

ACTIVITÉ ET AGRESSIVITÉ CHEZ DES OUVRIÈRES DE
MYRMICA LAEVINODIS NYL. (HYMENOPTERE, FORMICIDES)
MODIFICATION EN FONCTION DU GROUPEMENT
ET DE L'EXPÉRIENCE INDIVIDUELLE

A.M. LE ROUX et G. LE ROUX

*Laboratoire d'Ethologie et de Psychophysologie
Faculté des Sciences, Parc de Grandmont, F 37200 Tours*

Reçu le 28 juillet 1978.

Accepté le 12 octobre 1978.

RESUME

1 - Face à un intrus (une ouvrière de *Myrmica ruginodis*), des ouvrières âgées de *Myrmica laevinodis*, vivant en petits groupes, ont un comportement qui varie d'un individu à l'autre. Une partie des animaux reste inactive (environ 50 %) tandis que certains se déplacent vers l'intrus sans l'attaquer (30 %) et d'autres attaquent plus ou moins violemment (20 %). La répétition des tests provoque une augmentation de l'agressivité des attaquants alors que leur nombre ne varie pas.

2 - Le regroupement des individus en fonction de leur activité et de leur agressivité entraîne une régulation de ces comportements tendant à faire apparaître dans chaque groupe les différents types d'individus précédemment caractérisés. Cette régulation s'accompagne d'un remaniement du classement des individus — basé sur le nombre de morsures — dans les groupes les plus agressifs.

3 - Lors de la reconstitution des groupes initiaux, on note : a) un niveau d'agressivité élevé, qui se maintient au fil des tests ; b) une tendance à la stabilisation des rangs adoptés par les animaux lors de leur regroupement (cf, 2 ci-dessus), tandis que demeure un pool important d'individus constamment non agressifs et donc stables.

SUMMARY

**Activity and aggressivity of workers in *Myrmica laevinodis* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae)
Change by grouping and individual experience**

1 - The behaviour of workers of *Myrmica laevinodis* confronted by an intruder (a worker of *Myrmica ruginodis*) varies from individual to individual in small groups. A certain proportion of workers (about 50 %) do not respond, others (30 %) approach the

intruder without violence, the remaining (20 %) react more or less violently. Successive tests showed an increase in violence whilst the proportion of ants that attacked the intruder changed little.

2 - When the ants were rearranged into 4 groups according to their activity and aggressivity, the aggressivity (number of bites achieved) of individuals altered so that the percentage of aggressive workers resembled that in the original groups.

3 - When the ants were restored to their original groups we observed (a) an increased level of aggressivity; (b) a tendency for an individual to retain the rank of aggressivity if adopted in (2), whilst a large pool of ants remained non-aggressive throughout.

Entre individus de même espèce ou d'espèces différentes s'établissent des relations variées allant de l'adoption (FIELDE, 1901, 1903; PLATEAUX, 1960; JAISSON, 1971, 1972), avec possibilités d'hybridation (PLATEAUX, 1976), à l'élimination plus ou moins brutale de l'intrus (A.M. LE ROUX, en préparation). Cette élimination n'est pas le fait de l'ensemble de la population, même si celle-ci est composée d'individus d'âge identique. Dans ce travail, on étudie le comportement individuel d'ouvrières de *Myrmica laevinodis* en petits groupes, face à une ouvrière d'espèce étrangère (*Myrmica ruginodis*) et l'influence de la répétition des tests et des modifications du groupement.

MATERIEL ET METHODE

Soixante ouvrières de *Myrmica laevinodis* issues d'une même fourmilière et âgées d'au moins un an, sont marquées individuellement selon la technique utilisée au laboratoire (H. VERRON, S. BARREAU, 1974). Elles sont réparties dans six nids expérimentaux constitués par un tube de verre de 12 cm de long et de 1 cm de diamètre débouchant dans une enceinte formée d'une boîte ronde de 3 cm de diamètre sur 2 cm de haut recouverte d'une plaque de verre.

Une ouvrière de *Myrmica ruginodis* maintenue au niveau du cou par un fil métallique est introduite dans l'enceinte. Le comportement des *Myrmica laevinodis* à l'égard de l'étrangère est observé à la loupe binoculaire pendant 15 minutes: on note le numéro des animaux qui sortent du tube et pour chacun le nombre des attaques portées contre l'intrus, c'est-à-dire les morsures au niveau de toutes les parties du corps (il n'y a pratiquement pas de piqûres). Ce test, effectué deux fois par jour — matin et soir — sur les six groupes, cinq jours de suite, constitue la première expérience.

Dans une seconde expérience qui débute environ 48 heures plus tard, de nouveaux groupes (A, B, C, D) sont formés en fonction de l'activité et de l'agressivité manifestées par chaque fourmi lors de l'expérience 1 et sont soumis au même test, répété 10 fois de suite comme précédemment.

Enfin, dans une troisième expérience commençant 48 heures après la seconde, les six groupes initiaux reconstitués subissent à nouveau le même test 10 fois de suite. Température et hygrométrie sont restées constantes: $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ et $70\% \pm 2\%$.

RESULTATS

— 1^{re} expérience : cinquante six animaux ont participé à l'ensemble des 10 tests.

1 - Leur comportement à l'égard de l'intrus présente une grande variabilité : certains sortent du tube et mordent une ou plusieurs fois ; d'autres sortent sans mordre ou encore ne sortent pas du tout. Les pourcentages d'ouvrières de chaque catégorie, calculés pour un test et un nid expérimental, se lisent dans le tableau I (col. 6, 1^{re} ligne) ; environ la moitié des animaux reste dans le tube et seulement 1/5 de l'effectif total mord une ou plusieurs fois.

Au cours des 60 relevés (10 tests effectués sur les 6 groupes), 45 % des animaux ont mordu au moins une fois ; la répartition de ceux-ci en fonction du nombre de morsures (fig. 1, exp. 1) souligne l'hétérogénéité de la population en ce qui concerne le comportement agressif.

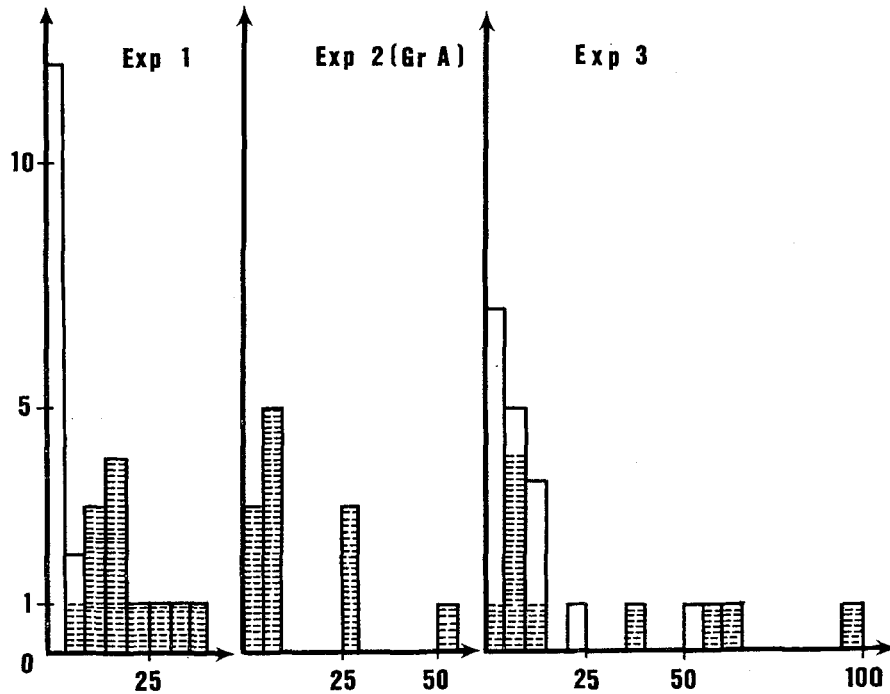


Fig. 1. — Répartition des attaquants en fonction du nombre de morsures. En tirés : animaux du groupe A.

Fig. 1. — Repartition of attackants in function of number of bites. With dashes : animals of A group.

Abscisse : Nombre de morsures effectuées au cours des 10 tests.
Ordonnée : Nombre d'animaux ayant mordu.

2° - Le nombre d'ouvrières qui attaquent et celui des ouvrières qui sortent sans attaquer (fig. 2, exp. 1) n'évoluent pas du 1^{er} au 10^e test (analyse de variance de Friedman, X^2_r respectivement = 13,35 et 9,54, non significatifs à .05). Par contre le nombre de morsures augmente de façon significative ($X^2_r = 21,96$, significatif à .01). On peut donc dire qu'il y a une augmentation de l'agressivité des attaquants au cours des 10 tests.

Les résultats de cette première expérience sont à rapprocher de ceux obtenus par CAMMERTS-TRICOT (1975). Cet auteur montre en effet que dans chacune des cinq classes d'âge (CAMMERTS-TRICOT, 1974, 1977) déterminées chez *Myrmica rubra* en fonction de la pigmentation, on observe entre les individus une répartition de l'activité et de l'agressivité face à une ouvrière de *Lasius flavus*. Cette distribution des individus en fonction du degré d'agressivité se retrouve ici au niveau de petits groupes d'ouvrières âgées de plus d'un an. L'agressivité ne s'exprime donc pas avec la même intensité d'un individu à l'autre et en outre elle évolue au cours des tests (cf. 2§).

A l'issue de cette première expérience, on peut caractériser les animaux

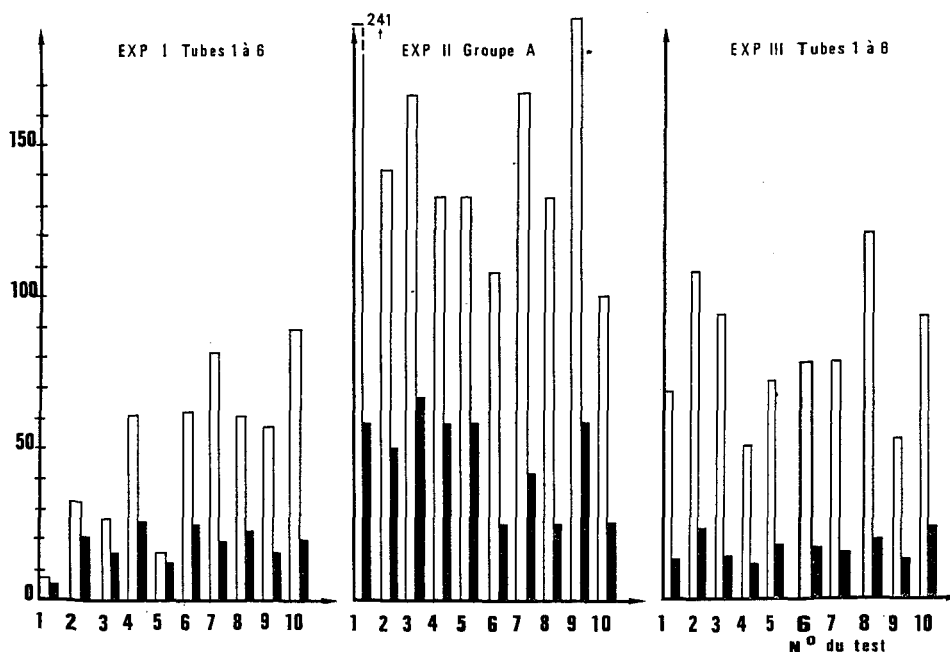


Fig. 2. — Nombre de morsures (en blanc) et d'attaquants (en foncé), pour 100 ouvrières, au cours des 10 tests des expériences I, II (groupe A), III.

Fig. 2. — Number of bites (white) and attackants (black), for 100 workers, during the 10 tests of experiments I, II (group A), III.

Table I. — The averages appear with their standard-deviation.
 Tableau I. — Les moyennes figurent avec leur écart-type.

Ligne	Colonne 1	Fourmière ou groupe	2	Effec- tif	3	4	5	6			
								% d'ŷ ŷ attaquant au moins 1 fois au cours des 10 tests	Nb moyen de tests desquels 1 animal sort	Nb moyen de morsures d'1 attaqu. pour les 10 tests	% d'ŷ ŷ au cours d'1 test et dans 1 nid
1	1 + 2... + 6		56		44,8	4,4 ± 3,2	4,8 ± 9,1	11,5	6,6	28,1	54,1
2	A - Actives - agressives		12		100	8,7 ± 0,9	20,4 ± 9,7	46,7	18,3	22,5	12,5
3	B - Actives - peu agressives		7		100	5,0 ± 2,0	2,3 ± 2,2	5,7	12,9	31,4	48,6
4	C - Actives - non agressives		9		0	5,7 ± 2,2	0	0	0	57,8	42,2
5	D - Non actives - non agressives		9		0	0,7 ± 0,9	0	0	0	7,8	92,2
6	A + B + C + D		37		51,3	5,1 ± 3,5	7,2 ± 10,9	13,1	7,8	29,8	48,8
7	A		12		100	7,0 ± 2,1	15,2 ± 14,9	32,5	16,7	29,1	21,5
8	B		7		42,8	3,7 ± 2,8	6,0 ± 14,1	12,8	2,8	21,4	62,8
9	C		9		22,2	1,3 ± 1,0	0,5 ± 1,3	1,1	2,2	10,0	86,7
10	D		9		11,1	0,3 ± 0,5	0,5 ± 1,6	1,1	0	2,2	95,6
11	A + B + C + D		37		49,0	3,4 ± 3,3	6,3 ± 12	12,0	5,5	15,8	66,0
12	1 + 2... + 6		51		41,2	3,7 ± 3,1	11,5 ± 22,6	14,0	3,0	23,0	60,0
13	A		11		91,0	7,2 ± 2,3	27,5 ± 32,8	40,9	5,5	25,5	28,2
14	B		7		43,0	3,0 ± 2,8	5,3 ± 9,1	12,9	2,9	21,4	62,9
15	C		9		33	4,1 ± 2,9	8,0 ± 16,8	15,6	3,3	24,4	56,7
16	D		9		11,0	1,2 ± 1,9	0,1 ± 0,3	1,1	0	12,2	86,7
17	A + B + C + D		36		44	4,1 ± 3,3	11,8 ± 22,5	17,6	2,9	20,9	58,6

1^{re} expérience2^e expérience3^e expérience

par leur degré d'activité — nombre de tests au cours desquels ils sont sortis du tube — et d'agressivité — nombre de morsures au cours des sorties. On constitue ainsi quatre groupes (A, B, C, D) placés dans quatre nids expérimentaux identiques à ceux de l'expérience précédente. Les scores obtenus, lors de la première expérience, par les animaux qui constituent ces nouveaux groupes sont réunis dans le tableau I (lignes 2 à 6).

— 2^e expérience : trente sept animaux « sélectionnés » ont participé aux dix tests.

Groupe A : Il est formé de 12 fourmis caractérisées par une grande activité et une forte agressivité.

Leur répartition en fonction de ces critères se lit dans le tableau I, colonne 6, ligne 7.

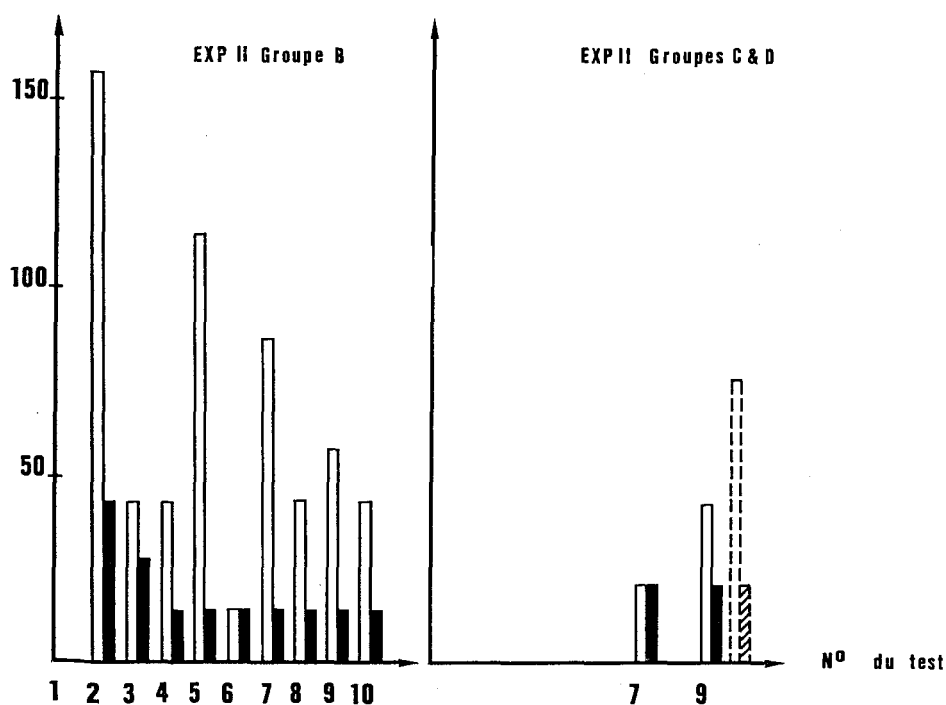


Fig. 3 — Nombre de morsures (en blanc) et d'attaquants (en foncé), pour 100 ouvrières, au cours des 10 tests de l'expérience 2 (groupes B, C en traits pleins et en D tirés).

Fig. 3. — Number of bites (white) and attackants (black), for 100 workers, during the 10 tests of experiment 2 (groups B, C with continuous line and D with broken lines).

On constate chez ces animaux, par rapport à la 1^o expérience :

D'une part 1) une baisse d'activité - diminution du nombre d'individus qui sortent, attaquant ou non (col. 6, lignes 2 et 7), et du nombre moyen de tests au cours desquels un animal sort (col. 4, lignes 2 et 7).

2) une baisse d'agressivité - diminution du nombre d'animaux qui mordent une ou plusieurs fois et du nombre moyen de morsures par attaquant. Ces différences sont significatives à .05 (test de randomization).

D'autre part, la figure 1 (Exp. 1 partie grisée et Exp. 2) permet de comparer la répartition des animaux du groupe A en fonction du nombre de morsures effectuées lors des 1^{re} et 2^e expériences. On constate :

- 1 - que la variabilité des réponses est plus grande lors de la 2^e expérience,
- 2 - que le maximum d'animaux se situe au niveau des réponses de plus faible amplitude.

Enfin, le nombre de morsures ne varie pas de façon significative du 1^{er} au 10^e test (fig. 2, exp. 2) ($X^2_r = 3,14$, n.s.). Un certain équilibre est atteint dès le 1^{er} test.

Groupe B : Il est formé de 7 individus qualifiés d'actifs et peu agressifs ayant cependant tous attaqués au moins une fois au cours des 10 tests.

Les pourcentages d'ouvrières de chaque catégorie calculés pour un test et un nid sont comparables à ceux observés dans la première expérience pour l'ensemble des 6 groupes (Tableau I, col. 6, lignes 8 et 1). La fourmilière B donne donc une image moyenne de la répartition des individus des 6 groupes en fonction de leur activité et de leur agressivité. La différence d'activité et d'agressivité du groupe B (Tableau I, col. 3 et 4, lignes 3 et 8), par rapport aux scores réalisés par ses membres dans l'expérience 1, n'est pas significative à .05 (Test de Wilcoxon). L'augmentation du nombre des individus qui mordent plusieurs fois (col. 6, lignes 3 et 8) n'est pas, non plus, significative. Ni le nombre d'attaquants, ni le nombre de morsures n'évoluent au fil des tests ($X^2_r = 3,88$, n.s.) (fig. 3). Le groupe s'est donc réorganisé et présente les différentes catégories d'individus dans les mêmes proportions que lors de la première expérience, alors que les animaux étaient répartis dans 6 nids différents.

Groupes C et D : Ils sont constitués chacun de 9 fourmis soit actives mais n'ayant jamais attaqué (C), soit inactives (D) c'est-à-dire n'étant pas sorties des tubes lors de l'expérience précédente.

Pour ces deux groupes, on note une baisse de l'activité totale (Tableau I, col. 4, lignes 4, 5, 9, 10) qui est significative pour C (.01, test de Wilcoxon). Une certaine activité se manifeste à nouveau lors des derniers tests (fig. 3) et s'accompagne de quelques morsures alors qu'aucun animal n'avait attaqué au cours de la première expérience (Tableau I, col. 3 et 5, lignes 4, 5, 9, 10).

— 3^e expérience : Par suite d'accidents divers (morts, fuites), l'effectif des 6 nids expérimentaux reconstitués comme dans la première expérience est réduit à 51.

Les pourcentages d'ouvrières de chaque catégorie calculés pour un test et un nid expérimental figurent dans le tableau I (col. 6, ligne 12). Ils sont comparables à ceux de la 1^{re} expérience ainsi que le pourcentage d'ouvrières ayant attaqué au moins une fois (test de Mac Nemar portant sur les 37 animaux ayant participé aux expériences 1, 2, 3) au cours des 60 relevés (6 tubes \times 10 tests). Cependant, le nombre de morsures a augmenté (cf. col. 5, lignes 1 et 12) de façon significative ($\alpha = .05$, test de Wilcoxon). Les animaux se révèlent donc plus agressifs au cours de la 3^e expérience, comme on le voit sur la figure 2 et d'autre part leur répartition (fig. 1, exp. 3) montre que la variabilité interindividuelle s'est accentuée.

Les résultats obtenus dans les expériences 1 et 2 sont comparables à ceux qu'obtient M. MEUDEC (1977) à propos de la régulation du comportement de transport du couvain chez *Tapinoma erraticum*. Elle montre en effet que toutes les ouvrières ne participent pas à la tâche de transport et qu'il y a, lors de regroupements, une stabilité dans la proportion des différents groupes d'un niveau donné et donc une certaine plasticité du comportement. Des résultats de même nature ont été obtenus par H. VERRON (1977) pour le transport de matériaux par des ouvrières de *Lasius niger*.

Une étude statistique de corrélation par rangs a été faite pour voir si cette régulation affecte la place qu'occupent les individus les uns par rapport aux autres sur une « échelle d'agressivité », ou ne fait qu'accentuer pour chacun le comportement révélé lors de la 1^{re} expérience.

— *Analyse complémentaire* : Les animaux ayant participé aux trois expériences (occupants des tubes A, B, C, D) et les animaux des tubes A et B

Tableau II. — Coefficients de concordance et de corrélation par rangs de Kendall pour les expériences 1, 2, 3.

Table II. — Kendall coefficients of concordance and Kendall rank correlation coefficients for experiments 1, 2, 3.

	Coefficient de concordance Expériences 1-2-3	Coefficient de corrélation		
		Exp. 1-2	1-3	2-3
Animaux des tubes A + B + C + D	W = 0,69 Sign. à .001	0,58 Sign. à .001	0,54 Sign. à .001	0,90 Sign. à .001
Animaux du tube A	W = 0,34 n.s. à .05	- 0,25 n.s. à .05	0	0,30 n.s. à .05
Animaux du tube B	W = 0,81 Sign. à .05	0,26 n.s. à .05	0,46 n.s. à .05	0,66 Sign. à .05

séparément ont été classés en fonction du nombre de morsures. On a calculé les indices de concordance et effectué une étude de corrélation par rangs de Kendall. Les résultats sont consignés dans le tableau II.

On note que les coefficients de concordance et de corrélation sont élevés et hautement significatifs pour l'ensemble des animaux des tubes A + B + C + D. Pour cette population il y a donc une grande stabilité du rang des animaux les uns par rapport aux autres, surtout due aux animaux des tubes C et D.

Les rangs des animaux du tube A ne présentent pas cette stabilité tandis que ceux du tube B se situent entre les 2 extrêmes.

En effet, pour les animaux du tube A, les rangs fluctuent fortement suivant les regroupements. Ces ouvrières expriment une agressivité plus ou moins forte suivant les congénères qui les entourent : ainsi l'ouvrière K_5 passe, au cours des 3 expériences, d'une forte agressivité à une absence totale de réaction.

Exemple ($\forall K_5$) :

1^{re} expérience : 7 tests avec plusieurs attaques soit 40 morsures.

2^e expérience : 3 tests avec seulement 1 attaque dans chacun d'eux soit 3 morsures.

3^e expérience : 7 tests avec sortie sans aucune morsure.

Pour le tube B composé d'animaux peu agressifs, on constate que les rangs ne sont pas conservés de la 1^{re} à la 2^e expérience mais par contre les rangs adoptés lors de la 2^e expérience sont maintenus au cours de la 3^e (taux de corrélation 0,66, significatif à .05). Ce qui entraîne pour l'ensemble des 3 expériences une concordance élevée significative à .05. Ceci montre bien l'importance de l'expérience acquise par l'individu dans un environnement social donné. En effet, dans les conditions de l'expérience, le statut adopté par l'animal au cours du regroupement par catégorie, subsiste lors d'un retour à la situation initiale.

CONCLUSION

L'apparition d'une ouvrière d'espèce étrangère dans l'environnement proche d'ouvrières de *Myrmica laevinodis* provoque une activité locomotrice orientée vers l'intruse d'une partie des individus et parmi ceux-ci un petit nombre seulement attaque. Le nombre des attaques (= morsures) varie fortement d'un animal à l'autre. De plus, le comportement agressif de certains animaux varie au cours des expériences et des tests successifs.

A - La répétition des tests ne provoque pas d'augmentation du nombre des attaquants mais une augmentation de leur agressivité. Cet accroissement atteint son taux maximum après un nombre de tests et en fonction d'un nombre d'attaquants que l'on s'attache actuellement à préciser.

B - Une modification expérimentale du groupement en fonction des critères d'activité et d'agressivité (exp. 2) entraîne face à l'intrus :

- une diminution de l'activité de l'ensemble des animaux ainsi réunis,
- une diminution de l'agressivité dans le groupe le plus agressif et une apparition de celle-ci chez les moins agressifs.

Il s'est produit une régulation au sein des groupes tendant à faire apparaître dans chacun, tous les degrés d'activité et d'agressivité mis en évidence lors de la première expérience.

Cette régulation de l'agressivité du groupe ne se fait pas par un décalage d'ensemble des individus sur une échelle d'activité et d'agressivité, mais par une restructuration du comportement d'un certain nombre d'animaux.

REMERCIEMENTS. — Nous souhaitons remercier M. J.M. LASSALLE pour son aide apportée lors de l'analyse statistique des résultats.

Références

- CAMMAERTS-TRICOT M.C., 1974. — Production and perception of attractive pheromones by differently aged workers of *Myrmica rubra* (Hymenoptera Formicidae). *Ins. Soc.*, 21, 235-248.
- CAMMAERTS-TRICOT M.C., 1975. — Ontogenesis of the defense reactions in the workers of *Myrmica rubra* L. (Hymenoptera Formicidae). *Anim. Behav.*, 23, 124-130.
- CAMMAERTS-TRICOT M.C., 1977. — Étude démographique annuelle des sociétés de *Myrmica rubra* L. des environs de Bruxelles. *Ins. Soc.*, 24, 147-161.
- FIELDE A.M., 1901. — A study of an ant. *Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 53, 425-449.
- FIELDE A.M., 1903. — Artificial mixed nests of ants. *Biol. Bull.*, 5, 320-325.
- JAISSON P., 1971. — Expériences sur l'agressivité chez les fourmis. *C.R. Acad. Sci.*, 273, 2320-2323.
- JAISSON P., 1972. — Nouvelles expériences sur l'agressivité chez les fourmis ; existence probable d'une substance active inhibitrice de l'agressivité et attractive sécrétée par la jeune Formicine. *C.R. Acad. Sci.*, 274, 302-305.
- MEUDEC M., 1977. — Le comportement de transport du couvain lors d'une perturbation du nid chez *Tapinoma erraticum* (Dolichoderinae). Rôle de l'individu. *Ins. Soc.*, 24, 345-352.
- PLATEAUX L., 1960. — Adoptions expérimentales de larves entre des fourmis de genres différents : *Leptothorax nylanderii* Förster et *Solenopsis fugax* Latreille. *Ins. Soc.*, 7, 163-170.
- PLATEAUX L., 1976. — Hybridation expérimentale de deux espèces de fourmis *Leptothorax*. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 117, 255-271.
- SIEGEL S., 1956. — Non parametric statistics : for the behavioral sciences. Mc Graw-Hill., edit., New York.
- VERRON H., BARREAU S., 1974. — Une technique de marquage des insectes de petite taille. *Bull. Biol.*, 108, 259-262.
- VERRON H., 1977. — Note sur la manifestation de traits éthologiques distinctifs chez les ouvrières de *Lasius niger* (Hyménoptères Formicidae) dans un comportement de transport de matériaux. *C.R. Acad. Sci.*, 285, 419-421.