

- LINDROTH, C. H., 1948. - Notes on the ecology of Laboulbeniales. *Svensk Botanisk Tidskrift* 42: 34-40.
- MAJEWSKI, T., 1973. - Rare and new Laboulbeniales from Poland III. *Acta Mycol.* 9: 111-124.
- MIDDELHOEK, A., 1943a. - Laboulbeniaceae in Nederland. *Nederl. Kruidk. Arch.* 53: 86-115.
- MIDDELHOEK, A., 1943b. - Enige nieuwe Laboulbeniales voor ons land. *Fungus* 14: 57-59.
- MIDDELHOEK, A., 1943c. - Enige nieuwe Laboulbeniales voor ons land. *Fungus* 14: 71-72.
- MIDDELHOEK, A., 1943d. - Parasitaire keverschimmels uit Zuid-Limburg. *Natuurhist. Maandbl.* 32: 58-60.
- MIDDELHOEK, A., 1947. - Laboulbeniaceae in Nederland II. *Nederl. Kruidk. Arch.* 54: 232-239.
- MIDDELHOEK, A., 1949. - Laboulbeniaceae in Nederland III. *Nederl. Kruidk. Arch.* 56: 249-260.
- PICARD, F., 1917. - Sur quelques Laboulbeniales d'Europe. *Bull. Sci. France Belg.* 50: 440-460.
- ROSSI, W. & CESARI ROSSI, G., 1978. - Contributo alla conoscenza delle Laboulbeniali (Ascomycetes) parassite di Stafilinidi italiani (Insecta, Coleoptera). *Giorn. Bot. Ital.* 112: 63-74.
- SANTAMARÍA, S. & GIRBAL, J., 1987. - Contribución al conocimiento de los Laboulbeniales (Ascomycotina) ibéricos. *Anales Jard. Bot. Madrid* 44: 11-22.
- SCHELOSKE, H. W., 1969. - Beiträge zur Biologie, Ökologie und Systematik der Laboulbeniales (Ascomycetes) unter besonderer Berücksichtigung des Parasit-Wirtverhältnisses. *Parasitol. Schriftenreihe* 19: 1-176.
- SIEMASZKO, J. & SIEMASZKO, W., 1932. - Owadorosty polskie i palearktyczne 2 (Laboulbeniales polonici et palaeartici 2). *Polskie Pismo Entomol.* 10: 149-188.
- SPEGAZZINI, C., 1914. - Primo contributo alla conoscenza delle Laboulbeniali italiani. *Redia* 10: 21-75.
- SPEGAZZINI, C., 1915. - Segunda contribución al conocimiento de las Laboulbeniales italianas. *An. Mus. Nac. His. Nat. Buenos Aires* 27: 37-74.
- STADELMANN, M. & POELT, J., 1962. - Zur Kenntnis der mitteleuropäischen Laboulbeniales. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 35: 120-132.
- TAVARES, I., 1985. - Laboulbeniales. *Mycologia Memoir* 9: 1-627.
- THAXTER, R., 1896. - Contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae, Part I. *Mem. Am. Acad. Arts Sci.* 12: 187-429.
- THAXTER, R., 1908. - Contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae, Part II. *Mem. Am. Acad. Arts Sci.* 13: 217-469.
- THAXTER, R., 1931. - Contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae, Part V. *Mem. Am. Acad. Arts Sci.* 16: 1-436.

#### Addendum (January 1992)

*Monoicomyces californicus* (TH.) THAXTER was recently placed in synonymy with *M. invisibilis* THAXTER by SANTAMARIA, S., BALAZUC, J. & TAVARES, I. (1991), Distribution of European Laboulbeniales (Fungi; Ascomycotina) an annotated list of species. *Treballs de l'Institut Botanic de Barcelona XIV*: 1-123.

## Interactions comportementales entre la Fourmi *Lasius flavus* (Formicidae) et le Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus* (Pselaphidae). II. Fréquence, durée et succession des comportements des 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). II. Frequency, Duration and Sequence of the Workers' Behaviours.*

Licking and biting are the most frequent behaviours of the *Lasius flavus* workers towards the guest beetle, *Claviger testaceus*. These behavioural units, together with regurgitation, take up most of the workers' time. Taking into consideration the small surface they occupy, the mouthparts and trichomes are the beetle's body parts which are the most involved. The licking and biting of these parts appear to be due to the secretion of the myrmecophile's labral and Wasmann glands.

The duration of the licking of the various parts of the *Claviger*'s body, where no multiple glands emerge, significantly correlates with the number of isolated type B glandular units in the licking area. The secretion of these glands probably induces the worker's licking behaviour.

The workers' behaviours follow each other in a probabilistic way. The statistical significance of their transitions suggests their immediate causality: biting follows licking; the workers transport the *Claviger* after having bitten it; the flexion of the gaster towards the *Claviger* follows the biting of the trichomes; the workers' regurgitation onto the *Claviger* occurs only after the licking of the beetle's mouthparts or trichomes, thus suggesting the releasing role of the secretions of the labral and Wasmann glands. The frequency of the workers' self-grooming activity increases after regurgitation. When there is a rest period it follows self-grooming and indicates the end of an interaction sequence.

The duration of the licking of the *Claviger*'s mouthparts does not influence the nature of the worker's subsequent behaviour and does not correlate with the duration of subsequent regurgitations. However, the regurgitation rate (the ratio of the number of regurgitations to the number of licking sessions on mouthparts or trichomes), measured during a relatively long period of time, is sufficiently stable to allow eva-

uation of the effectiveness of the licking as a regurgitation releaser.

The total duration of interactions with the Claviger does not influence their sequence.

There is a link between the nature of the behaviours and the time interval separating them. The lack of a delay in the occurrence of a behaviour would indicate the fact that the latter is a reflex response to the preceding behaviour, acting as a releaser (i.e. the regurgitation following the licking of the mouthparts).

Brief bites often occur without interruption, each bite identical to the others. The numbers of repetitions of bites of trichomes are distributed with a constant reduction of their frequency, which means that the probability of occurrence of each bite is totally dependent on the probability of the preceding bite. We suggest that the number of repetitions of bites would be a function of the aggressiveness of the worker.

The workers behave more aggressively when in contact with the trichomes than when in contact with the remaining surface of the beetle's body. It is hypothesized that both the secretion of the Wasmann glands associated with the trichomes and that of the isolated type A glandular units of the remaining beetle's body surface may increase the worker's aggressiveness, while the secretion of the isolated type B units, also from the remaining surface, may inhibit it.

The workers' behaviour with the Claviger depends on their social function and their age. The nurses interact little with the Claviger and do not regurgitate onto it. The aged workers are the most aggressive.

#### Résumé

Les léchages et les morsures sont les comportements les plus fréquents des ouvrières de *Lasius flavus* envers le Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus*. Ces unités de comportement sont, avec les régurgitations, celles qui occupent les ouvrières le plus longtemps. Compte tenu de leur surface restreinte, les pièces buccales et les trichomes sont les régions du corps du Coléoptère les plus concernées, les léchages et morsures observés au contact de ces endroits paraissant être dus à la sécrétion des glandes labrales et de Wasmann du myrmécophile.

La durée du léchage des divers endroits du corps du Claviger où n'aboutissent pas de glandes multiples est significativement corrélée au nombre d'unités glandulaires tégumentaires isolées de type B qui y débouchent. La sécrétion de ces glandes déclenche donc probablement le léchage par l'ouvrière.

Les comportements des ouvrières se succèdent de façon probabiliste. Leur causalité immédiate est suggérée par le degré de signification statistique des transitions: les morsures font suite aux léchages; les ouvrières transportent le Claviger après l'avoir mordu; le recourbement du gastre contre le Claviger suit la morsure des trichomes; la régurgitation des ouvrières sur le Claviger ne survient qu'à la suite du léchage des pièces buccales ou des trichomes du Coléoptère, ce qui suggère le rôle déclencheur des sécrétions des glandes labrales et de Wasmann. La fréquence de l'activité de toilette des ouvrières augmente après la régurgitation. Le repos, quand il existe, suit la toilette. Il termine, ipso facto, une séquence d'interactions.

La durée du léchage des pièces buccales du Claviger n'a pas d'influence sur la nature du comportement suivant de l'ouvrière et n'est pas corrélée avec la durée des régurgitations subséquentes. Cependant, le taux de régurgitations (le nombre de régurgitations par rapport au nombre de léchages des pièces buccales ou des trichomes), mesuré sur une période de temps assez longue, est suffisamment stable pour évaluer

l'efficacité du léchage en tant que déclencheur de la régurgitation qui suit.

La durée totale des interactions avec le Claviger n'influence pas leur déroulement.

Il y a un lien entre la nature des comportements et l'intervalle de temps qui les sépare. L'absence de délai dans l'apparition d'un comportement traduirait le fait que celui-ci est une réponse réflexe au déclencheur que constitue le comportement précédent (ex.: la régurgitation à la suite du léchage des pièces buccales).

Les morsures courtes se répètent souvent de façon ininterrompue et identiques à elles-mêmes. Les nombres de répétitions de morsures des trichomes sont distribués avec une diminution constante de leur fréquence, ce qui signifie que la probabilité d'effectuer une morsure des trichomes à la suite d'une autre ne dépend que de la probabilité d'effectuer la morsure précédente. Nous suggérons que le nombre de morsures répétées dans une suite serait fonction de la tension agressive de l'ouvrière.

Les ouvrières sont plus agressives au contact des trichomes qu'au contact du reste du corps du Coléoptère. Il est supposé que la sécrétion des glandes de Wasmann, associées aux trichomes, ainsi que celle des unités glandulaires tégumentaires isolées de type A, du reste de la surface du corps, pourraient stimuler l'agressivité de l'ouvrière, tandis que la sécrétion des unités isolées de type B, également présente à la surface du reste du corps, pourrait l'inhiber.

Le comportement des ouvrières avec le Claviger dépend de leur fonction sociale et de leur âge. Les ouvrières nourrices interagissent peu avec le Claviger et ne lui régurgitent pas. Les ouvrières âgées sont les plus agressives.

#### Introduction

Le Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus* possède de nombreuses glandes tégumentaires (CAMMAERTS, 1974) dont les sécrétions sont vraisemblablement perçues par son hôte, *Lasius flavus*. Les glandes du Claviger qui pourraient intervenir dans les relations avec l'hôte sont de volumineuses glandes multiples qui débouchent à la surface des pièces buccales (glandes labrales), dans la région des trichomes latérodorsaux (glandes de Wasmann) et à la partie antérieure de la cuvette tergaire (glandes médiotergales), ainsi que des unités glandulaires isolées (de type A et B), qui libèrent leurs sécrétions entre les soies des trichomes mais aussi à la surface non spécialisée du corps du Coléoptère.

Nous recherchons l'impact de ces sécrétions sur le comportement des ouvrières. L'observation en continu des comportements d'une ouvrière envers les différentes parties du corps d'un Claviger nous donne la fréquence de ces comportements, leur durée et l'ordre dans lequel ils se succèdent. L'analyse du rapport existant entre ces données éthologiques et la répartition des différentes glandes tégumentaires du Claviger peut suggérer la causalité des réactions de l'ouvrière et conduire à une première interprétation de la fonction du système glandulaire tégumentaire du myrmécophile.

Nous venons de dresser l'éthogramme des interactions comportementales entre les ouvrières de *Lasius flavus* et le Claviger testaceus (CAMMAERTS, 1991). Nous y avons montré que les ouvrières réagissent au Claviger par différentes unités de comportement. Ces unités sont l'approche, le léchage (L), la morsure (M), la régurgitation de nourriture (R), le transport (T) et la flexion du gastre (F). Dans ce contexte d'interactions, les ouvrières peuvent aussi faire leur toilette individuelle (N: "nettoyage"), se reposer ou avoir un comportement de signification non défini.

nie. Afin de mettre le comportement de l'ouvrière en rapport avec le système glandulaire tégumentaire du myrmécophile, nous distinguerons le léchage des pièces buccales (LB), des trichomes (LT) et des autres parties du corps du *Claviger* (LA: "ailleurs") ainsi que les morsures des trichomes (MT) et celles des autres parties du corps (MA: "ailleurs"). L'ouvrière ne peut mordre les pièces buccales du *Claviger*, à cause de leur conformation effacée.

Etant donné le but poursuivi, nous conviendrons ici que les interactions d'une ouvrière avec un *Claviger* commencent par le premier comportement qui suit l'approche. Toutes les ouvrières observées abordent le *Claviger* sans rien transporter, sortant du repos, de leur toilette individuelle ou d'une activité de signification non définie.

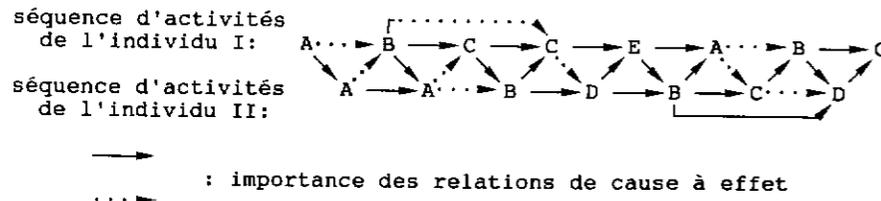
Le passage d'une unité de comportement à la suivante forme une *transition* simple. Deux unités comportementales successives sont séparées par un *intervalle* de durée nulle ( $t=0$ ) ou non nulle ( $t>0$ ). Un intervalle de durée non nulle constitue un *décalage*, durant lequel le comportement de l'ouvrière n'a aucune signification définie. L'ouvrière est alors relativement inactive et reste à proximité immédiate du *Claviger*, en le touchant des antennes ou d'une patte ou encore, sans être en contact avec lui (CAMMAERTS, 1991).

Nous définissons une *séquence d'activités* comme l'ensemble des événements comportementaux (avec les intervalles) réalisés par un individu, dans leur ordre chronologique. La séquence d'activités s'identifie donc à l'enregistrement ininterrompu du comportement d'un individu.

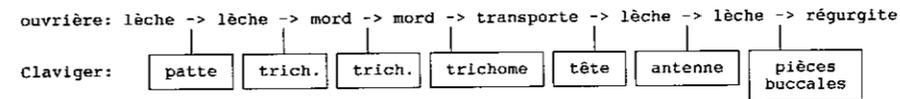
Jusqu'à présent, seul ESCHERICH (1897) a décrit une séquence d'activités d'ouvrière de *L. flavus* en interaction avec un *Cl. testaceus*: l'ouvrière s'arrête devant le Coléoptère, léche les trichomes, les poils du thorax, de la tête et des antennes de celui-ci, le saisit, le transporte, le dépose, le léche, le retransporte, etc. ESCHERICH en conclut: "elle (l'ouvrière) fait songer à l'os que transporte et retransporte le chien jusqu'au moment où il a trouvé un endroit pour en jouir". Cette observation ne peut évidemment être retenue pour une étude de la causalité des comportements de l'ouvrière.

Il est utile de développer ici ce qu'est une succession d'interactions entre deux individus.

Lorsque deux individus (I et II) interagissent, chacun d'eux peut accomplir une séquence de comportements A, B, C, ... L'apparition d'un comportement donné peut être induite par un comportement du partenaire et/ou par l'accomplissement préalable d'un comportement par l'individu lui-même. Les relations entre les comportements des deux individus peuvent être représentées comme suit:



Dans le cas particulier des interactions de l'ouvrière de *L. flavus* avec le *Cl. testaceus*, le Coléoptère tient un rôle essentiellement passif. La seule façon dont le comportement du *Claviger* peut influencer celui de l'ouvrière réside dans les déplacements éventuels du Coléoptère. Lors des interactions avec l'ouvrière, ces déplacements sont nuls ou négligeables (pas plus d'un demi-millimètre par seconde). Si le *Claviger* se déplace, il rompt le contact avec la Fourmi. On peut donc considérer que la réaction de l'ouvrière vis-à-vis du Coléoptère résulte primordialement de la perception des sécrétions recouvrant les téguments du myrmécophile. Ceci peut être schématisé comme dans l'exemple théorique suivant:



Ce schéma peut être réduit aux seuls comportements de l'ouvrière: LA → LT  
MT → MT → T → LA → LB → R.

#### Matériel et méthodes

#### Observations

Dans un nid artificiel tel qu'il est décrit dans CAMMAERTS (1991), contenant environ 1000 ouvrières d'âges divers mais pas de reine, un seul *Claviger* est introduit à la fois. Pour ce faire, il est sorti de sa boîte de Petri individuelle au moyen d'une pince souple et lâché au-dessus de l'orifice d'humidification du couvercle du nid.

Durant les 10 premières minutes de son introduction dans le nid, le *Claviger* parcourt activement l'espace qui lui est offert et est perçu par un grand nombre d'ouvrières d'âge moyen, voire très âgées (âge estimé par leur degré de pigmentation). Ces ouvrières, alertées et parfois agressives (elles présentent une attitude de menace), accomplissent rarement plus d'une interaction avec lui.

Après cette période de transition, le *Claviger* chemine beaucoup moins et est entouré de façon quasi permanente d'une à trois ouvrières, parfois davantage, plus calmes et d'âge généralement moyen. Après quelques heures, le *Claviger* finit par se retrouver sur un tas de larves, auprès d'ouvrières nourrices (jeunes) qui ne s'occupent guère de lui, ou encore sur un tas de détrit. Nous avons donc limité nos observations entre le premier quart d'heure et la troisième heure suivant l'introduction du myrmécophile dans le nid. Durant cette période on constate, à leurs particularités morphologiques, que ce sont souvent les mêmes 20 ou 30 ouvrières d'âge moyen qui interagissent avec le *Claviger*.

Nos résultats proviennent principalement de l'observation, une à une, de 98 ouvrières d'âge moyen ayant interagi avec 12 *Claviger* autrement que par de simples contacts antennaires (*série d'observations a*). Ces observations ont trait à plusieurs sociétés et ont duré au total 20564 sec (soit près de 6 heures).

Nos résultats proviennent aussi d'observations indépendantes, effectuées cette

fois-ci sur l'ensemble des ouvrières (toujours d'âge moyen) qui interagissent (éventuellement en même temps) pendant une période donnée avec un *Claviger*. La durée totale de cette série d'observations *b* est de 16787 sec (soit près de 5 heures).

Des observations supplémentaires et partielles (notamment les séries  $D_1$ ,  $D_2$ ,  $H$  et  $I$  du tableau 4) les complètent.

#### Enregistrement en continu des interactions comportementales

Au moyen d'un magnétophone on enregistre verbalement la succession et la durée des comportements d'une seule ouvrière à la fois pendant tout le temps que durent ses interactions avec un *Claviger* (série *a*). Cet enregistrement est ensuite transcrit, sous forme d'une ligne transitant entre plusieurs canaux, sur un rouleau de papier défilant à 1mm/sec et délivré par un enregistreur électrique d'activité (Bettendorf S.A., Bruxelles).

La même technique a été utilisée pour enregistrer, en continu, la durée des léchages de différentes parties de la surface générale du corps d'un *Claviger* par l'ensemble des ouvrières interagissant (éventuellement en même temps) avec ce Coléoptère (série *b*).

#### Analyse de la succession des comportements

La succession des comportements des ouvrières avec le *Claviger* est reportée dans un tableau à deux entrées (matrice), incluant toutes les séquences d'activités des ouvrières de la série d'observations *a* (Tab. 3).

Pour des raisons pratiques et en accord avec certains auteurs (par ex. SLATER, 1973), on utilisera ici le terme de *probabilité* pour désigner des fréquences relatives, qui ne sont que l'estimation de probabilités qui, rigoureusement, devraient être les passages à la limite de fréquences relatives.

La succession des comportements observés (Tab. 3) peut être décrite au moyen des probabilités simples de leurs transitions (probabilités d'existence, aussi appelées probabilités d'occurrence). Ceci n'a que peu d'intérêt car on se borne à normaliser les nombres de transitions. Il est préférable d'utiliser les probabilités conditionnelles, qui expriment quelle fraction des transitions débutant par un comportement donné conduit à un autre comportement spécifique.

Dans le présent travail on recherche la causalité des comportements plutôt que leur conséquence. On décrira dès lors la succession de comportements au moyen des probabilités conditionnelles rétrospectives, aussi appelées probabilités des causes. Alors que la probabilité conditionnelle prospective répond à la question "sur 100 transitions qui partent de A, combien y en a-t-il qui aboutissent à B?", la probabilité conditionnelle rétrospective,

$$\bar{p}B/A = p(A \rightarrow B)/pB,$$

permet de répondre à la question: "sur 100 transitions qui aboutissent à B, combien y en a-t-il qui proviennent de A?".

Cependant, une description basée sur les probabilités conditionnelles des transi-

tions conduit souvent à des interprétations erronées de l'importance de ces transitions. En effet, lorsque le second comportement (B) d'une transition est rare par rapport au premier (A), la probabilité conditionnelle théorique de la transition  $A \rightarrow B$  sera faible, même si B ne peut provenir que de A. La probabilité de la transition inverse  $B \rightarrow A$  sera plus élevée, même si B n'aboutit qu'aléatoirement à A. De plus, si pour la clarté d'un diagramme séquentiel (*flow-diagram*) on n'y introduit pas les probabilités inférieures à une certaine valeur, il est fréquent qu'aucune transition n'aboutisse à un comportement rare dont on ne voit plus, dès lors, d'où il peut provenir (SLATER, 1973). L'établissement d'un diagramme des probabilités conditionnelles des transitions est pourtant fort utile, car il permet de visualiser les dimensions relatives de certaines transitions pour autant que les probabilités d'occurrence des comportements eux-mêmes y soient indiquées.

Une probabilité conditionnelle élevée n'est donc pas garante d'un lien significatif entre les comportements. C'est pourquoi l'ordre dans lequel se suivent les comportements est étudié en comparant la matrice des nombres  $O_{ij}$  de transitions observées à la matrice des valeurs théoriques moyennes  $E_{ij}$  que l'on obtiendrait si ces comportements se suivaient dans un ordre aléatoire (chaîne de Markov d'ordre zéro, encore appelée processus de Bernouilli). Ces valeurs théoriques  $E$  s'obtiennent par la relation:

$$E_{ij} = \frac{\sum_i O_{ij} \sum_j O_{ij}}{T}$$

dans laquelle  $\sum_i O_{ij}$  est la somme des transitions commençant par le comportement *i* donné,  $\sum_j O_{ij}$  est la somme des transitions finissant par le comportement *j* donné et  $T$  est le grand total de la matrice.

Néanmoins, la signification des résultats d'une telle analyse peut être entachée d'une certaine suspicion. Chaque transition contribuant à l'établissement du grand total, le critère choisi pour définir un comportement influencera les valeurs théoriques de toutes les cases de la matrice (SLATER & OLLASON, 1972). Chaque transition participe aussi à l'établissement du total partiel de la colonne et de la rangée qui lui correspondent et influence ainsi les valeurs théoriques des autres cases de ces mêmes colonne et rangée, même si le grand total reste inchangé.

Ces sources d'erreurs sont amplifiées à l'extrême lorsque la matrice contient des transitions homogènes (ex.  $A \rightarrow A$ ), dont les limites sont toujours fort arbitraires. C'est pourquoi nous avons supprimé la diagonale descendante de la matrice, ainsi que le suggèrent SLATER & OLLASON (1972) et SLATER (1973). La matrice théorique des comportements qui se succéderaient dans un ordre aléatoire est alors calculée, sur ordinateur, selon la méthode itérative de GOODMAN (1968).

La comparaison des effectifs observé et théorique de chaque case constitue une approche partielle, mais bien plus fine, d'une analyse de chaînes de Markov appliquée à l'ensemble de la matrice. Pour être valable, cette comparaison exige le respect de deux contraintes propres à l'analyse globale d'une matrice (cf. SLATER, 1973). Ces contraintes sont:

a) tous les comportements doivent être considérés, sans regroupement. Leur niveau d'organisation peut être, indifféremment, celui d'unités de comportement, d'actes ou même de composantes élémentaires (nomenclature adoptée dans CAMMAERTS, 1991). Un découpage fin ne s'avère cependant pas utile pour le problème étudié ici.

b) le système étudié doit être homogène au cours du temps et d'une séquence à l'autre, c'est-à-dire que les lois qui régissent la succession des comportements doivent être partout les mêmes. Mais, contrairement à ce que la plupart des auteurs exigent, le système ne doit pas être stationnaire (CHATFIELD, 1973), condition qui imposerait aux probabilités d'apparition des événements (comportements ou transitions) de ne pas varier au cours du temps.

Nous avons vérifié l'homogénéité, au cours du temps, de chaque séquence d'activités, en effectuant des tests  $X^2$  non paramétriques entre les probabilités conditionnelles des transitions de morceaux aussi petits que possible de ces séquences (la taille de ces sous-séquences est limitée par le nombre de données nécessaires pour établir un test  $X^2$ ).

L'homogénéité entre les différentes séquences d'activités a été vérifiée en établissant la distribution des probabilités conditionnelles de leurs principales transitions. On écarte d'office les séquences d'activités de moins de 5 comportements, car les probabilités de leurs transitions dérivent alors vers des valeurs extrêmes. Si la distribution n'apparaît pas clairement multimodale, on admet que les séquences d'activités sont homogènes entre elles.

Le problème statistique posé est de savoir en quelle mesure l'effectif  $O$  trouvé dans une case peut-être rapporté à un échantillon binomial dont l'espérance mathématique est  $E$ .

La comparaison de la valeur  $O$  et de sa valeur correspondante  $E$ , se fait au départ de tableaux de la forme:

(1)	$O$	$E$
(2)	$\Sigma_j O - O$	$\Sigma_j E - E$
$\Sigma$	$\Sigma_j O$	$\Sigma_j E$

avec:  
 $O$  = effectif observé  
 $E$  = effectif théorique  
 $p = E/Nb$   
 $q = 1 - p$   
 $Nb = \Sigma_j O = \Sigma_j E$  = somme des valeurs de la colonne considérée (tenant compte du sens de lecture du tableau 3)

Puisque notre objectif est de rechercher la *causalité* des comportements de l'ouvrière,  $Nb$  désignera le nombre de transitions qui se terminent par le même comportement que la transition étudiée.

La différence  $O - E$  est testée, selon la taille des effectifs, au moyen de la distribution d'échantillonnage binomiale ou au moyen des distributions approchées normale ou de Poisson.

Ainsi, si  $Nb < 25$ , on calcule la probabilité associée à  $O$  ou à des valeurs davantage extrêmes, au moyen de la loi binomiale:

$$\text{pour } O < E, P(r \leq O) = \sum_{r=0}^O \binom{Nb}{r} p^r q^{Nb-r}$$

$$\text{pour } O > E, P(r \geq O) = \sum_{r=0}^{Nb} \binom{Nb}{r} p^r q^{Nb-r}$$

$$\text{avec } \binom{Nb}{r} = Nb! / r! (Nb-r)!$$

Si  $Nb > 25$  et  $E \geq 5$ , la variable normale réduite (0,1):

$$Z = (|O - E| - 0.5) / \sqrt{Eq}$$

donne, par lecture directe dans la table des valeurs normales réduites, la probabilité associée à  $O$  ou à des valeurs davantage extrêmes. Le test  $X^2$  lui est substituable.

Si l'échantillon se caractérise plutôt par  $Nb \geq 20$  et  $p < 0.033$  (HELLER, 1974) ou  $Nb > 50$  et  $p < 0.10$  (GRAIS, 1977), la distribution d'échantillonnage obéira approximativement à la loi de Poisson, et les probabilités associées à  $O$  ou à des valeurs davantage extrêmes sont données par:

$$\text{pour } O < E, P(r \leq O) = \sum_{r=0}^O (E^r / r!) e^{-E}$$

$$\text{pour } O > E, P(r \geq O) = \sum_{r=0}^{Nb} (E^r / r!) e^{-E}$$

L'interprétation des résultats d'une étude d'inférence statistique appelle deux remarques:

La probabilité trouvée ne donne que le risque d'erreurs de première espèce (probabilité de se tromper en rejetant l'hypothèse nulle, à savoir,  $O$ , l'effectif trouvé, appartient bien à la population d'espérance mathématique  $E$ ). Ce risque s'accroît lorsque la taille de l'effectif diminue. La comparaison des résultats de l'analyse statistique et des valeurs figurant dans le diagramme des probabilités conditionnelles permet de déceler d'éventuelles inadéquations.

Une transition peut être significative parce qu'il y a une relation de cause à effet entre deux comportements mais aussi pour d'autres raisons. Par exemple, deux comportements pourraient se regrouper en réponse à une même stimulation et s'ordonner selon des seuils d'action. Seule une étude expérimentale peut dévoiler si un comportement est réellement induit par un autre.

Les tests statistiques utilisés dans ce travail sont tous non paramétriques et sont expliqués dans SIEGEL (1956).

## Résultats

### A. Comportement des ouvrières d'âge moyen

Il s'agit d'ouvrières à pigmentation moyenne, occupant diverses fonctions au sein du nid. Ce ne sont ni des nourrices, jeunes et très claires, ni des fourrageuses, vieilles et foncées.

#### 1. Fréquence et durée des comportements

L'analyse qui suit concerne avant tout la série d'observations *a*, basée sur 98 ouvrières ayant interagi avec 12 *Claviger* autrement que par un simple contact antennaire. 77 de ces ouvrières ont effectué plus d'une interaction avec un *Claviger*. L'ensemble des interactions de ces 77 ouvrières avec *Cl. testaceus* totalise 2048 unités de comportement, qui forment 1971 transitions. Le tout dure 20564 secondes.

Vérifications d'abord si l'information recueillie est représentative des comportements des ouvrières avec le *Claviger*, pour les sociétés et la période d'observation concernées. Nous admettrons qu'il en est bien ainsi si nous enregistrons autant d'interactions sur les trichomes droits que sur les trichomes gauches des *Claviger*. Effectivement, le nombre et la durée des léchages, des morsures, des régurgitations, des flexions de gastre et des transports par trichome ne diffèrent pas significativement, au seuil  $\alpha = 0.05$ , entre les trichomes droits et gauches (par facilité, on désigne par "un" trichome une des deux touffes complexes de soies dorées de l'Insecte). L'échantillon est donc suffisamment représentatif (CAMMAERTS, 1987).

Les léchages et les morsures sont les comportements les plus nombreux, totalisant 45 et 40% des activités des ouvrières. Les autres comportements, transports, régurgitations, toilettes (4 à 5%) et, surtout, flexions du gastre et repos (1%) sont plus rares: leur total ne constitue que 15% des activités des ouvrières (Fig. 1; détails en Tab. 1).

La durée moyenne d'une séance de léchage est du même ordre de grandeur sur les pièces buccales (env. 9 sec), les trichomes et ailleurs. Le repos (en moyenne, 76 sec) est de beaucoup le comportement le plus long, suivi par la régurgitation (29 sec) et la toilette. La morsure (en moyenne, 2.5 à 3 sec) est l'activité la plus brève (détails en Tab. 1).

En moyenne, 62% du temps que les ouvrières passent au contact ou à proximité immédiate d'un *Claviger* (dans le contexte de leurs interactions avec ce Coléoptère) est utilisé à s'occuper réellement du Coléoptère, en le léchant (31% de leur temps), en le mordant (11%), en lui régurgitant de la nourriture (12%), en le transportant (7%) et en réalisant des flexions de gastre dans sa direction (1% de leur temps). La moitié du temps d'interactions est donc consacrée à lécher le *Claviger*, soit environ 3 fois plus qu'à régurgiter de la nourriture ou qu'à mordre. Les ouvrières passent aussi 16% de leur temps auprès du *Claviger* à se nettoyer (9%) et à se reposer (7%). Le temps restant, soit 22%, est consacré à ne rien faire de précis (comportement sans signification définie) (Fig. 1).

D'autres observations (série *b*), indépendantes de celles-ci, montrent que les ouvrières (peu importe lesquelles) s'occupent du *Claviger* durant 96% du temps que le Coléoptère passe dans le nid (sur un total de près de 5 heures).

Tableau 1. Fréquence et durée des comportements des ouvrières jeunes (nourrices) et d'âge moyen de *Lasius flavus* en interaction avec le Coléoptère *Claviger testaceus*. Nb: effectif. LB: léchage des pièces buccales; LT: léchage des trichomes; LA: léchage des autres parties du corps; MT: morsure des trichomes; MA: morsure des autres parties du corps; R: régurgitation; RB: régurgitation sur les pièces buccales; RT: régurgitation sur les trichomes; T: transport du Coléoptère; F: flexion du gastre; N: toilette individuelle.

Unités de comportement	des ouvrières nourrices		des ouvrières d'âge moyen			
	Nb	%	Nb	%	Durée totale (sec)	Durée moyenne (sec)
LB	23	6	148	7	1286	8.7
LT	101	24	400	20	3149	7.9
LA	68	16	365	18	2086	5.7
MT	99	23	414	20	1014	2.5
MA	98	23	415	20	1216	2.9
RB			64		1718	26.8
RT	0	0	19	83	707	29.2
T	22	5	93	5	1355	14.6
F	4	1	19	1	126	6.6
N	6	1	91	4	1834	20.2
repos	2	1	20	1	1515	75.8
non défini					4562	8.3
$\Sigma$	423	100	2048	100	20564	100

Si l'on s'intéresse au temps passé par les ouvrières au contact des différentes parties du corps du *Claviger* (tous comportements confondus), on constate que les ouvrières passent à peu près autant de temps en contact avec les pièces buccales (14.6% de leur temps) ou avec un des trichomes (13.25% de leur temps, soit 26.5% pour les deux trichomes) qu'avec le reste du corps du Coléoptère (20% de leur temps).

Si l'on se limite à l'activité de léchage des ouvrières, on constate que 60% des séances de léchage et 68% du temps ainsi passé sont consacrés aux pièces buccales et aux trichomes (d'après les données du tableau 1 ces léchages se répartissent en 16% des séances et 20% du temps total des léchages pour les pièces buccales et en 44% et 48% pour les trichomes), bien que ces organes n'occupent qu'environ 6% de la surface du corps du Coléoptère accessible aux ouvrières (surface estimée par la mesure de projections orthogonales; chaque trichome occupe 2.5% de la surface). En ces endroits particuliers débouchent les volumineuses glandes labrales et de Wasmann (CAMMAERTS, 1974) et seulement un peu moins de 9% des unités glandulaires tégumentaires isolées (tiré du Tab. 2). Les sécrétions des glandes labrales et de Wasmann du *Claviger* paraissent donc particulièrement léchées par les ouvrières.

Le reste de la surface du corps du *Claviger* reçoit 40% du nombre de léchages et 32% du temps consacré à cette activité (d'après les données du Tab. 1). Il y débouche environ 91% des unités glandulaires tégumentaires isolées, dans la proportion de 4 unités de type A pour 6 unités de type B (tiré du Tab. 2). L'un de ces deux types d'unités glandulaires au moins paraît devoir être responsable du léchage de la surface générale du Coléoptère.

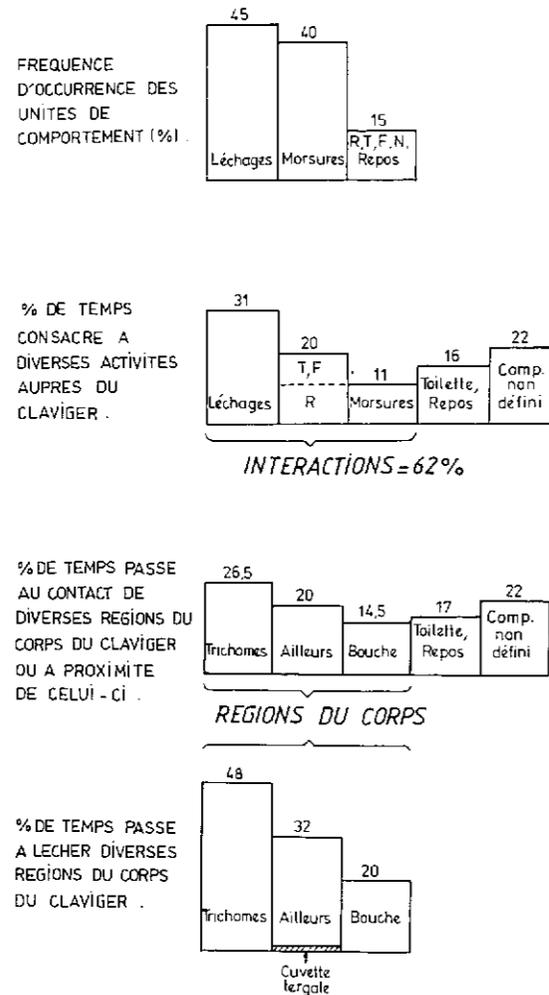


Fig. 1. Comportements des ouvrières de *Lasius flavus* envers le Coléoptère *Claviger testaceus*: proportions relatives des différents comportements et du temps qui leur est consacré. Proportions du temps passé au contact des différentes régions du corps du *Claviger* ou à proximité. R: régurgitation; T: transport du Coléoptère; F: flexion du gastre; N: toilette individuelle; Comp. non défini: comportements de signification non définie.

En contraste avec ce qui se passe pour les pièces buccales et les trichomes, les ouvrières ne consacrent que 0.8% de leur temps de léchage à la cuvette tergale (Fig. 1), où se déverse la sécrétion des volumineuses glandes médiotergales (décrites par CAMMAERTS, 1974). Le léchage de la cuvette tergale occupe 2.5% du temps de léchage de la surface du *Claviger* ne comprenant pas les pièces buccales et les trichomes, ce qui est comparable au temps de léchage (3%) d'une superficie équivalente et où ne débouche pas de glande multiple, comme le dessus de la tête (données tirées du Tab. 2). La durée du léchage de la cuvette tergale concorde donc avec le nombre d'unités glandulaires isolées qui y sont associées (1% du total) mais pas avec la présence des glandes médiotergales. Lors de nos observations, la sécrétion des glandes médiotergales n'a donc pas eu d'action sur les ouvrières.

Le disque antennaire, ou extrémité transverse des antennes, n'est pas léché, malgré son nombre relativement élevé d'unités glandulaires isolées. Ces unités glandulaires se distinguent d'ailleurs morphologiquement de celles du reste du corps (CAMMAERTS, 1974). La zone de soies rapprochées, située sur le métasternum, et que l'on pourrait appeler *brosse métasternale* ou *trichome ventral*, n'a pas non plus été léchée, probablement à cause de sa faible accessibilité.

Tableau 2. Durée (en secondes) du léchage, par les ouvrières, des différentes régions du corps de *Claviger testaceus* et nombre d'unités glandulaires isolées qui y débouchent. Il y a deux séries d'observations indépendantes (séries a et b).

Régions du corps	Série a: durée des léchages	Nombre de glandes de type A	Nombre de glandes de type B	Série b: durée des léchages
disque antennaire	0	60	141	—
corps des antennes	229	309	678	554
dessus		124	221	85
tête: [ côtés	175 ]	110	150	—
tête: dessus	6	33	27	—
prothorax	172	293	384	501
élytres (sans trichomes)	354	270	518	788
cuvette tergale	51	32	34	—
côtés de la cuvette	32	140	184	169
reste de la plaque tergale	258	276	432	184
pleurites (sans trichomes)	152	26	46	—
tergites VII+VIII	86	117	155	72
sternites (sans la zone proche des trichomes)	43	140	216	—
pattes	528	570	620	436
$\Sigma$	2086	2500	3806	2789
brosse métasternale	0	10	32	—
trichomes latérodorsaux	3149	200	358	—
pièces buccales	1286	35	5	—

Quant aux morsures, 6% d'entre elles ont eu lieu après que les ouvrières aient été en contact avec les pièces buccales du *Claviger* (tiré du Tab. 3). 0.6% seulement des unités glandulaires tégumentaires isolées du Coléoptère débouchent dans cette région (Tab. 2) dont la surface n'est que de 1% de celle du corps. Les trichomes, dont la surface est de 5% de celle du corps, sont l'objet de 50% du

nombre de morsures, totalisant 45% de la durée totale de ce comportement (tiré du Tab. 1), bien que 8% seulement des unités glandulaires tégumentaires isolées y débouchent (Tab. 2). Ces chiffres suggèrent que les sécrétions des glandes labrales et de Wasmann du *Claviger* stimulent le comportement de morsure de l'ouvrière.

Les 44% de morsures restantes ont eu lieu au contact de la surface générale du corps du *Claviger* et totalisent environ la moitié du temps passé à mordre. Nous avons vu que là débouchent 91% des unités glandulaires tégumentaires isolées. La sécrétion d'au moins un de ces deux types d'unités glandulaires pourrait donc déclencher la morsure de l'ouvrière. La morsure de la surface générale du *Claviger* pourrait cependant n'être qu'une réaction de l'ouvrière à des substances étrangères au Coléoptère et souillant son tégument, mais ceci est peu probable étant donné la quantité de léchages observés.

## 2. Rapport entre le nombre d'unités glandulaires dispersées à la surface du tégument du *Claviger* et la durée du léchage de l'ouvrière

Il serait utile d'avoir une preuve indirecte de la fonction des nombreuses glandes isolées qui débouchent à la surface du corps du *Claviger*. On recherchera s'il y a une corrélation entre d'une part la durée du léchage (LA) des divers endroits du corps du *Claviger* où ne se déverse pas le contenu de glandes multiples et d'autre part le nombre d'unités glandulaires isolées de type A et B présentes en ces endroits.

On sait que le volume des unités glandulaires isolées est partout sensiblement le même, aux endroits étudiés (CAMMAERTS, 1974; mis à part les unités glandulaires du disque antennaire). N'ayant a priori aucune raison de supposer que les unités glandulaires isolées d'une région du corps sécrètent plus que celles d'une autre, on admettra que ces unités sont partout identiques. Dans ce cas, on peut admettre que le temps consacré à lécher une aire du corps est directement fonction du nombre d'unités glandulaires isolées qui y débouchent (donc de la quantité de sécrétion qui s'y déverse).

Pour la première série d'observations (a) nous avons quantifié le léchage de 12 aires différentes du corps. Pour la seconde série (b) nous n'avons pu considérer que 8 aires différentes car nous avons parfois observé le léchage simultané de plusieurs ouvrières.

En ce qui concerne la première série d'observations (série a: Tab. 2; Fig. 2), la corrélation obtenue entre la durée des léchages et le nombre d'unités glandulaires de 12 régions du corps a un coefficient de 0.76 ( $r_s$  de Spearman;  $0.001 < P < 0.01$ ) pour les unités glandulaires de type A et de 0.84 ( $P < 0.001$ ) pour les unités de type B. Le coefficient obtenu avec la somme (A+B) est de 0.87 ( $P < 0.001$ ). En utilisant d'autres combinaisons des nombres d'unités glandulaires A et B, cette corrélation est moins forte. On peut ne considérer que les 8 régions du corps communes avec la seconde série d'observations (b), notamment par ce que la mesure du temps de léchage des pleurites (très étroits) pourrait être sujette à caution. On obtient alors respectivement  $r_s(A) = 0.79$  ( $P = 0.02$ ),  $r_s(B) = 0.85$  ( $P < 0.02$ ) et  $r_s(A+B) = 0.89$  ( $P < 0.02$ ).

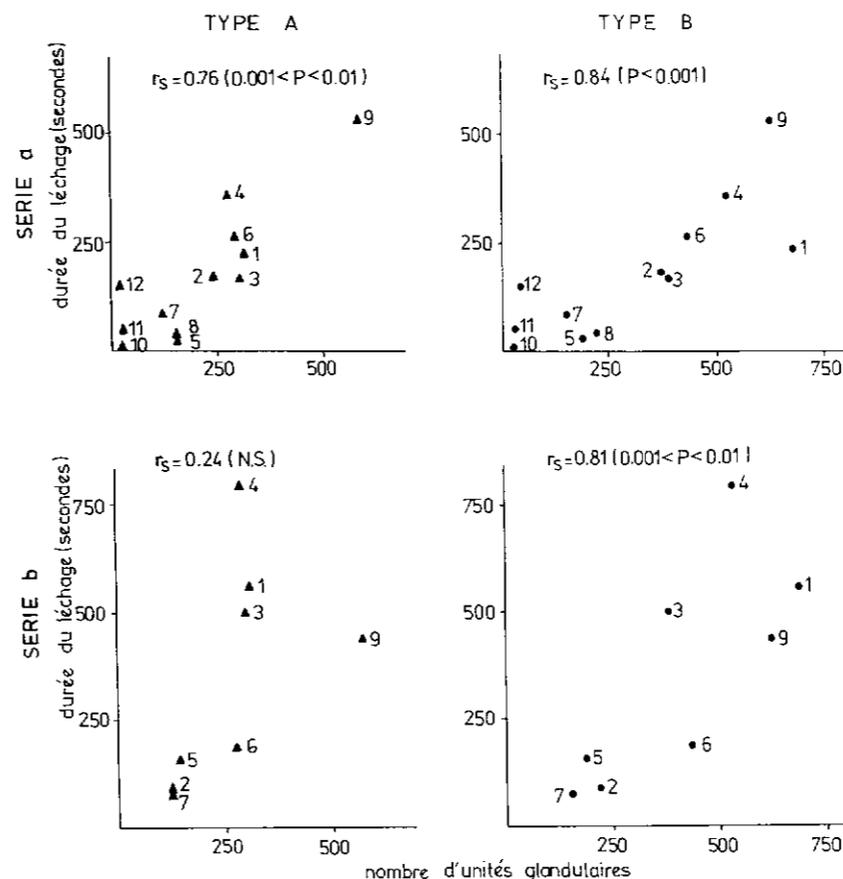


Fig. 2. Corrélation entre le nombre d'unités glandulaires isolées débouchant à la surface de certaines parties du corps de *Claviger testaceus* et la durée totale du léchage des ouvrières de *Lasius flavus* en ces endroits. En haut, série d'observations a. En bas, série d'observations b. Les triangles concernent les unités de type A et les cercles, les unités de type B. 1: corps des antennes; 2: côtés et dessus de la tête (le dessus seul pour la série b); 3: prothorax; 4: élytres; 5: côtés de la cuvette tergale; 6: restant de la plaque tergale; 7: tergites VII+VIII; 8: sternites; 9: pattes; 10: dessous de la tête; 11: cuvette tergale; 12: pleurites.

Les données recueillies au cours des observations de la série a sont représentatives de ce qui se passe à tout moment entre les ouvrières et leurs hôtes car il n'y a pas de différence significative au seuil  $\alpha = 0.05$  entre la distribution des durées des léchages de la surface générale du corps (LA) de la première et de la seconde moitié de l'observation (test  $X^2$ ).

La seconde série d'observations (série b: Tab. 2 et Fig. 2) donne  $r_s = 0.24$  (N.S.) pour les unités de type A,  $r_s = 0.81$  ( $0.001 < P < 0.01$ ) pour les unités de type B et  $r_s = 0.88$  ( $0.001 < P < 0.01$ ) pour la somme des unités A et B.

La durée du léchage de la surface générale du corps du *Claviger* est donc davantage corrélée au nombre d'unités glandulaires de type B qu'au nombre d'unités de type A. La meilleure corrélation obtenue pour la somme des unités A et B pourrait s'expliquer par l'existence d'une corrélation très élevée ( $r_s = 0.95$ ;  $P < 0.001$ ) entre la répartition des unités de type A et de type B. On ne peut évidemment pas exclure l'existence d'une synergie ou d'une complémentarité entre l'action des deux types de glandes dispersées. On ne peut non plus exclure que le léchage de la surface non spécialisée du Coléoptère soit aussi une réponse à d'autres substances que les sécrétions des unités glandulaires tégumentaires isolées. L'influence de ce genre de facteur est cependant non significative car la corrélation entre la durée des léchages et la superficie léchée est faible ( $r_s = 0.57$  et  $0.34$  pour les séries *a* et *b*).

L'interprétation des coefficients de corrélation obtenus ici impose la prudence. En effet, le niveau de signification de ces coefficients n'est strictement fiable que si les valeurs de la variable "durée du léchage" constituent un échantillon aléatoire d'une même population, ce qui n'est évidemment pas le cas. D'autre part, le nombre d'unités glandulaires isolées a été déduit de l'examen d'un seul *Claviger*. Bien que l'examen de certains sclérites d'autres individus confirme le patron de répartition des glandes de l'individu examiné complètement, il faut s'attendre à des variations interindividuelles. Une autre cause d'erreur pourrait provenir de l'enregistrement de la durée des léchages de petits segments du corps du Coléoptère, sans oublier l'influence de la proximité des trichomes et de parties moins accessibles du corps sur la durée des léchages. On retiendra que les corrélations trouvées ont avant tout une bonne valeur heuristique, ce qui devrait encourager une future vérification expérimentale du rôle des unités glandulaires isolées.

On acceptera donc, comme hypothèse de travail, que les sécrétions des unités glandulaires isolées de type B agiraient sur les ouvrières comme un stimulant du léchage. Si les unités glandulaires isolées de type A n'entraînent pas le léchage, elles pourraient expliquer les 44% de morsures au niveau de la surface non spécialisée du *Claviger*.

### 3. Succession des comportements

Les 1971 transitions de la série *a* se rapportent à 77 séquences d'activités de plus d'un comportement.

#### 3.1. Premiers et derniers comportements

Comparons tout d'abord les premiers et les derniers comportements des ouvrières interagissant avec le *Claviger*.

Il n'y a aucune différence significative entre le premier comportement effectué par les Fourmis ayant continué à interagir et celui des ouvrières n'ayant effectué que ce comportement. On peut donc tenir compte des premiers comportements des 98 ouvrières observées.

Le dernier comportement d'une ouvrière interagissant avec un *Claviger* ne résulte pas toujours de l'ouvrière elle-même: sur 77 fins de séquences d'activités, 69 sont dues à l'ouvrière. Deux interactions ont cessé parce qu'une autre ouvrière avait emporté le *Claviger* (au cours d'un LA et d'un LB), 5 interactions

l'ont été parce que le *Claviger* s'était enfui (au cours d'un LT, de deux T par traction et deux fois parce que l'ouvrière faisait sa toilette) et le manque de patience de l'observateur a mis fin à une observation où l'ouvrière était engagée dans un transport interminable.

Tableau 3. Matrice des transitions comportementales des ouvrières de *Lasius flavus*, d'âge moyen, en interaction avec *Claviger testaceus* (série d'observations *a*). Dans chaque case, le chiffre supérieur indique l'effectif observé et le chiffre inférieur l'effectif théorique que l'on obtiendrait si les comportements se succédaient de façon aléatoire. Dans ce dernier cas, les transitions entre comportements identiques (transitions homogènes) sont considérées comme étant impossibles. Il y a donc 1634 transitions entre comportements différents. LB: léchage des pièces buccales du *Claviger*; LT: léchage des trichomes; LA: léchage des autres parties du corps; MT: morsure des trichomes; MA: morsure des autres parties du corps; R: régurgitation; T: transport; F: flexion du gaster; N: toilette individuelle.

		2 <sup>e</sup> comportement										
		LB	LT	LA	MT	MA	R	T	F	N	repos	Σ
1 <sup>er</sup> comportement	LB	3 —	1 37.07	34 32.43	1 25.99	40 25.81	62 06.87	0 06.28	0 01.36	6 06.75	0 01.44	147 144
	LT	2 37.05	29 —	96 99.44	172 79.69	43 79.15	19 21.07	6 19.27	7 04.18	19 20.69	1 04.42	394 365
	LA	59 31.36	95 96.24	33 —	37 67.46	103 67.00	0 17.84	3 16.31	0 03.53	20 17.52	4 03.74	354 321
	MT	0 26.56	184 81.51	33 71.28	117 —	40 56.74	0 15.11	21 13.82	6 02.99	2 14.83	0 03.17	403 286
	MA	40 25.26	29 77.41	92 67.70	49 54.26	129 —	2 14.35	43 13.12	0 02.84	15 14.09	2 03.01	401 272
	R	19 06.16	7 19.00	22 16.52	4 13.24	12 13.15	0 —	1 03.20	0 00.69	10 03.44	1 00.73	76 76
	T	12 05.97	10 18.31	17 16.02	6 12.84	23 12.76	0 03.39	13 —	3 00.67	3 03.33	0 00.71	87 74
	F	1 01.25	9 03.83	1 03.35	1 02.69	0 02.67	0 00.71	2 00.65	2 —	2 00.70	0 00.15	18 16
	N	6 05.25	14 16.14	26 14.11	0 11.31	8 11.23	0 02.99	0 02.74	1 00.59	9 —	10 00.63	74 65
	repos	1 01.17	4 03.60	3 03.15	0 02.52	2 02.50	0 00.66	0 00.61	0 00.13	5 00.65	2 —	17 15
	Σ	143 140	382 353	357 324	387 270	400 271	83 83	85 76	19 17	91 82	20 18	1971 1634

Une comparaison statistique (non détaillée ici; test  $X^2$ ) montre que c'est la faible fréquence de certaines unités comportementales rares (R, F, N, repos) qui rend significativement différente (au seuil  $\alpha = 0.05$ ) la façon dont l'ouvrière accomplit son premier comportement par rapport à l'ensemble des comportements accomplis au cours d'une séquence d'activités. Ces comportements rares ne sont donc normalement pas les premiers que les ouvrières accomplissent auprès d'un *Claviger*.

Au cours d'une série indépendante d'observations (série *b*), portant sur 2109 approches d'ouvrières, on a recueilli 30 premiers comportements avec la même distribution que celle obtenue pour les 98 observations de la série *a*. Il n'y avait aucun des comportements rares suivants: R, F, N et repos. Cela suggère que ces



Du léchage des pièces buccales, l'ouvrière ne passe pas directement à LT et MT (et vice-versa;  $P < 0.00006$ ), ce qu'explique aisément la distance séparant la bouche et les trichomes du *Claviger*. Le passage au transport (T) est également peu probable ( $0.01 < P < 0.02$ ).

La morsure des trichomes (MT) a typiquement lieu après le léchage des trichomes (LT) ( $P < 0.00006$ ) qui, à son tour, a lieu après MT ( $P < 0.00006$ ). On obtient ainsi des boucles  $LT \rightleftharpoons MT$ , représentant 9% des transitions.

MT apparaît significativement moins après LA et LB ( $P < 0.00006$ ), après N ( $P = 0.001$ ) et, dans une moindre mesure, après R ( $P = 0.014$ ) et T ( $P = 0.07$ ).

Le léchage des trichomes (LT) apparaît typiquement, nous l'avons vu, après MT, mais aussi après F ( $0.01 < P < 0.05$ ).

Par contre, LT apparaît significativement moins après LB et MA ( $P < 0.00006$ ) et, dans une moindre mesure, après R ( $P = 0.005$ ) et T ( $P = 0.06$ ).

La morsure des autres endroits du corps du *Claviger* (MA) survient le plus significativement ( $P < 0.00006$ ) après le léchage de ces parties (LA) qui, en retour, lui succède de façon très significative ( $P = 0.0016$ ), créant donc des boucles  $LA \rightleftharpoons MA$ . Rappelons que MA forme aussi des boucles avec LB.

MA apparaît significativement moins après LT ( $P < 0.00006$ ) et MT ( $P = 0.015$ ), visiblement parce que ces deux derniers comportements conduisent l'un à l'autre.

Le léchage des autres endroits du corps du *Claviger* (LA) provient, nous l'avons vu, de MA, mais aussi de N ( $0.0018 < P < 0.002$ ).

LA apparaît significativement moins après MT ( $P = 0.0016$ ).

Le transport (T) a lieu après la morsure de la surface générale du corps (MA) ( $P < 0.00006$ ). A son tour, il conduit à MA, ce qui fait apparaître des boucles  $MA \rightleftharpoons T$  ( $P = 0.006$ ). 24% des transports proviennent aussi de la morsure des trichomes (MT), mais cette transition est peu significative ( $P = 0.047$ ).

T apparaît moins souvent après LA ( $0.00032 < P < 0.00046$ ), LT ( $0.0006 < P < 0.001$ ) et LB ( $0.001 < P < 0.01$ ).

La flexion du gastre (F) pourrait être déclenchée par la morsure des trichomes (MT) (6 cas observés contre une valeur théorique de 2.99:  $P < 0.001$ ) ou par le transport (T) (3 cas observés contre une valeur théorique de 0.67:  $P < 0.001$ ).

Par contre, MA et LA n'apparaissent pas pouvoir donner naissance à F (respectivement  $P = 0.090$  et  $P = 0.038$ ).

Le repos apparaît très significativement après la toilette (N) ( $P < 0.001$ ) mais moins fréquemment après LT et MT ( $P = 0.084$  et  $0.062$ ).

La toilette individuelle (N) apparaît significativement après la régurgitation (R) et le repos (tous deux  $0.001 < P < 0.01$ ).

La transition de MT vers N est moins fréquente que si elle était due au hasard ( $0.0006 < P < 0.001$ ).

Pour terminer, remarquons que les passages de LA à LT et vice-versa ont lieu de façon tout à fait aléatoire ( $P = 0.64$ ).

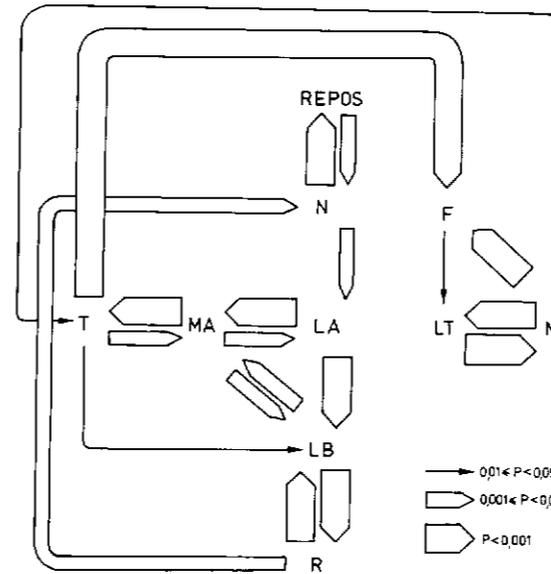


Fig. 4. Diagramme séquentiel des transitions comportementales de l'ouvrière significativement plus fréquentes que dues au hasard (analyse des données du tableau 3). La largeur des flèches représente la probabilité de se tromper en rejetant l'hypothèse nulle, à savoir, la transition se fait au hasard. Mêmes abréviations que pour la figure 3.

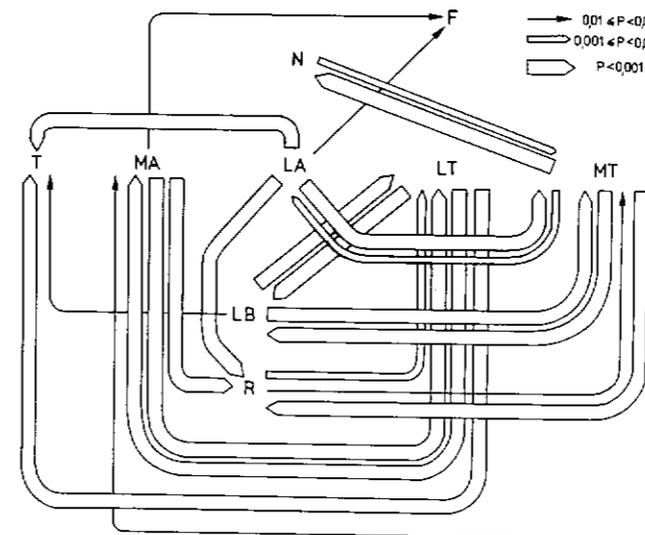


Fig. 5. Diagramme séquentiel des transitions comportementales de l'ouvrière significativement moins fréquentes que dues au hasard (analyse des données du tableau 3). La largeur des flèches représente la probabilité de se tromper en rejetant l'hypothèse nulle, à savoir, la transition se fait au hasard. Mêmes abréviations que pour la figure 3.

Les figures 4 et 5 résument l'analyse statistique des transitions comportementales de l'ouvrière, pour la série d'observations *a*. La figure 4 illustre les transitions dans lesquelles le premier comportement augmente significativement (au seuil  $\alpha = 0.05$ ) la probabilité d'apparition du second comportement. La figure 5 concerne les 21 transitions où le premier comportement diminue significativement la probabilité d'apparition du comportement suivant.

Il reste à vérifier la validité de certains des liens statistiques que nous venons de mettre en évidence, lorsque le diagramme des probabilités des causes (Fig. 3) suggère une autre interprétation ou lorsque certaines transitions sont rares:

a) *régurgitation sur les trichomes*

Le diagramme des probabilités des causes de notre échantillon *a* (Fig. 3) montre que la régurgitation provient du léchage des pièces buccales et des trichomes, respectivement dans 75 et 23% des cas. Cependant, l'analyse statistique ne reconnaît pas la transition LT→R comme significative.

Tableau 4. Données relatives aux régurgitations et aux morsures ayant le *Claviger testaceus* comme cible. Observations de la série *a* (détaillées dans le tableau 3) et observations supplémentaires (séries *D1*, *D2*, *H* et *I*). RB: régurgitations sur les pièces buccales; RT: régurgitations sur les trichomes; MT: morsures des trichomes; MA: morsures des autres parties du corps.

Série d'observations	Nombre de Claviger observés	Durée des observations (h)	Nombre de régurgitations observées au total par heure		Rapport entre les nombres de comportements observés				Nombre de morsures par heure (MT+MA)/h
					RB/RT	RB/LB	RT/LT	MT/MA	
<i>a</i>	12	5.7	83	14.5	64/19 =3.37	64/148 =0.44	19/400 =0.05	414/415 =1.00	145.2
<i>D1</i>	5	52	1667	32.1	792/875 =0.91				
<i>D2</i>	27	25	486	19.4	270/216 =1.25	270/771 =0.3	216/1350 =0.16		
<i>H</i>		2			14/17 =0.82	14/69 =0.2	17/96 =0.18	155/158 =0.98	156.5
<i>I</i>		3						180/186 =0.97	122.0
$\Sigma$ ou moyenne des résultats <i>D1</i> à <i>I</i>					1076/1108 =0.97	284/840 =0.3	233/1446 =0.16	335/334 =0.97	135.8

L'examen d'autres séries d'observations (Tab. 4, séries *D1* à *H*) montre que sur 2184 régurgitations, 49% (1076) ont eu lieu sur les pièces buccales et 51% (1108) sur les trichomes. Il paraît donc évident que le léchage des trichomes, comme celui des pièces buccales, entraîne la régurgitation.

Comparés aux *Claviger* des séries *D1* à *H*, les *Claviger* de la série *a* ont donc reçu 3 fois moins de régurgitations sur les trichomes que sur les pièces buccales. Cette dissimilitude provient du rapport du nombre de régurgitations au nombre de léchages. Ce rapport R/L ou *taux de régurgitations* n'est, du reste, pas le même pour les régurgitations sur les pièces buccales et les trichomes. Pour la régurgitation sur les pièces buccales, il est plus élevé dans la série *a* que dans les autres séries d'observations, bien qu'il soit du même ordre de grandeur. Par contre, pour la régurgitation sur les trichomes il est 3 fois moindre. Des différences aussi importantes dans la réponse de l'ouvrière ne semblent s'observer que pour la régurgitation. A titre de comparaison, le rapport numérique MA/MT et le nombre de morsures par heure d'interactions sont les mêmes pour la série *a* et pour deux des séries d'observations supplémentaires (Tab. 4). La variabilité du taux de régurgitations sur les trichomes expliquerait que la transition LT→R n'ait pas été trouvée significative dans l'échantillon *a*.

Une étude expérimentale des facteurs déclenchant la régurgitation paraîtra prochainement. Elle nous permettra de vérifier la signification du léchage des trichomes.

b) *flexion du gastre*

L'analyse des transitions suggère que MT et T sont les déclencheurs de la flexion du gastre. Le diagramme des probabilités des causes (Fig. 3) montre que F provient le plus souvent de LT (pour 37% des transitions qui aboutissent à F) et MT (32%), et dans une moindre mesure, de T (16%). Le petit nombre de flexions observé incite à recourir à des observations supplémentaires.

Une série indépendante d'observations portant sur 5 *Claviger* et 63 heures, dans des conditions d'alimentation normales du nid, nous a donné 177 flexions (soit 2.81 flexions par heure) dont 94% ont eu lieu après morsure et 6% seulement après léchage. D'autre part, nous savons que 92% des flexions se font préférentiellement sur les trichomes (CAMMAERTS, 1991).

Nous pouvons donc conclure que c'est bien la morsure des trichomes du *Claviger* et non leur léchage ou le transport qui conduit de façon privilégiée à la flexion du gastre de l'ouvrière. Il est probable que les quelques transports observés ici avant la flexion aient été réduits à leur posture préparatoire (cf. CAMMAERTS, 1991) ou terminés par une morsure trop brève que pour être discernée.

c) *toilette*

La toilette individuelle de l'ouvrière suit significativement la régurgitation et le repos, mais d'autres comportements peuvent y conduire. Cependant, seules trois sortes de transitions ont été observées avec une probabilité conditionnelle *prospectively* supérieure à 0.06 (R→N: 0.13; F→N: 0.11; repos→N: 0.29). Il est donc plausible que la transition F→N soit significative, mais que le petit nombre de flexions observé n'ait pas permis de révéler ce lien.

9 des 10 toilettes individuelles réalisées par des ouvrières venant de régurgiter ont débuté par l'étrillage des pièces buccales. Les 2 toilettes qui ont suivi une flexion du gastre ont débuté par l'extrémité abdominale. De nombreuses autres observations vérifient ce schéma. La toilette est donc une activité qui paraît fonctionnelle dans les contextes de la régurgitation et de la flexion du gastre.

### 3.3 Influence de la durée des comportements

Non seulement l'existence d'un comportement, mais aussi sa durée, pourrait influencer l'apparition du comportement suivant.

En l'absence d'une méthode pratique permettant d'analyser l'effet de la durée des comportements, nous n'avons pas cherché à étudier cet effet pour l'ensemble des interactions étudiées. Nous nous sommes limité à l'analyse de l'importance de la durée du léchage buccal (LB), unité comportementale dont nous étudierons souvent les conséquences.

Tableau 5. Influence de la durée du léchage des pièces buccales du *Claviger* (LB) sur la fréquence d'apparition du comportement qui lui succède: léchage de la surface générale du corps (LA), morsure de la surface générale du corps (MA) et régurgitation (R).

Durée de LB (sec)	Fréquence absolue du comportement qui suit LB:		
	LA	MA	R
0.5 à 2	8	9	15
3	6	10	9
4 et 5	3	6	12
6 et 7	7	5	8
8 et plus	10	10	18
$\Sigma$	34	40	62
Moyenne (et extrêmes) de la durée de LB, en sec	8.87 (1-47)	5.63 (1-25)	6.04 (0.5-20)
Comparaison de la distribution de la fréquence absolue du comportement qui suit LB	$\chi^2=1.91; df=4$ $0.70 < P < 0.80$		
	$\chi^2=2.24; df=4$ $0.50 < P < 0.70$		
	$\chi^2=2.52; df=4$ $0.50 < P < 0.70$		

*Influence de la durée du léchage des pièces buccales sur l'apparition des comportements suivants*

Le tableau 5 montre que, dans notre échantillonnage, la durée de LB n'est pas significativement différente avant LA, MA ou R (les seuls comportements qui le suivent en quantité suffisante que pour se prêter à une analyse statistique).

*Influence de la durée du léchage des pièces buccales sur la durée de la régurgitation*

La durée du léchage doit logiquement être proportionnelle à la quantité de sécrétions ingérées par l'ouvrière lors de ce léchage. De même, on s'attend à ce que la durée de la régurgitation reflète le volume du régurgitat, donc l'importance

quantitative de ce comportement. On recherchera donc s'il y a une relation entre la durée des léchages LB précédant la régurgitation R et la durée de celle-ci.

On constate cependant qu'il n'y a pas de corrélation significative ( $r_s$  de Spearman = -0.17; test t bilatéral:  $t=1.33$ ;  $0.10 < P < 0.20$ ) entre la durée des léchages buccaux des 77 ouvrières observées (série  $\alpha$ ) et la durée des régurgitations qui suivent (Fig. 6).

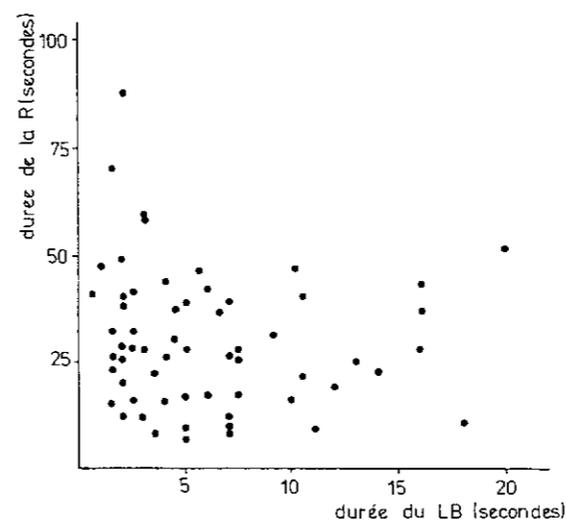


Fig. 6. Relation entre la durée du léchage buccal (LB) et la durée de la régurgitation (R) consécutive.

Il peut paraître inopportun de rassembler dans une telle analyse les diverses ouvrières qui ont régurgité au *Claviger*. En effet, certaines ouvrières peuvent n'avoir que peu de liquide dans le jabot ou être peu motivées et, par conséquent, nécessiter de très longs léchages avant de régurgiter peu, au contraire d'autres individus. Nous avons donc aussi recherché la corrélation entre ces deux comportements dans chacune des séquences d'activités suffisamment longues de diverses ouvrières. Encore une fois, les 8 corrélations trouvées (avec un total de 47 régurgitations) ne sont pas significatives (test t).

On est alors en droit de se demander s'il n'y a pas chez l'ouvrière un seuil à partir duquel la régurgitation se déclenche. La durée du léchage buccal efficace serait, par exemple, la somme d'une partie ou de tous les léchages buccaux qui n'ont pas conduit à une régurgitation et qui la précèdent. Huit séquences d'activités ont pu donner lieu à une mesure de la corrélation entre la durée totale des léchages de la bouche avant la régurgitation et la durée de celle-ci. A nouveau, les coefficients trouvés ne sont pas significatifs.

Une étude du rendement des léchages conduisant à la régurgitation ne demande donc pas de tenir compte de la durée des régurgitations ni de celle des léchages qui les précèdent.

Par contre, la constatation suivante importe (Tab. 4). Dans la série d'observations *a*, le rapport entre le nombre de régurgitations sur les pièces buccales et le nombre de léchages buccaux est de 64/148, soit en moyenne 0.44, avec des valeurs extrêmes allant de 0.38 à 0.60 selon les séquences d'activités. D'autres observations, indépendantes, ont donné des valeurs moyennes de 0.20 et 0.35. Pour les trichomes, les valeurs moyennes vont de 0.05 à 0.18. Bien que le rapport du nombre de régurgitations au nombre de léchages varie avec la région du corps du *Claviger* léchée et selon d'autres facteurs, c'est une mesure relativement stable pour une situation donnée, pour autant qu'elle se rapporte à un nombre de régurgitations suffisant (par ex., relevé en une heure). Cet indice R/L, le *taux de régurgitations*, sera utilisé dans la suite de nos études pour caractériser l'efficacité des léchages conduisant à la régurgitation.

### 3.4 Influence réciproque des intervalles et des comportements qu'ils séparent

Est-il possible de déterminer l'influence de l'intervalle de temps séparant deux unités comportementales successives sur l'apparition de la seconde unité de cette transition?

On peut étudier, pour chaque transition, l'influence de l'intervalle entre les comportements en établissant la distribution des durées des intervalles (y compris les valeurs nulles) séparant ces comportements (*intervallogramme*). Ceci nécessite cependant un nombre de transitions bien supérieur à celui observé. L'effectif réduit de la matrice des transitions ne permet pas non plus de calculer le degré de signification statistique des transitions avec un intervalle de temps nul ou non nul. Nous utiliserons donc principalement deux autres analyses.

Une première analyse examine la durée de tous les passages entre comportements, quels que soient ces derniers. Si les durées qui séparent des événements se distribuent selon une exponentielle décroissante, le moment de l'apparition d'un événement est indépendant du moment de cessation de l'événement précédent (NELSON, 1964; COX & LEWIS, 1966). En coordonnées semi-logarithmiques, une telle distribution prend l'aspect d'une droite. La figure 7 montre qu'à partir de 6 secondes environ, l'apparition d'une unité comportementale est, en moyenne, indépendante de l'unité précédente.

Une seconde analyse compare les fréquences des comportements lorsque les transitions sont à intervalles de durée nulle ( $t=0$ ) ou non nulle ( $t>0$ ) (Tab. 6).

Selon les comportements, la proportion d'apparitions immédiates varie de 62% (transitions aboutissant à LA) à 100% (transitions aboutissant à R et F) (Tab. 6, deuxième colonne des pourcentages, la quatrième colonne en étant complémentaire). Cette proportion est significativement plus grande que celle des apparitions précédées d'un délai (tests binomiaux:  $P<0.001$ , sauf pour le repos, où  $P=0.05$ ).

L'effet d'un intervalle de temps pourrait être de modifier la probabilité d'apparition du comportement qui le suit. Cette modification peut se déceler en comparant les fréquences des transitions qui débutent et qui se terminent par un comportement donné quand il y a un délai ( $t>0$ ) aux fréquences des mêmes transitions quand il n'y a pas de délai ( $t=0$ ). L'analyse statistique (Tests  $X^2$  two-samples: Tab. 6) montre que certains comportements apparaissent toujours (c'est le cas de R et F) ou souvent (c'est le cas de MT et T) immédiatement après le

comportement précédent. L'apparition non différée d'un comportement pourrait s'expliquer si ce comportement constitue une réponse «automatique», réflexe, au stimulus issu du comportement précédent. L'apparition d'autres comportements est, au contraire, favorisée par l'existence d'un délai. Si l'on se limite aux transitions qui sont significativement plus nombreuses que si elles étaient dues au hasard, l'examen direct de la sous-matrice des transitions à intervalles nuls et de celle à intervalles non nuls (CAMMAERTS, 1987) montre que lorsqu'un délai existe, LB apparaît avec une fréquence anormalement élevée après MA, R et T; de même pour LA après MA et pour N après R. L'apparition plus fréquente d'un comportement après un délai pourrait s'expliquer s'il y a absence de tendance à accomplir un autre comportement, davantage réflexe.

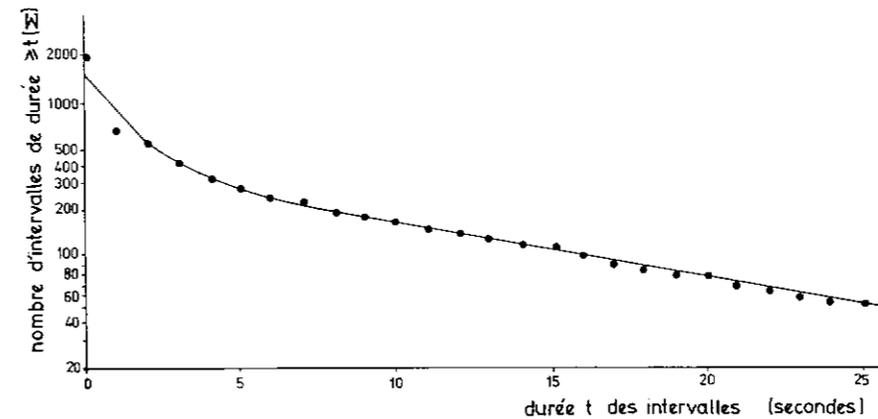


Fig. 7. Distribution cumulative et semi-logarithmique de la durée ( $t$ ) des intervalles séparant les comportements successifs.

Tableau 6. Fréquences des transitions débutant ou se terminant par un comportement donné dans la sous-matrice des transitions à intervalles de durée nulle ( $t=0$ ) et dans celle des transitions à intervalles de durée non nulle ( $t>0$ ) (observations de la série *a*). Test  $X^2$  two-samples. Nb: effectif. Mêmes abréviations que pour le tableau 3.

Comportement en début ou en fin de transition	Transitions avec intervalles								Evaluation statistique des différences entre les deux sous-matrices
	de durée nulle ( $t=0$ ) et				de durée non nulle ( $t>0$ ) et				
	débutant		terminant		débutant		terminant		
	Nb	%	Nb	%	Nb	%	Nb	%	
LB	124	86	92	56	20	14	48	34	$P<0.001$
LT	320	88	295	84	45	12	57	16	$0.10<P<0.20$
LA	268	83	201	62	53	17	123	38	$P<0.001$
MT	222	78	228	84	64	22	42	16	$0.02<P<0.05$
MA	178	65	194	72	94	35	77	28	$0.10<P<0.20$
R	39	51	83	100	37	49	0	0	$P<0.001$
T	38	51	69	91	36	49	7	9	$P<0.001$
F	13	81	17	100	3	19	0	0	
N	45	70	64	78	19	30	18	22	$0.30<P<0.50$
repos	9	60	13	72	6	40	5	28	
$\Sigma$	1256		1256		377		377		

Demandons-nous aussi s'il y a un lien entre la nature d'un comportement et l'existence et la durée du délai qui le sépare du comportement suivant. Examinons les pourcentages de transitions avec un intervalle de durée non nulle ( $t > 0$ ) et commençant par un comportement donné (Tab. 6, troisième colonne des pourcentages, la première colonne en étant complémentaire). Les léchages, qui, statistiquement parlant, sont des comportements qui en induisent d'autres, sont le moins souvent suivis d'un délai (ex.: 12% des transitions  $LT \rightarrow \dots$ ), tandis que la régurgitation et le transport sont le plus souvent suivis d'un délai avant le comportement suivant (49% des transitions  $R \rightarrow \dots$  et  $T \rightarrow \dots$ ). L'examen du protocole d'observation montre que la durée de ces délais n'excède que rarement 5 secondes (dans moins de 20% des cas), sauf pour la régurgitation (R), où 62% des délais qui la suivent ont une durée comprise entre 5 et 10 secondes. La régurgitation est donc souvent suivie d'une assez longue période d'inactivité relative dont la durée, si elle dépasse 5 secondes, a de fortes chances de rendre le comportement qui suit, indépendamment (voyez ci-dessus, l'analyse de la distribution de la durée des intervalles).

### 3.5 Comportement d'ouvrières interagissant peu ou longtemps avec un *Claviger*

Les séquences d'activités de la série d'observations  $a$  sont longues de 2 à 190 unités de comportement (moyenne: 26.6) et durent de 20 à 1845 sec (moyenne: 267.1).

Ces nombres et ces durées se distribuent selon une courbe en "i". Les séquences de moins de 15 unités ou de moins de 250 secondes sont les plus fréquentes (65% et 75% des séquences). La seule différence entre les séquences longues et courtes réside dans le fait que le repos n'apparaît qu'au-delà de 15 comportements ou de 250 secondes (CAMMAERTS, 1987).

### 3.6 Répétition des morsures

Il est un comportement étonnant qui requiert une explication. C'est la répétition ininterrompue de morsures du *Claviger* par les Fourmis. Ces morsures sont à peu près toutes brèves (leur moyenne est de 1.4 sec: CAMMAERTS, 1991).

La méthode que nous avons utilisée pour analyser une matrice de transitions n'est pas applicable aux transitions entre comportements identiques (voyez "Matériel et méthodes"). Nous étudierons la manière dont les morsures se succèdent les unes aux autres en nous référant à des distributions théoriques.

Tout d'abord, les intervalles qui séparent les morsures successives nous informent sur l'interdépendance de ces morsures. Lorsque les intervalles qui séparent des événements se distribuent exponentiellement ou selon une Poisson (NELSON, 1964; COX & LEWIS, 1966), le moment d'apparition d'un événement est indépendant du moment où l'événement précédent s'est terminé: l'existence d'un événement ne doit rien à celle du précédent. On constate que les intervalles de temps qui séparent deux morsures successives (MA-MA ou MT-MT) ne se distribuent ni exponentiellement (CAMMAERTS, 1987), ni selon une Poisson.

Ensuite, la distribution des nombres de morsures répétées nous apporte d'autres renseignements.

Tableau 7. Distribution de la fréquence des répétitions de morsures. MT: morsures des trichomes; MA: morsures des autres parties du corps; f.o.: fréquence observée; p.g.c.: progression géométrique calculée.

Nombre de morsures se succédant	REPETITIONS DE:			
	MT		MA	
	f.o.	p.g.c.	f.o.	p.g.c.
2	44	44.00	99	99.00
3	21	22.44	11	39.60
4	7	11.44	8	15.84
5	2	5.84	2	6.34
6	3	2.98	1	2.53
7	0	0.00	1	1.01
test $\chi^2$	$\chi^2=4.33; df=4$ $0.30 < P < 0.50$		$\chi^2=28.18; df=4$ $P < 0.001$	

Le tableau 7 montre que les nombres de morsures répétées des trichomes (MT) se distribuent selon une progression géométrique (qu'il y ait ou non un délai entre les morsures: CAMMAERTS, 1987). Les nombres de morsures de la surface générale du corps (MA) ne se distribuent pas de la sorte.

Envisageons d'abord le cas des suites dont les nombres de morsures suivent une progression géométrique. Deux hypothèses pourraient expliquer une telle distribution.

Tout d'abord, les morsures pourraient se regrouper en une chaîne, en réponse à un facteur commun (par exemple, un stimulus chimique), sans qu'une morsure ne dépende d'une autre. La distribution des nombres de morsures répétées suivrait alors une exponentielle décroissante, ce qui se traduit par une progression géométrique décroissante. L'examen des intervalles de temps entre les morsures (voyez ci-dessus) montre que cette hypothèse de l'apparition aléatoire des morsures ne peut être retenue.

L'hypothèse alternative est celle d'une chaîne de Markov d'ordre 1: l'occurrence d'une morsure ne dépend que de celle qui la précède. Dans une telle chaîne, la probabilité de mordre en  $i^{\text{ème}}$  position ne dépend que de la probabilité de mordre en  $(i-1)^{\text{ème}}$  position. Le nombre de morsures observées en  $i^{\text{ème}}$  position, dans l'ensemble des suites, ne dépend alors que du nombre de morsures observées en  $(i-1)^{\text{ème}}$  position. De même, le nombre de suites à  $i$  morsures ne dépend que du nombre de suites à  $i-1$  morsures. Le nombre  $a$  de suites à  $i$  ( $2 \leq i \leq m$ ) morsures serait donc:

$$a_m = K_m(a_{m-1}),$$

$$\dots\dots\dots$$

$$a_1 = K_1(a_{i-1}),$$

$$\dots\dots\dots$$

$$a_3 = K_3 a_2.$$

Supposons que la manière dont chaque morsure dépend de la précédente soit la

même pour toutes les morsures:

$$K_m = \dots = K_1 = \dots = K_3 = K.$$

Dès lors:

$$a_3 = Ka_2,$$

$$a_4 = Ka_3 = K^2a_2,$$

$$\dots\dots\dots,$$

$$a_i = Ka_{i-1} = K^{i-2}a_2.$$

On obtient une progression géométrique, dont la raison vaut:

$$K = \sqrt[m-2]{a_m/a_2}.$$

$a_2$  est la valeur du premier terme de la progression,  $a_m$  la valeur du dernier terme et  $m-1$  le nombre total de termes.

La distribution géométrique des nombres de morsures répétées des trichomes traduit donc le fait que la probabilité d'effectuer une de ces morsures (en une position donnée dans une suite) ne dépend que de la probabilité d'effectuer la morsure précédente.

Pour l'ensemble des suites de morsures des trichomes, la fréquence des nombres de morsures répétées ne dépend donc que de la vitesse d'extinction du phénomène de répétition. Cette vitesse est  $1/K$ , l'inverse de la raison de la progression géométrique.

Il paraît logique d'admettre que le temps passé à répéter des morsures toutes identiques est fonction de la tension agressive de l'ouvrière, pour autant que l'intensité du stimulus déclencheur soit constante (dans le cas des morsures du *Claviger*, rien ne permet de supposer le contraire). L'ouvrière n'exprime son agressivité que par une morsure à la suite d'une autre, ce qui la conduirait à réaliser une succession de morsures dont la longueur serait fonction de la tension agressive et ce, jusqu'à l'épuisement de cette tension.

La motivation d'un comportement répété pourrait donc être estimée par la fréquence de ce comportement et, lorsque les suites de répétitions sont distribuées selon une progression géométrique décroissante, par la raison ( $0 < K < 1$ ) de cette progression.

Les morsures de la surface générale du corps (MA) du *Claviger* se répètent aussi, mais les nombres de morsures répétées ne suivent pas une progression géométrique. L'accomplissement d'une MA, au cours de répétitions, ne dépend donc pas que de l'accomplissement de la morsure précédente. Le tableau 7 montre que les suites observées de morsures sont plus courtes que celles prévues par la progression géométrique théorique. La tendance à mordre la surface générale du corps du *Claviger* paraît donc subir une influence inhibitrice.

#### B. Comportement des ouvrières nourrices

Nous avons aussi observé le comportement de 31 ouvrières nourrices rencontrant les *Claviger* utilisés pour établir la matrice des transitions comportementales des ouvrières d'âge moyen. Ces nourrices sont de jeunes Fourmis reconnaissables à leur tégument clair et qui se reposent souvent auprès des

tas de jeunes larves ou parmi ces dernières, qu'elles nourrissent de temps à autre par trophallaxie. En fait, leur activité semble se limiter à recevoir, d'ouvrières plus âgées et actives, de la nourriture régurgitée et à nourrir de jeunes larves.

Le nombre de comportements par séquence d'activités varie de 2 à 42 (moyenne: 13.5) et la durée de ces séquences varie de 2 à 777 sec (moyenne: 110.5). Ces nombres sont deux fois moindres que ceux des ouvrières d'âge moyen. La répartition des séquences d'activités suit un histogramme en "i", comme pour les ouvrières d'âge moyen (CAMMAERTS, 1987), mais les séquences ne dépassent pas mille secondes.

L'effectif total n'étant que de 388 transitions, il n'est pas intéressant de comparer les transitions de la matrice des nourrices avec celles de la matrice des ouvrières d'âge moyen. On notera simplement que les fréquences d'existence des comportements ne diffèrent pas entre les deux catégories d'ouvrières, sauf pour deux comportements: les nourrices ne régurgitent pas au *Claviger* et se nettoient moins (N est d'ailleurs une conséquence de R: Fig. 4) (Tab. 1; test  $X^2$ :  $P < 0.001$ ).

18% des transitions observées concernent la répétition de comportements identiques. Cette proportion est semblable à celle observée pour les ouvrières d'âge moyen (17%). Cependant, les nourrices de notre échantillon répètent davantage leurs morsures de la surface générale du corps du Coléoptère (MA) et moins leurs morsures des trichomes (MT) (respectivement 55% et 19% des transitions entre morsures identiques pour les nourrices, contre 38% et 35% pour les ouvrières d'âge moyen;  $X^2$ :  $0.001 < P < 0.01$ ). Cette différence est la seule pour les transitions homogènes et elle disparaît lorsqu'on somme les deux types de morsures (MA+MT) (CAMMAERTS, 1987).

#### C. Comportement des ouvrières très jeunes mais non nourrices

Certaines jeunes ouvrières, reconnaissables à leurs téguments très pâles, ne font apparemment pas office de nourrices et se promènent parmi les autres congénères du nid.

L'observation (non quantifiée) montre que ces ouvrières se comportent envers le *Claviger* de la même façon que des ouvrières plus âgées, y compris pour les régurgitations qu'elles lui procurent sans difficulté.

#### D. Comportement des ouvrières très âgées

Ces ouvrières, reconnaissables à leurs téguments très foncés, exercent leur activité surtout à la périphérie et au-dehors du nid habité. Ce sont les ouvrières les plus turbulentes.

L'observation (non quantifiée) montre que ces ouvrières mordent et transportent bien davantage les *Claviger* au-dehors du nid que les autres ouvrières.

### Conclusions et interprétations

Dans une société de *Lasius flavus* maintenue dans un nid artificiel, une ouvrière d'âge moyen en contact avec le Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus*, occupe en moyenne 62% de son temps à interagir avec lui. Le reste du temps passé au voisinage du *Claviger*, elle fait sa toilette individuelle, se repose ou ne fait rien de précis.

Les léchages et les morsures sont les comportements les plus fréquents et, avec les régurgitations, ceux qui occupent le plus longtemps l'ouvrière.

La majeure partie du temps passé à lécher le *Claviger* est consacrée aux pièces buccales et aux trichomes, malgré le nombre restreint d'unités glandulaires tégumentaires isolées présentes à ces endroits. Ceci montre que les sécrétions des volumineuses glandes labrales (débouchant à la surface des pièces buccales) et de Wasmann (débouchant dans la région des trichomes) entraînent le léchage. Par contre, la cuvette tergal n'est presque pas léchée, malgré que les sécrétions des volumineuses glandes médiotergales s'y déversent. Au cours de la période durant laquelle nous avons observé le *Claviger*, la sécrétion de ces glandes n'a pas eu d'influence visible sur le comportement des ouvrières.

Une comparaison de la quantité de morsures réalisées par l'ouvrière au niveau de diverses régions du corps du *Claviger* avec la quantité d'unités glandulaires tégumentaires isolées présentes à ces endroits suggère que les sécrétions des glandes labrales et de Wasmann stimulent le comportement de morsure de l'ouvrière.

Le système glandulaire tégumentaire dispersé paraît être responsable des léchages et des morsures observés à la surface non spécialisée du corps du *Claviger*.

La durée du léchage des différentes régions de la surface non spécialisée du *Claviger* est significativement corrélée au nombre d'unités glandulaires isolées de type B qui y débouchent. Cette corrélation est supérieure à celle observée pour les unités glandulaires de type A, qui sont d'ailleurs en nombre moins élevé que les unités de type B (66% du nombre de types B). Sans que l'on ne puisse exclure une participation des glandes de type A, c'est donc probablement la sécrétion des unités glandulaires isolées de type B qui agirait sur les ouvrières comme un stimulant du léchage. Ce léchage de la surface générale du corps assure le nettoyage des téguments du *Claviger* (CAMMAERTS, 1991).

Dans l'hypothèse où les unités glandulaires isolées de type B sont responsables du léchage, les unités isolées de type A pourraient l'être des morsures de la surface générale du *Claviger*.

La comparaison des fréquences des comportements qui débutent et terminent les séquences d'activités de l'ouvrière montre que le léchage des pièces buccales et des trichomes du *Claviger* a nécessairement des conséquences comportementales. Ceci confirme l'importance des sécrétions des glandes labrales et de Wasmann. La régurgitation, la flexion du gastre, la toilette individuelle et le repos sont les suites nécessaires d'autres comportements.

L'étude de la signification statistique de la succession des comportements de l'ouvrière en interaction avec le *Claviger* suggère quelle est la causalité immédiate de ces comportements. Il n'y a pas de chaîne de comportements unique et privi-

légiée: les comportements se succèdent tous de façon probabiliste.

Le léchage des pièces buccales succède significativement au léchage de la surface générale du corps. Ceci pourrait s'expliquer par un effet arrêtant des sécrétions des glandes labrales. La probabilité de lécher les pièces buccales du *Claviger* est théoriquement accrue par l'existence d'une forte densité d'unités glandulaires isolées de type B au niveau de la tête et des antennes (voyez CAMMAERTS, 1974).

Le passage du léchage de la surface générale du corps du *Claviger* au léchage des trichomes se fait de manière aléatoire.

Les différents types de léchages étant suivis de façon significative de morsures, on peut en déduire qu'il y a, à la surface des téguments du *Claviger*, des substances induisant une certaine agressivité chez l'ouvrière. Les substances présentes à la surface non spécialisée du corps du *Claviger* pourraient provenir des unités glandulaires isolées de type A car les unités isolées de type B paraissent induire le léchage (voyez ci-dessus). Au niveau des pièces buccales et des trichomes, ce sont les sécrétions des glandes labrales et de Wasmann qui paraissent stimuler l'agressivité. Ces deux sortes de glandes multiples sont d'ailleurs cytologiquement semblables (CAMMAERTS, 1974). En ce qui concerne les trichomes, il n'est pas exclu que leur constitution (texture, composition des soies) elle-même puisse contribuer au comportement agressif de l'ouvrière.

Le transport suit significativement les morsures, et la flexion du gastre, la morsure des trichomes.

La régurgitation est le comportement le plus spécifique dans son origine; elle ne survient qu'à la suite du léchage des pièces buccales et des trichomes, endroits où débouchent les glandes labrales et de Wasmann (glandes dont l'aspect cytologique est, rappelons-le, identique).

Enfin, deux autres comportements, la toilette individuelle et le repos, sans être des interactions avec le *Claviger*, entrent dans ce contexte. La fréquence de l'activité de toilette est significativement augmentée après la régurgitation ou la flexion du gastre. Cette toilette est une activité fonctionnelle car elle commence par les régions du corps de l'ouvrière concernées par le comportement précédent. La fréquence de la toilette est aussi augmentée après le repos. Le repos apparaît significativement après la toilette individuelle.

On notera l'existence de boucles entre comportements. Les boucles entre le léchage des pièces buccales et la régurgitation peuvent s'expliquer par le fait qu'après avoir régurgité, l'ouvrière lèche minutieusement la partie du corps du *Claviger* sur laquelle elle a effectué ce comportement (CAMMAERTS, 1991). Par contre, le retour au léchage des trichomes après la régurgitation est significativement rare, peut-être parce que le *Claviger* ne cherche pas à maintenir le contact de ses trichomes avec le labium de l'ouvrière. Les boucles entre léchage et régurgitation ne pourraient donc exister qu'avec la participation active du Coléoptère.

L'étude de la succession des interactions met également en évidence des transitions significativement moins fréquentes que si elles étaient dues au hasard (Fig. 5). Nous venons de discuter du passage de la régurgitation sur les trichomes au léchage de ceux-ci. D'autres transitions sont impossibles étant donné la distance qui sépare les lieux d'action (par exemple, la bouche et les trichomes) ou parce

que certains comportements (la régurgitation et la flexion) ne peuvent apparaître qu'à la suite de certains autres.

La durée du léchage des pièces buccales n'a pas d'influence sur l'apparition, ensuite, du léchage de la surface générale du corps, de la morsure de la surface générale du corps ou de la régurgitation. Il n'y a pas non plus de corrélation significative entre la durée du léchage de la bouche et celle des régurgitations subséquentes. La régurgitation semble être une réponse de type "tout ou rien" et dépendre non seulement de l'ingestion d'une quantité minimum de sécrétions du *Claviger* mais aussi de contingences inconnues, propres à l'état physiologique de l'ouvrière.

Il est donc inutile de tenir compte de la durée du léchage des pièces buccales du *Claviger* et de la durée des régurgitations de l'ouvrière lors d'une étude quantitative éventuelle du rôle des léchages dans le déclenchement des régurgitations. Ceci doit aussi valoir pour la régurgitation sur les trichomes. Par contre, le rapport entre les nombres de régurgitations et de léchages (rapport R/L, appelé *taux de régurgitations*) effectués durant une période de temps assez longue (par ex. une heure) est suffisamment stable pour permettre de mesurer l'efficacité du léchage comme déterminant de la régurgitation qui suit.

La durée totale d'une séquence d'activités de l'ouvrière en interaction avec le *Claviger* ne modifie pas le déroulement de celle-ci, si ce n'est que l'ouvrière n'entre éventuellement en repos qu'après avoir accompli une séquence d'au moins 15 comportements ou totalisant au moins 250 secondes. Le repos est aussi, de beaucoup, le comportement le plus long, donc celui pour lequel la probabilité de séparer des comportements indépendants est la plus élevée. C'est aussi le comportement de l'ouvrière le plus éloigné du contexte des interactions avec le Coléoptère. On peut donc considérer que lorsque le repos survient au cours des interactions de l'ouvrière avec le myrmécophile, il achève la séquence comportementale.

A partir d'une durée moyenne de 6 secondes, l'intervalle rend indépendants les comportements qu'il sépare.

Il y a un lien entre la nature des comportements et l'intervalle de temps qui les sépare. Certains comportements apparaissent toujours (la régurgitation et la flexion) ou presque toujours (la morsure des trichomes et le transport) immédiatement après le comportement précédent. Au contraire, d'autres comportements (le léchage de la surface générale du corps, le léchage de la bouche et la toilette individuelle), s'ils surviennent à la suite de comportements particuliers, ont une probabilité d'occurrence plus élevée lorsqu'ils apparaissent avec un délai. Nous pourrions interpréter ces différences en supposant qu'un comportement est d'autant plus immédiat qu'il constitue une réponse automatique ou réflexe au stimulus résultant du comportement précédent. L'apparition plus fréquente d'un comportement après un délai pourrait être due à l'absence de tendance à accomplir une telle réponse automatique (ce serait le cas pour la toilette individuelle après la régurgitation). D'autre part, l'existence de l'intervalle ainsi que sa durée dépendent du comportement qui le précède: la régurgitation est souvent suivie d'une assez longue période d'inactivité relative.

L'absence de délai dans l'apparition d'un comportement traduirait donc le fait que ce dernier est une réponse réflexe (ex.: la régurgitation, la flexion du gastre)

au déclencheur que constitue le comportement précédent (ex.: le léchage des pièces buccales, la morsure des trichomes).

Les morsures ont tendance à se répéter de façon ininterrompue. L'examen de la distribution de la durée des intervalles de temps entre les morsures montre que chaque morsure dépend de la précédente.

On constate que la distribution des morsures répétées des trichomes suit une progression géométrique décroissante, qui traduit le fait que, dans une chaîne de ces morsures, la probabilité d'effectuer une des morsures à un moment donné ne dépend que de la probabilité d'effectuer la morsure précédente.

Nous suggérons l'explication éthologique suivante aux successions de morsures: l'ouvrière ne libérerait pas en une fois toute sa tension agressive mais l'exprimerait au moyen d'une morsure à la suite d'une autre, jusqu'à l'épuisement de cette tension.

Cette explication est valable, en termes de motivation, pour tout comportement répété. La motivation est une variable indicative de l'état interne de l'animal, qui ne peut se mesurer qu'indirectement, par une réponse comportementale (MANNING, 1972). Il semble logique d'admettre que le nombre de répétitions d'un comportement dont la forme et l'intensité ne varient pas, est fonction de la motivation spécifique de ce comportement, pour autant que l'intensité du stimulus déclencheur soit constante. Dans le cas particulier d'un ensemble de suites distribuées géométriquement et où les comportements eux-mêmes ne se succèdent pas de façon indépendante, la vitesse de décroissance des nombres de comportements répétés serait une fonction inverse de leur motivation moyenne. La raison ( $0 < K < 1$ ) de la progression géométrique décroissante observée varierait alors en fonction directe de cette motivation. La valeur du décrement K permettrait de comparer les motivations d'un individu ou de lots d'individus pour un même comportement. Ceci constitue une alternative à la mesure de la motivation d'un comportement au moyen de sa fréquence.

Les séquences de répétitions ininterrompues de morsures de la surface générale du corps sont plus courtes que celles de morsures des trichomes. Le comportement de morsure paraît donc être partiellement inhibé au niveau de la surface générale du corps du *Claviger*. Par ailleurs, nous avons montré que l'ouvrière développe plus d'agressivité au contact des trichomes: ceux-ci sont autant mordus que le reste de la surface du corps du Coléoptère, qui est bien plus grande. On remarque aussi que les trichomes sont l'unique cible d'un autre comportement agonistique de l'ouvrière, la flexion du gastre. Ces constatations suggèrent que l'agressivité de l'ouvrière est accrue par les trichomes et/ou partiellement inhibée par le tégument de la surface générale du corps du *Claviger*. Ceci résulte probablement de l'action antagoniste de plusieurs causes. On peut émettre l'hypothèse que l'ouvrière développe moins d'agressivité vis-à-vis de la surface générale du corps du *Claviger* que vis-à-vis des trichomes à cause de la nature différente des sécrétions présentes à ces endroits (d'une part probablement la sécrétion des unités glandulaires isolées de type A; d'autre part, la sécrétion des glandes de Wasmann) ou à cause d'une inhibition due à la sécrétion des unités isolées de type B. Ces dernières, qui sont les unités glandulaires dispersées les plus communes à la surface générale du corps du Coléoptère, stimulent vraisemblablement le léchage, comportement théoriquement antagoniste de la morsure. Par ailleurs, on ne

peut exclure que la constitution elle-même des trichomes contribue à l'agressivité de l'ouvrière.

Les morsures répétées sont "ponctuelles", de durée très courte et quasi constante. D'autres morsures peuvent être longues et ont pour résultat éventuel de mutiler le Coléoptère (CAMMAERTS, 1991). La motivation de cette dernière conduite ne paraît pas être de la même nature que celle des autres morsures, mais pourrait être celle d'un comportement alimentaire (découpage des proies).

Les répétitions d'autres comportements peuvent avoir une autre origine. Ainsi, l'existence de transitions entre transports du Coléoptère par la Fourmi semble n'être due qu'à une «indécision» de l'ouvrière, qui dépose par moments son fardeau.

Les ouvrières se comportent vis-à-vis d'un *Claviger* différemment selon leur âge et leur fonction sociale. Les Fourmis les plus âgées sont les plus agressives. Les jeunes ouvrières se comportent qualitativement comme des ouvrières d'âge moyen, mais celles qui fonctionnent comme nourrices ne régurgitent pas sur le Coléoptère et interagissent avec lui deux fois moins (en nombre de comportements et en durée).

#### Remerciements

Outre les personnes signalées dans le précédent article, je tiens à remercier Monsieur le Prof. J.B. SLATER (University of Sussex, Brighton), pour m'avoir communiqué un algorithme de calcul itératif des fréquences théoriques des cases d'une matrice de transitions dont certaines sont inexistantes. Cet algorithme, en Algol 60, m'a permis de réaliser un programme spécifique et de me familiariser avec la programmation. Je remercie aussi M. le Prof. J.-L. DENEUBOURG (Chimie-Physique, U.L.B.) pour d'utiles discussions à propos du phénomène de répétition des morsures.

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

#### Références

- 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.
- CAMMAERTS, R., 1991. - Interactions comportementales entre la Fourmi *Lasius flavus* (Formicidae) et le Coléoptère myrmécophile *Claviger testaceus* (Pselaphidae). I. Ethogramme et modalités des interactions avec les ouvrières. *Bull. Anns Soc. r. belge Ent.* 127: 155-190.
- CHATFIELD, C., 1973. - Statistical Inference Regarding Markov chain Models. *Appl. Stat.* 22: 7-20.
- COX, D. R. & LEWIS, P. A. W., 1966. - *The statistical analysis of series of events*. Methuen and Co, London, 282 pp.

- ESCHERICH, K., 1897. - Ueber einige Ameisengäste. *Entomol. Nachrichten* 2: 21-25.
- GOODMAN, L. A., 1968. - The analysis of cross-classified data: independence, quasi-independence, and interactions in contingency tables with or without missing entries. *J. Amer. Stat. Assoc.* 63: 1091-1131.
- GRAIS, B., 1977. - *Techniques statistiques. 2. Méthodes statistiques*. Modules économiques Dunod-Bordas, Paris. XIII + 381 pp.
- HELLER, R., 1974. - *Manuel de statistique biologique* (2d éd). Gauthier-Villars-Bordas, Paris. XI + 291 pp.
- MANNING, A. 1972. - *An Introduction to Animal Behaviour*. Arnold, London. X + 294 pp.
- NELSON, K., 1964. - The temporal patterning of courtship behaviour in the glandulo-caudine fishes (Ostariophysi, Characidae). *Behaviour* 24: 90-144.
- SIEGEL, S., 1956. - *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. Mc Graw-Hill, Kogakusha Ltd, Tokyo. pp. XVII + 312.
- SLATER, P. J. B., 1973. - Describing Sequences of Behavior. In *Perspectives in Ethology*, Bateson, P.P.G. & Klopfer, P.H., eds. Plenum Publishing Corporation, N.Y., London. Vol 1: 131-153.
- SLATER, P. J. B., & OLLASON, J. C., 1972. - The temporal pattern of behaviour in isolated male zebra finches: transition analysis. *Behaviour* 42: 248-269.