ces interactions.

### B. Le rôle actif est d'abord tenu par le *Claviger*

Parmi les comportements du *Claviger*, les 4 premiers, décrits ci-après, gagnent à être définis comme unités de comportement.

#### 1. Approche de l'ouvrière (Fig. 6C)

Percevant une ouvrière, le *Claviger* peut tourner la tête et les antennes vers la Fourmi, et s'en rapprocher ou s'arrêter. Ce comportement peut se voir aussi lorsque le *Claviger* perçoit certains objets inertes.

#### 2. Phorésie (Fig. 6D, E, F)

Lorsque des hôtes sexués ailés (mâles ou femelles) sont présents dans le nid, on peut voir les *Claviger* grimper sur eux et aussi sur les ouvrières, leur chevauchant le dos dans un sens comme dans l'autre et s'y agrippant. L'ouvrière chevauchée peut se déplacer, le Coléoptère pratiquant ainsi la phorésie (Fig. 6F).

L'ouvrière montée essaye presque toujours de se débarrasser du Coléoptère, en se roulant sur le sol et en s'aidant des pattes et des mandibules. Cela lui est difficile, le *Claviger* s'agrippant très bien, même s'il ne chevauche que le côté du gastre de l'ouvrière (Fig. 6D).

Nous n'avons pratiquement jamais vu cette phorésie en l'absence de sexués ailés dans le nid. Lorsqu'un *Claviger* se trouve alors au-dessus d'une ouvrière, c'est qu'il passe simplement par dessus un groupe d'ouvrières agglomérées en un endroit du nid, sans s'y attarder. Les ouvrières ne manifestent alors aucune réaction.

#### 3. Léchage de l'ouvrière

Lors d'un transport phorétique, le *Claviger* applique souvent ses pièces buccales contre le tégument, thoracique ou abdominal, de l'ouvrière (Fig. 6F). Ce comportement est rarement observé en dehors du contexte de phorésie.

#### 4. Vol de nourriture (trophocleptie)

Lorsqu'une société ayant jeûné auparavant, vient d'être nourrie, les pourvoyeuses, surgavées, dégorgent spontanément. Elles se déplacent dans le nid, les antennes en "W ouvert" et les mandibules largement écartées. Le labium est étendu et une goutte de liquide nutritif apparaît à son extrémité. Le *Claviger* qui perçoit (olfactivement) une telle ouvrière peut accoler ses pièces buccales contre le labium de la Fourmi et absorber une partie du liquide (Fig. 6A).

D'autre part, le *Claviger* perçoit aussi, à quelques "longueurs de Fourmi", un échange trophallactique entre deux ouvrières, comme en témoigne l'osmotaxie qu'il manifeste. Il vient précipitamment accoler ses pièces buccales contre la jonction des labium des deux ouvrières et absorbe une partie du liquide régurgité; ses palpes labiaux sont actifs. Le *Claviger* peut même finir par s'approprier à lui seul la régurgitation de l'ouvrière donneuse, après avoir fait abandonner la receveuse. Le même phénomène de perception à distance et d'immixtion du *Claviger* entre deux protagonistes peut se voir lorsqu'une ouvrière régurgite à un sexué, à une larve ou sur un autre *Claviger* (Fig. 6B).



Le vol de nourriture est une forme de cleptobiose. JANET (1896) désigna par "myrmécocleptie" le vol de la nourriture échangée entre deux Fourmis. Dans le cas du *Claviger*, le vol de nourriture ne se fait pas toujours lors d'une trophallaxie. Nous proposons le néologisme de *trophocleptie* (du grec *trophê*, nourriture et *kleptein*, dérober) pour désigner tout type de vol de nourriture. Ce terme est plus explicite que celui de "cleptoparasitisme", qui est souvent utilisé dans un sens particulier (comme synonyme de *cuckoo reproduction* ou d'*Arbeitsparasitismus*: détournement, par une espèce et au profit de sa progéniture, de réserves alimentaires destinées à la progéniture d'une autre espèce : cf. WILSON, 1971).

### 5. Réponses du *Claviger* à certains comportements de l'ouvrière

En plus de ces 4 unités de comportement, le *Claviger* présente des réponses spécifiques à certains comportements des ouvrières, que nous avons décrites à propos des interactions où l'ouvrière joue un rôle actif (en A). Ce sont: l'immobilisation et l'arrêt avec abdomen surélevé, la thanatomimèse, le déploiement ou le repli des pattes (lors de transports par soulèvement, où le *Claviger* est maintenu orienté dans le même sens ou tête-bêche par rapport à l'ouvrière), l'agrippement du *Claviger* au substrat (lors d'un transport par traction), l'immobilisation, avant-corps relevé (lors d'un léchage de la bouche), et la prise de régurgitat.

### 6. Autres interactions

Lorsque le *Claviger* vient s'appuyer avec une patte ou les pièces buccales contre le bord denté d'une mandibule d'ouvrière, celle-ci s'écarte toujours, et de manière apparemment automatique. Le même phénomène s'observe lorsqu'une ouvrière, en nettoyant une autre (allogrooming), vient à s'appuyer sur le bord mandibulaire denté de la congénère. Le comportement du *Claviger* paraît, simplement, déclencher une réponse automatique de l'ouvrière.

### C. Interactions entre ouvrières lors d'une interaction avec un *Claviger*

Lorsque plusieurs ouvrières s'occupent simultanément d'un *Claviger*, elles n'interagissent pas entre elles.

Il arrive cependant que des ouvrières qui mordent un *Claviger* mordent aussi (par inadvertance ?) l'antenne ou la patte d'une congénère située à proximité. Cette morsure peut persister.

Rarement aussi, on peut observer une ouvrière léchant une congénère déjà en interaction avec le *Claviger*. Ce nettoyage (allogrooming) ne dure que si l'ouvrière léchée cesse ses interactions avec le *Claviger*.

Fig. 6. A: trophocleptie: *Claviger testaceus* venant accoler ses pièces buccales contre le labium, étendu, d'une ouvrière pourvoyeuse de *Lasius flavus*, en posture de régurgitation spontanée. B: *Claviger* (au centre) percevant la régurgitation d'une ouvrière sur un autre *Claviger* et tentant de profiter de l'échange; ce comportement le conduira à la trophocleptie. C: *Claviger* percevant une ouvrière (à gauche). D: phorésie: ouvrière essayant de se débarrasser d'un *Claviger* qui tente de grimper sur son gastre. E: phorésie: *Claviger* grim pant sur le gastre d'une ouvrière. F: phorésie: ce même *Claviger* applique ses pièces buccales contre le tégument de l'ouvrière porteuse; une autre ouvrière effectue sa toilette individuelle.

## Discussion

### I. Critères nécessaires et suffisants permettant de définir les unités comportementales de l'ouvrière

Parmi les comportements de l'ouvrière de *Lasius flavus* en interaction avec le *Claviger testaceus* nous avons reconnu 8 unités: l'approche (initiale) du *Claviger*, le léchage, la morsure, la régurgitation, le transport, la flexion du gastre, la toilette et le repos. Puisque nous nous intéressons à l'impact des sécrétions tégumentaires du *Claviger* sur le comportement de l'ouvrière, nous précisons, dans la suite de nos recherches, l'endroit concerné du corps du Coléoptère: léchage des pièces buccales, des trichomes et du reste du corps, morsure des trichomes et du reste du corps, régurgitation sur les pièces buccales et sur les trichomes.

Les unités de comportement peuvent être difficiles à distinguer lorsqu'elles se présentent sous forme atypique (par exemple, parce que l'ouvrière manque d'espace) ou varient au cours du temps (par ex., lorsque la transition entre deux comportements est lente). Or, pour se prêter à une analyse comportementale, les unités de comportement doivent être reconnues, donc définies, sans ambiguïté. A défaut d'identifier la fonction d'un comportement (ex.: dégorgeement de nourriture), on peut en général reconnaître celui-ci par une ou par une combinaison de ses composantes gestuelles, caractéristiques et constantes dans leur forme. Quelles sont les composantes minimales et fixes des unités de comportement des ouvrières qui permettent de les reconnaître sans erreur ?

L'approche du *Claviger* comprend au moins la perception olfactive, avant tout contact: l'ouvrière s'oriente vers le Coléoptère, les antennes tendues en avant. Le déplacement vers le Coléoptère peut être réduit ou même inexistant. Le contact antennaire n'est pas nécessaire mais précède le comportement qui peut suivre l'approche.

Le léchage du *Claviger* est caractérisé par des mouvements de léchage du labium, sans qu'il n'y ait de morsure. En outre, les léchages typiques se font avec des mouvements de va-et-vient de la tête, d'avant en arrière, mandibules jointes et antennes en "W fermé", c'est-à-dire scapes en arrière et funicules se rejoignant dans la zone du léchage.

La morsure est définie par les mandibules refermées sur le *Claviger*, les antennes étant normalement en "W fermé" et jamais tendues.

La régurgitation se fait avec la tête (pas nécessairement les antennes) et le labium immobiles, ce dernier étendu. Les mandibules sont généralement jointives et les antennes en "U" (en "double perpendiculaire"). Nous avons convenu que la régurgitation prend fin lors d'un changement d'attitude de l'ouvrière dont le labium présente au moins des mouvements de léchage. Mais le dégorgeement seul suffit à identifier la régurgitation.

Le transport se fait toujours avec les antennes tendues vers l'avant (comme lors d'une approche) et les mandibules refermées sur le *Claviger*. Ces composantes ne se voient ensemble dans aucune autre unité de comportement. Dès lors, nous considérons cette posture comme la condition nécessaire et suffisante pour qu'il y ait "transport", avec ou sans déplacement de fardeau. Le transport peut donc se

limiter à sa phase préparatoire.

Enfin, la flexion du gastre se définit simplement par la courbure de l'abdomen de l'ouvrière, en direction du *Claviger*, et en dehors d'un contexte de toilette individuelle.

Deux comportements de l'ouvrière ne sont pas à proprement parler des interactions, mais entrent dans ce contexte: ce sont la toilette individuelle et le repos. Le repos est caractérisé par l'immobilité de tout le corps de la Fourmi, excepté un léger tremblement des antennes, en dehors d'un contexte de régurgitation.

Le problème de la classification des postures intermédiaires se pose lorsqu'on étudie des séquences de comportements. Si l'une des composantes d'une posture annonce clairement le comportement suivant (c'est le cas, rare d'ailleurs, illustré par la figure 4E), on assigne à cette posture la signification du comportement auquel elle aboutit.

L'ouvrière peut ne rien faire de précis entre deux unités de comportement. On convient alors qu'elle a un "comportement non défini". Lorsqu'on enregistre la succession des interactions d'une ouvrière auprès d'un *Claviger*, ces comportements de signification non définie correspondent aux intervalles de temps de durée non nulle compris entre les unités comportementales.

Dans le cas, très rare, où un comportement atypique ne peut être identifié par sa fonction et où on ne peut rattacher aucune de ses composantes gestuelles à l'une des unités reconnues ici, on classera ce comportement comme non défini.

### II. Modalités des unités comportementales et présence de celles-ci chez d'autres Insectes, apparentés

Il convient de discuter les modalités des unités de comportement observées lors des interactions entre les ouvrières de *Lasius flavus* et le *Claviger testaceus* et de les comparer principalement avec celles qui existent dans les relations d'autres Clavigérines avec leurs hôtes.

Ces Clavigérines sont *Claviger longicornis* MÜLLER (habitant l'Europe), qui vit chez *Lasius umbratus*, *Cl. duvali* SAULCY (Sud de la France), chez *L. niger*, *Adranes lecontei* BRENDEL (Est des U.S.A.), chez *L. aphidicola*, *A. taylori* WICKHAM (N.O. des U.S.A.), chez *L. sitkaensis* et *Diatiger fossulata* SHARP (Japon) qui vit chez *L. niger*.

#### A. Le rôle actif est d'abord tenu par l'ouvrière

##### 1. Approche du *Claviger*

L'approche d'un même *Claviger testaceus* peut être, selon les ouvrières, pacifique ou agressive (mandibules écartées), avant même tout contact. Le degré de motivation ou le seuil de réactivité doivent intervenir ici. Les deux types d'approche se retrouvent chez *Cl. longicornis* observé chez son hôte normal (observations personnelles).

Deux comportements du *Claviger* suggèrent une attitude défensive:

a) l'attitude d'arrêt. La réaction d'arrêt simple du *Claviger testaceus* existe aussi chez *Cl. longicornis* (observation personnelle) et *Adranes lecontei* (PARK, 1932). L'attitude d'arrêt avec abdomen surélevé se retrouve chez divers Scydmaenides (*Euconnus hirticollis* et *Neuraphes angulatus*) et Psélaphides (*Brachygluta fossulata* et *Bryaxis puncticollis*) non inféodés aux Insectes sociaux, lorsqu'ils sont placés dans un nid de *Lasius flavus*. De plus, tandis qu'ils s'immobilisent avec l'abdomen surélevé, ces Coléoptères libres (excepté *B. fossulata*) émettent des substances tégumentaires irritantes pour les Fourmis (CAMMAERTS, 1987). Au contraire, chez *Claviger testaceus* le relèvement de l'abdomen ne s'accompagne pas de l'émission de sécrétions défensives et n'arrête ni ne repousse les ouvrières. Le relèvement de l'abdomen existe aussi chez *Cl. longicornis* (observation personnelle) mais n'a pas été signalé chez *A. lecontei*.

b) la thanatomimèse. Elle s'observe aussi chez *Cl. duvali* (JACQUELIN-DUVAL, 1849), *Cl. longicornis* (SCHMITZ, 1908), *Adranes taylori* (AKRE & HILL, 1973) et *Diartiger fossulata* (KISTNER, 1982). Ce comportement défensif est commun à beaucoup d'Insectes.

## 2. Transport du Claviger

Le transport du *Claviger testaceus* est un comportement fréquent, observé par nombre d'auteurs (MÜLLER, 1818; WESMAEL, 1825; WASMANN, 1891; HETSCHKO, 1896; JANET, 1897; ESCHERICH, 1897; SCHMITZ, 1908). WASMANN (1891) signale cependant que le transport du *Cl. testaceus* entre les mandibules des ouvrières est plus rare que celui par phorésie sur le dos des ouvrières, ce qui va à l'encontre de nos observations.

ESCHERICH (1897) et JANET (1897) ont évalué, sans les chiffrer, les fréquences relatives des façons de transporter le *Cl. testaceus*. Leurs conclusions diffèrent parfois des nôtres.

Cependant, en accord avec les anciens auteurs, nous constatons que l'ouvrière transporte le *Claviger* de manière variée. JANET (1897) conclut qu'il n'y a pas, dans les manières dont les Fourmis transportent leur *Claviger*, la même constance que dans la manière dont la Fourmi transporte une de ses congénères.

La présente étude (Tab. 2) montre que le plus souvent le *Claviger* est soulevé, saisi par le prothorax ou par un trichome et orienté dans le même sens que l'ouvrière (64% des transports effectifs). L'observation montre que le transport le plus efficace est celui où le *Claviger* est soulevé, maintenu de part et d'autre des trichomes, tête-bêche (bien qu'il ne constitue que 5 % de l'ensemble de tous les transports). Ainsi transporté, le *Claviger* a les pattes repliées et ne gêne en rien l'ouvrière. Le transport le moins efficace se fait par traction (9% des transports). Le *Claviger* s'accroche alors au sol et plusieurs Fourmis peuvent même le tirer simultanément, dans des directions opposées.

L'environnement immédiat conditionne en partie le mode de transport. Par exemple, l'ouvrière débute son transport par traction lorsque la densité des ouvrières autour du *Claviger* est telle que le transport vers l'avant est impossible. La taille de l'objet conditionne aussi son mode de transport: lorsqu'une proie est suffisamment petite, elle est soulevée et transportée vers l'avant; lorsqu'elle est

trop grosse, elle est tirée.

Le transport entre les mandibules des ouvrières-hôtes a aussi été vu chez *Cl. longicornis* (SCHMITZ, 1908 et observations personnelles: 3 transports par le prothorax et 1 transport par un trichome, le Coléoptère orienté comme l'ouvrière), chez *Adranes taylori* (AKRE & HILL, 1973), et chez *Diartiger fossulata* (KISTNER, 1982). Les modalités n'en sont pas autrement connues.

## 3. Léchage du Claviger

L'interaction la plus courante est le léchage du *Claviger*, particulièrement des trichomes. Le léchage des trichomes a été observé chez *Claviger testaceus* (MÜLLER, 1818; WESMAEL, 1825; HETSCHKO, 1896; ESCHERICH, 1897; WASMANN, 1903; DONISTHORPE, 1927; KRÜGER, 1910), *Cl. duvali* (LESPÈS, 1866, 1868), *Cl. longicornis* (SCHMITZ, 1908 et observations personnelles), *Diartiger fossulata* (KISTNER, 1982) et *Adranes lecontei* (PARK, 1932). Chez *Adranes taylori* ce léchage n'a pas été observé fréquemment (AKRE & HILL, 1973).

Le léchage du reste du corps des *Claviger testaceus*, *Cl. longicornis* et *Adranes taylori* a également été signalé par les auteurs précités.

Nous avons parfois remarqué que lors du léchage d'une larve néonate de *L. flavus*, l'ouvrière enduit d'abord ses pièces buccales de la sécrétion de ses glandes métapleurales (connue, chez d'autres Fourmis, pour contenir des antibiotiques), qu'elle recueille au moyen de ses tarsi antérieurs. Elle lèche ensuite avec application la petite larve. Nous n'avons jamais observé ce comportement lors du léchage du *Claviger*.

Le léchage des pièces buccales du Coléoptère n'a été signalé que chez *Claviger testaceus* (DONISTHORPE, 1927), *Cl. longicornis* (SCHMITZ, 1908) et *A. taylori* (AKRE & HILL, 1973), mais doit exister chez d'autres espèces. Nous avons pu observer que lors du léchage de la bouche de *Cl. longicornis* par l'ouvrière de *L. umbratus*, le Coléoptère paraît frotter sa tête contre celle de l'ouvrière, ainsi que le signale SCHMITZ (1908) à propos de la régurgitation. Mais il nous semble que ce sont les mouvements du labium de l'ouvrière qui font bouger ainsi, d'avant en arrière, la tête du *Claviger longicornis*.

## 4. Morsure du Claviger

Non signalée dans les revues de JANET (1897), DONISTHORPE (1927) et KISTNER (1982), la morsure de l'hôte avait pourtant été observée chez *Claviger testaceus* par ESCHERICH (1897) et chez *Cl. duvali* par LESPÈS (1868: aux trichomes). ESCHERICH avait vu les mouvements de cisaillement des ouvrières aux pattes et aux antennes du Coléoptère, et signalé que les *Claviger* n'en souffrent pas. Nos propres observations chez *Cl. testaceus* nous permettent par contre d'affirmer qu'un cisaillement répété en un même point d'un appendice peut conduire à son amputation. En laboratoire, on observe ainsi qu'un *Claviger* sur 50 (environ) est amputé d'un article d'antenne ou de patte au cours de son séjour dans un nid artificiel. Parmi les *Claviger* récoltés dans la nature, on observe de même qu'un individu sur 30 ou 50 a été amputé d'un article ou d'un morceau d'article de patte ou d'antenne, voire de l'appendice en entier.

Nous avons observé que le *Cl. longicornis* est mordu de manière similaire, et ce même après un séjour d'un mois dans le nid d'observation. Nous avons trouvé dans la nature un exemplaire de cette espèce amputé d'une antenne.

D'un point de vue quantitatif, les morsures courtes ("ponctuelles") et celles qui sont très longues appartiennent à une même population, qui se distribue selon une courbe en "i" (Fig. 3). La différence est qualitative: seules les longues morsures sont accompagnées de mouvements de torsion de la tête. Ces morsures ont l'aspect de celles que l'on voit lors du dépeçage d'une proie.

##### 5. Flexion du gastre

La flexion du gastre de l'ouvrière est rarement observée. Elle n'a été signalée vis-à-vis d'aucune autre Clavigérine vivant chez son hôte habituel (SCHMITZ, 1908 la signale pour *Cl. longicornis* placé chez *Lasius niger* et *L. brunneus*).

##### 6. Régurgitation sur le Claviger

Le *Claviger* ne reçoit de régurgitation que sur les pièces buccales et sur les trichomes. Cette régurgitation ne ressemble pas aux échanges trophallactiques entre ouvrières: lorsqu'une ouvrière régurgite sur le *Claviger*, ses mandibules ne sont que très rarement bien écartées (1.4 à 5.3% des cas), et ses antennes ne touchent que rarement le Coléoptère. Par contre, lorsque deux ouvrières sont impliquées dans une trophallaxie, la donneuse a toujours les mandibules largement écartées et participe à un échange actif d'attouchements antennaires avec la receveuse. Nous ferons paraître prochainement une analyse détaillée des formes de la régurgitation chez *L. flavus*.

La régurgitation sur les pièces buccales a été vue chez *Cl. longicornis* (SCHMITZ, 1908), *Cl. duvali* (LESPÈS, 1868) et, de façon incertaine, chez *Adranes lecontei* (PARK, 1932) et *Diartiger fossulata* (KISTNER, 1982). L'hôte n'a pas été vu régurgiter chez *Adranes taylori* (AKRE & HILL, 1973). La régurgitation sur les trichomes n'a été vue que chez *Cl. testaceus* (ce travail) et *Cl. longicornis* (observation personnelle).

Quant à la stimulation qui déclencherait la régurgitation des ouvrières, WASMANN (1891) indique que *Cl. testaceus* invite l'ouvrière à lui régurgiter en lui léchant la région buccale, tout en attouchant légèrement les côtés de la tête de ses antennes. Dans les deux seuls autres travaux où il parle de ce sujet, WASMANN (1896, 1898) se borne à dire que *Cl. testaceus* utilise ses antennes pour solliciter sa nourriture et que la forme même des antennes du *Claviger* contribue à cet effet (WASMANN, 1898).

SCHMITZ (1906, 1915) signale (mais il ne s'agit probablement pas d'observations personnelles) que *Cl. testaceus* invite les ouvrières à régurgiter au moyen de coups d'antenne énergiques. SCHMITZ (1908) signale que *Cl. longicornis* quémande les ouvrières de son hôte habituel, *Lasius umbratus* au moyen de sa tête qu'il pousse contre le dessous de celle de l'ouvrière, ce qui déclenche le léchage de l'avant-tête et de la bouche du Coléoptère. La Fourmi régurgite à ce moment-là le contenu de son jabot au myrmécophile, qui replie ses antennes en arrière. Le Coléoptère se sert de ses antennes pour réaligner éventuellement la tête de l'ou-

vrière devant la sienne.

SCHMITZ (*op. cit.*) signale aussi que chez *Lasius flavus*, *Cl. longicornis* quémande une régurgitation par des attouchements antennaires. Durant la régurgitation elle-même, ce *Claviger* touche la tête de l'ouvrière de ses antennes, à la façon d'une Fourmi. Chez *L. alienus*, *Cl. longicornis* quémande une régurgitation au moyen de coups d'antennes. Mais durant la régurgitation elle-même, les antennes du Coléoptère sont en arrière. Chez *L. brunneus*, *Cl. longicornis* quémande en poussant le dessous de la tête de l'ouvrière avec sa propre tête, antennes repliées en arrière. Chez *L. niger*, *Cl. longicornis* sollicite l'ouvrière en s'aidant de ses pattes antérieures. Le trop petit nombre d'observations effectuées par SCHMITZ nous empêche de pouvoir considérer comme significatives les différences signalées.

Plus récemment, BRIAN (1977), dans un livre de vulgarisation, signale que "le" *Claviger* (sans préciser l'espèce) sollicite sa nourriture au moyen de ses antennes.

Nos propres observations sur *Claviger testaceus* (plusieurs centaines de régurgitations observées de bout en bout) et *Cl. longicornis* montrent clairement que ces Coléoptères restent absolument passifs dans le processus qui conduit à la régurgitation de l'ouvrière-hôte. Le fait que les ouvrières régurgitent sur les trichomes de ces Psélaphides démontre d'ailleurs suffisamment qu'une stimulation tactile active du *Claviger* n'est pas nécessaire pour déclencher la régurgitation de l'ouvrière. Tout au plus peut-on observer que *Cl. longicornis*, dont les antennes sont effilées et plus mobiles que celles de *Cl. testaceus*, attire l'attention des ouvrières de *L. umbratus* par de fréquents touchers antennaires non précisément dirigés, juste avant la régurgitation. Nous n'avons jamais vu interagir de la sorte *Cl. testaceus*.

Signalons, si besoin est, que le *Claviger testaceus* ne régurgite jamais à la Fourmi-hôte. C'est cependant le cas (unique, semble-t-il) chez le Brenthide *Amorphocephalus coronatus*, qui pratique des échanges réciproques avec les ouvrières de *Camponotus* (LE MASNE & TOROSSIAN, 1965).

Les deux comportements suivants ne sont pas à proprement parler des interactions mais font partie de ce contexte:

##### 7. Toilette individuelle

MÜLLER (1818) avait déjà observé la toilette de l'ouvrière après régurgitation au *Claviger testaceus*. Notre étude n'a permis d'observer que 2 des 3 actes de la toilette observés par WALLIS (1962) chez *Formica fusca* et par nous chez *Lasius flavus* (observations inédites): nettoyage de la tête et de la région anale, mais pas celui des pattes (sinon des tarses avant). Ce sont les régions du corps de l'ouvrière (antennes, tarses avant, pièces buccales et région anale) qui ont été en contact avec le *Claviger* qui sont nettoyées.

##### 8. Repos

L'attitude de l'ouvrière de *Lasius flavus* au repos diffère de celle décrite par WALLIS (1962) pour *Formica fusca*. Chez *L. flavus*, la tête ne repose pas sur le sol et les scapes ne sont pas repliés en arrière.

## B. Le rôle actif est d'abord tenu par le *Claviger*

### 1. Approche de l'ouvrière

*Claviger longicornis* se comporte comme *Cl. testaceus* (observation personnelle).

### 2. Phorésie

A quelques rares exceptions près, les *Claviger testaceus* n'ont été vus chevauchant les ouvrières que lorsqu'il y avait des Fourmis sexués (mâles ou femelles) dans le nid. L'environnement social agit donc sur l'aspect quantitatif des interactions du *Claviger* avec les ouvrières. Cependant, les interactions qui sont le fait des ouvrières ne nous ont pas paru varier avec la composition en castes de la société mise en observation.

D'autres Clavigérines montent activement sur le dos des ouvrières-hôtes: *Cl. longicornis* (SCHMITZ, 1908 et observations personnelles), *Diartiger fossulata* (KISTNER, 1982) et *Adranes taylori* (AKRE & HILL, 1973). Nous avons pu constater que *Cl. longicornis* pratique fréquemment la phorésie sur les ouvrières de *L. umbratus* en l'absence même de tout sexué. Ses pattes, qui sont un peu plus longues que celles de *Claviger testaceus*, lui servent à étreindre le gastre de l'ouvrière, qui accepte, la plupart du temps, d'être chevauchée, contrairement à l'ouvrière de *L. flavus*. *Cl. longicornis* et *L. umbratus* se comportent donc, à cet égard, différemment de *Cl. testaceus* et *L. flavus*.

### 3. Léchage de l'ouvrière

*Claviger longicornis* (observation personnelle), comme *Cl. testaceus*, applique volontiers ses pièces buccales contre le tégument de l'ouvrière, particulièrement durant un transport phorétique.

### 4. Trophocleptie

Tout comme *Cl. testaceus*, *Cl. longicornis* perçoit olfactivement la régurgitation de l'ouvrière-hôte à une congénère, à un sexué, à une larve de Fourmi ou à un autre *Cl. longicornis*. Il cherche alors à coller sa bouche contre celles des deux protagonistes (observations personnelles).

## III. Première interprétation de la fonction des comportements de l'ouvrière

Certaines des unités comportementales de l'ouvrière procurent, d'évidence, des soins au myrmécophile: ce sont le léchage et la régurgitation. Ces comportements de soins sont aussi prodigués aux membres de la société (ouvrières, larves), mais pas nécessairement sous la même forme, ainsi que nous le montrerons dans une série d'articles en préparation.

Par exemple, lorsqu'une ouvrière de *L. flavus* lèche une jeune larve, elle peut s'enduire, au préalable, les pièces buccales de la sécrétion des glandes metapleurales. Chez les Fourmis où elle a été étudiée, cette sécrétion a une fonction anti-

biotique (MASCHWITZ *et al.*, 1970; BEATTIE *et al.*, 1986). L'ouvrière n'a pas ce comportement lorsqu'elle lèche un *Claviger*. Le léchage du Coléoptère par la Fourmi contribue à le débarrasser des particules diverses qui s'accumulent sur ses téguments et qu'il n'est pas capable d'enlever lui-même (observations personnelles sur *Claviger testaceus*, par comparaison avec des individus maintenus isolés; observation de SCHMITZ (1908) sur *Cl. longicornis*). On sait aussi (CAMMAERTS, 1974) que le *Claviger* émet, par de très nombreuses glandes tégumentaires, des sécrétions que les Fourmis perçoivent vraisemblablement lors du léchage. Ces sécrétions contribuent probablement à l'acceptation du Coléoptère dans la société.

Nous montrerons prochainement que l'ouvrière ne régurgite pas sur le *Claviger* de la même façon qu'elle régurgite à un membre de la société. Du point de vue de l'alimentation du *Claviger*, il ne fait cependant aucun doute que le Coléoptère profite de la régurgitation sur ses pièces buccales. La signification, pour le *Claviger*, de la régurgitation sur les trichomes, n'est pas aussi évidente. Il est raisonnable de penser que la régurgitation sur les trichomes est un des mécanismes qui contribuent à l'acceptation du Coléoptère dans la société.

D'autres comportements paraissent être de nature agonistique: ce sont l'approche agressive et la morsure, cette dernière pouvant même conduire à une amputation.

La morsure du *Claviger testaceus* par les ouvrières est une interaction insolite car ce Coléoptère est classiquement considéré comme symphile. Pourtant, la morsure a lieu même lorsque le *Claviger* séjourne avec ses hôtes d'origine, qu'il n'a jamais quittés, ayant été recueilli avec l'ensemble de la société au moyen d'un aspirateur buccal (donc sans avoir été directement manipulé par l'observateur). Nous avons constaté que le *Claviger* continue à être mordu après un séjour prolongé dans cette société, normalement nourrie et apparemment non perturbée.

La signification de certaines unités comportementales paraît ambivalente. C'est le cas pour la morsure, la flexion du gastre et le transport.

La morsure s'observe lors de l'introduction, dans le nid, d'Insectes étrangers aux sociétés de *L. flavus*. Ce comportement défensif de l'ouvrière aboutit à démembrer et éliminer les intrus (observations personnelles). Le comportement de morsure permet, d'autre part, de dépecer les proies destinées aux larves. Les morsures sont alors souvent longues et accompagnées de mouvements de torsion de la tête.

La flexion du gastre peut être accompagnée de l'émission de phéromones d'alarme. Il s'agirait alors d'un comportement agonistique, les substances émises ne pouvant provenir que de la glande à poison ou de la glande de Dufour, puisque les mandibules de l'ouvrière sont toujours jointes lors des flexions (une idée reçue veut que les phéromones des glandes mandibulaires ne sont pas émises lorsque les mandibules sont fermées). Les flexions du gastre peuvent aussi donner lieu à l'émission d'un liquide sans effet apparent sur les ouvrières. Les gouttelettes opalescentes émises alors pourraient être d'origine rectale, à moins qu'il s'agisse d'oeufs trophiques. En effet, chez certaines Fourmis, les oeufs trophiques ont l'aspect de gouttelettes blanchâtres, visqueuses ou fluides (voyez, par exemple, pour les Dolichoderinae: TOROSSIAN, 1959, 1960, 1961). Chez l'ouvrière de *L. flavus* fléchissant le gastre à l'encontre de *Claviger*, la signification de l'émission d'une gouttelette opalescente n'est pas connue. Une hypothèse facile est qu'elle

confèrerait au Coléoptère une odeur familière. Ce comportement n'a pas encore été observé en d'autres circonstances. Les flexions du gastre sans effet comportemental et sans émission visibles pourraient correspondre à des flexions agressives incomplètes ou à l'émission de la substance opalescente en quantité trop petite que pour être vue.

Le transport par l'ouvrière peut amener le *Claviger* sur un tas de larves mais aussi sur un tas de débris formé de fragments de cadavres d'Insectes ou, encore, dans la partie non habitée du nid. Dans ces deux derniers cas, l'ouvrière paraît expulser le *Claviger* du nid. Nous publierons prochainement une étude sur la destination des transports de *Cl. testaceus*.

L'approche, la morsure, la flexion du gastre et le transport sont des unités de comportement de l'ouvrière dont la signification semble dépendre du contexte, de l'état du stimulus (le *Claviger*) et peut-être de la nature et de l'ampleur des motivations de l'ouvrière.

Nos publications ultérieures préciseront le contexte des conduites de l'ouvrière et leur signification pour le *Claviger*. Nous étudierons aussi les mécanismes qui protègent le *Claviger* contre les comportements agonistiques des ouvrières, car si les ouvrières de *L. flavus* occasionnent parfois des blessures aux *Cl. testaceus*, elles ne les tuent habituellement pas.

L'analyse des relations entre le *Claviger testaceus* et la Fourmi *Lasius flavus* aboutira à connaître la place du Coléoptère dans la société, ainsi que les mécanismes impliqués. D'ores et déjà, les présentes observations montrent que le *Claviger* n'est pas aussi intégré dans la société que ne le laisse croire le statut de symphile qui lui a été attribué. Ce concept de symphile devrait d'ailleurs être redéfini, si on juge utile de le maintenir.

#### Remerciements

La présente publication est la première d'une série basée sur les matériaux de ma thèse de doctorat. Je remercie Messieurs les Professeurs J. M. PASTEELS (Bruxelles) et G. LE MASNE (Marseille) pour en avoir examiné le contenu de façon critique, ainsi que Mesdames le Dr M.-C. CAMMAERTS-TRICOT et le Prof. Mélanie LESSEUX pour la lecture finale des parties françaises et anglaise du texte. MM. les Prof. J. H. MICHEL, G. NACHTERGAEL et Mme A. GISQUIÈRE (Séminaire de Philologie Classique, U.L.B.) ont été consultés au sujet du néologisme proposé. M. Peter WOUTERS (Eenheid onderwijskunde, V.U.B.) a contribué au lay-out des tableaux.

Ce travail a été réalisé au cours d'un mandat d'Aspirant du Fonds National belge de la Recherche Scientifique.

#### Références

- AKRE, R. D. & HILL, W. B., 1973. - Behavior of *Adranes taylora*, a myrmecophilous beetle associated with *Lasius sikaensis* in the Pacific Northwest (Coleoptera: Pselaphidae; Hymenoptera: Formicidae). *J. Kans. ent. Soc.* 46: 526-536.  
BEATTIE, A. J., TURNBULL, C. L., HOUGH, T. & KNOX, R. B., 1986. - Antibiotic Production: A Possible Function for the Metapleural Glands of Ants (Hy-

- menoptera: Formicidae). *Ann. ent. Soc. Am.* 79: 448-450.  
BRIAN, M. V., 1977. - *Ants*. The New Naturalist. Collins (ed), London, 223 pp.  
CAMMAERTS, R., 1974. - Le système glandulaire tégumentaire du Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus* PREYSSLER, 1790 (Pselaphidae). *Z. Morph. Tiere.* 77: 187-219.  
CAMMAERTS, R., 1987. - Le statut social du Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus*. Thèse de doctorat, U.L.B., 553 pp.  
DONISTHORPE, H., 1927. - *The guests of British ants, their habits and life-histories*. Routledge and Sons, London, XXIII + 244 pp.  
ESCHERICH, K., 1897. - Ueber einige Ameisengäste. *Ent. Nachr. Berlin* 23: 21-25.  
HETSCHKO, A., 1896. - Zur Biologie von *Claviger testaceus* PREYSSL. *Berl. ent. Z.* 41: 45-50.  
HÖLLDOBLER, B., 1967. - Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. I. Das Gastverhältnis der *Atemeles*- und *Lomechusa*-Larven zu *Formica* (Hym. Formicidae). *Z. vergl. Physiol.* 56: 1-21.  
HÖLLDOBLER, B., 1970. - Zur Physiologie der Gast-Wirt-Beziehungen (Myrmecophilie) bei Ameisen. II. Das Gastverhältnis des imaginalen *Atemeles pubicollis* BRIS. (Col. Staphylinidae) zu *Myrmica* und *Formica* (Hym. Formicidae). *Z. vergl. Physiol.* 66: 215-250.  
HÖLLDOBLER, B., 1973. - Zur Ethologie der Chemischen Verständigung bei Ameisen. *Nova Acta Leopoldina* 37: 259-292.  
HOWARD, R. W., MC DANIEL, C. A. & BLOMQUIST, G. J., 1980. - Chemical Mimicry as an Integrating Mechanism: Cuticular Hydrocarbons of Termitophile and its Host. *Science* 210: 431-433.  
JACQUELIN-DUVAL, C., 1849. - (Note sur les moeurs de *Claviger testaceus*). *Ann. Soc. ent. Fr. sér. 2: LXXII-LXXIII*.  
JANET, Ch., 1896. - Sur les rapports des Lépismites myrmécophiles avec les Fourmis. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris 122: 799-782.  
JANET, Ch., 1897. - Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Note 14. Rapports des animaux myrmécophiles avec les Fourmis. Ducourtieux, Limoges, 99 pp.  
KISTNER, D. H., 1982. - The Social Insects' Bestiary. In: *Social Insects*, H. R. HERMANN ed. Academic Press, N.Y. Vol III: 1-244.  
KRÜGER, E., 1910. - Beiträge zur Anatomie und Biologie des *Claviger testaceus* PREYSS. *Z. wiss. Zool.* 95: 327-381.  
LE MASNE, G. & TOROSSIAN, Cl., 1965. - Observations sur le comportement du Coléoptère myrmécophile *Amorphocephalus coronatus* GERMAR (Brenthidae) hôte des *Camponotus*. *Insectes Soc.* 12: 185-194.  
LESPÈS, Ch., 1866. - Les Fourmis. *Revue Cours scient. Paris* 3: 257.  
LESPÈS, Ch., 1868. - (Note relative aux moeurs de divers *Claviger*). *Anns Soc. ent. Fr. sér. 4, t. 8: XXXVIII-XXXIX*.  
MASCHWITZ, U., KOOB, K. & SCHILDKNECHT, H., 1970. - Ein Beitrag zur Funktion der Metathoracaldrüse der Ameisen. *J. Insect Physiol.* 16: 387-404.  
MÜLLER, P. W. J., 1818. - Beiträge zur Naturgeschichte der Gattung *Claviger*. *Magazin Ent. (Germar)* 3. Band: 57-112.  
PARK, O., 1932. - The myrmecocoles of *Lasius umbratus mixtus aphidicola* WALSCH. *Ann. ent. Soc. Am.* 25: 77-88.  
SCHMITZ, H., 1906. - Das Leben der Ameisen und ihre Gäste. *Naturwissen-*

- schaftliche Jugend und Volksbibliothek Regensburg* 35: 191 pp.
- SCHMITZ, H., 1908. - *Claviger longicornis* MÜLL., sein Verhältnis zu *Lasius umbratus* und seine internationalen Beziehungen zu anderen Ameisenarten. *Z. wiss. Insektbiol.* 4: 84-87, 109-116, 180-184.
- SCHMITZ, H., 1915. - Die Nederlandsche Mieren en haar Gasten. *Jaarb. natuurrh. Genoot. Limburg*: 93-238.
- TOROSSIAN, Cl., 1959. - Les échanges trophallactiques proctodeaux chez la fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* (Hyménoptère - Formicoidea). *Insectes Soc.* 6: 369-374.
- TOROSSIAN, Cl., 1960. - Les échanges trophallactiques proctodéaux chez la fourmi: *Tapinoma erraticum*. *Insectes Soc.* 7: 171-174.
- TOROSSIAN, Cl., 1961. - Les échanges trophallactiques proctodeaux chez la fourmi d'Argentine: *Iridomyrmex humilis* (Hym. Form. Dolichoderinae). *Insectes Soc.* 8: 189-191.
- VANDER MEER, R. K. & WOJCIK, D. P., 1982. - Chemical Mimicry in the Myrmecophilous Beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science* 218: 806-808.
- WALLIS, D. I., 1962. - Behaviour patterns of the ant *Formica fusca*. *Anim. Behav.* 10: 105-111.
- WASMANN, E., 1891. - Eine neue Clavigeride aus Madagaskar (*Rhynchoclaviger Cremastrogastris*) mit einiger vergleichende biologischen Bemerkungen. *Stettin. ent. Ztg.* 52: 3-10.
- WASMANN, E., 1896. - Die Myrmekophilen und Termitophilen. *C. r. Séanc. 3ième Congr. int. Zool.*, Leyde (1895): 411-440.
- WASMANN, E., 1898. - Die Gäste der Ameisen und Termiten. III. *Z. Ent.* 3: 145-149, 161-164, 179-181, 195-197, 209-211, 225-227, 243-246.
- WASMANN, E., 1903. - Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen. III Spezieller Teil. *Biol. Zbl.* 23: 195-207.
- WASMANN, E., 1923. - Die Larvenernährung bei den Ameisen und die Theorie der Trophallaxis. *Mem. Accad. pont. Nuovi Lincei*, ser. 2, t. 6: 67-87.
- WESMAEL, C., 1825. - Sur les moeurs du *Claviger testaceus*. *Encycl. méth. Hist. Nat. Entomol.*, Panckouke, Paris. X: 223.
- WILSON, E. O., 1971. - *The Insect Societies*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., IX + 548 pp.

**A propos d'une nouvelle espèce de  
Quedius Stephens, 1832  
découverte en Belgique  
(Coleoptera, Staphylinidae, Staphylininae)**

Didier DRUGMAND<sup>1</sup> & Hubert BRUGE<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Département d'Entomologie, rue Vautier 29, B-1040 Bruxelles, Belgique.

<sup>2</sup> Université libre de Bruxelles, Laboratoire de Biologie animale et cellulaire, CP 160, Avenue Fr. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles, Belgique.

**Résumé**

*On décrit une nouvelle espèce de Quedius STEPHENS découverte en Belgique: Q. (Sauridus) merlini sp.n. Cette nouvelle espèce est comparée à une espèce affine: Q. (Sauridus) paralimbatus COIFFAIT. Les édéages de ces deux Quedius sont figurés. Quelques rectifications sont également apportées à la description originale de Q. paralimbatus.*

**Abstract**

*Description of a new species of Quedius STEPHENS discovered in Belgium: Q. (Sauridus) merlini sp.n. This new species is compared to a close species: Q. (Sauridus) paralimbatus COIFFAIT. The aedeagi of this two Quedius are figured. Some rectifications to the original description of Q. paralimbatus are also given.*

Le genre *Quedius* réunit des espèces qui montrent souvent une biologie particulière: certaines, brachyptères et lucifuges, fréquentent l'humus des forêts caducifoliées de plaine ou d'altitude; d'autres, microcavernicoles sont endoxyles ou troglodytes, voire même carrément nidicoles.

Dans ce genre plus que dans d'autres, l'usage de techniques de récolte inhabituelles, tels certains types de piégeage peut donc conduire à des captures inattendues et particulièrement intéressantes.

Ainsi, la pose de pièges suspendus - type Klein et Lundgren - appâtés à l'aide de diverses phéromones de Scolytes, a permis de récolter au cours de la saison 1986 dans une forêt des Ardennes belges, 122 espèces différentes de Staphylinidae dont quatre étaient nouvelles pour la faune belge. L'une de celles-ci s'est révélée nouvelle pour la science.