

Relations interspécifiques chez les fourmis

PAR

Claudine DE VROEY

Laboratoire de Biologie animale et cellulaire, Université libre de Bruxelles
50, av. F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles

Summary

The epigeal ant community in an anthropogenic grassland consists of four species: *Lasius niger* (48,5% of captures in pitfall traps), *Myrmica rugulosa* (40%), *M. scabrinodis* (5,5%) and *M. sabuleti* (6%).

Analysis of the distribution pattern of the captures and calculation of the correlation between the frequencies of the species in each bait suggest a spatial association between foragers of *L. niger* and *M. rugulosa*, but some territorialism for *M. scabrinodis* and *M. sabuleti*.

Competition between foragers was investigated by means of sugar baits. *M. rugulosa* workers were quick to find and exploit the food sources, but soon they were ousted from many of them by huge numbers of *L. niger* which slowly invaded more and more baits. *M. rugulosa* however were able to make up for their loss by their efficient search for sugar sources which were still free of occupancy. *M. scabrinodis* and *M. sabuleti* were able to monopolize firmly a small number of baits, although their foragers were few and only intermittently present at the sugar sources.

Introduction

Le régime alimentaire des fourmis est peu spécialisé : la plupart des espèces récoltent la même gamme d'éléments nutritifs d'origine animale ou végétale. Ainsi, pour les espèces européennes l'apport de glucides se fait essentiellement sous forme de miellat excrété par de nombreuses espèces de pucerons, sans que l'on puisse démontrer une quelconque spécificité (STARY, 1966 ; DUMPERT, 1978).

Dans un même biotope, généralement plusieurs espèces de fourmis cohabitent, sans que pour autant l'on assiste continuellement à des combats de grande ampleur ou de longue durée. Si l'on exclut la spécialisation alimentaire, les solutions les plus couramment adoptées pour réduire la compétition interspécifique sont le partage de l'espace ou du temps. La première solution peut s'exprimer sous forme de territorialité (ex. : *Formica* sp. : DLUSSKY, 1965 ; BRIAN et al., 1965 ; DE BRUYN, 1978) ou de stratification des champs trophiques (ex. : *Myrmica scabrinodis* et *M. ruginodis* BRIAN, 1956). Le

partage du temps mène à l'alternance des cycles d'activité (ex. : *Pogonomyrmex* sp., WHITFORD et al., 1976; espèces diurnes, crépusculaires ou nocturnes, BARONI-URBANI, 1978).

Dans un milieu naturel à nombreuses espèces et interactions multiples, l'étude des relations interspécifiques est trop complexe pour pouvoir être abordée d'emblée. Par contre, un milieu soumis à forte pression humaine et donc relativement pauvre en espèces, permet une première approche simplifiée.

Description du milieu

J'ai choisi un terrain des environs de Bruxelles, dans une zone à la fois agraire et industrialisée. Il s'agit d'une pelouse formant une longue clairière de 625 m × 35 m, orientée O-NO à travers un bois de feuillus et débouchant à l'ouest sur des prairies et des champs; ce terrain est traversé tout du long par une petite route asphaltée à trafic sporadique. Le sol est d'argile très sablonneuse; la végétation originelle de bruyères a été remplacée par une majorité de graminées (*Holcus lanatus* et *Agrostis canina*). La fauche se fait deux fois par an à l'aide d'un tracteur, ce qui a pour effet de damer continuellement le sol. En 1977, durant l'été au cours duquel mes observations ont été effectuées, la faucheuse a épargné la parcelle en expérimentation. Cette parcelle, d'une superficie de 265 m² est située dans la partie la plus ensoleillée de la clairière, au nord du chemin.

De début juin à fin août, les relevés au ras du sol ont donné des températures variant de 15 à 30°, l'humidité relative fluctuant entre 83 et 100%.

Méthodes

Le 1^{er} juin, 71 pièges d'activité ont été répartis en quinconce, environ de 2 m en 2 m, sur toute la parcelle. Chaque piège se compose d'un gobelet de 7 cm de diamètre, enterré au ras du sol et contenant 75 cc d'une solution aqueuse d'acide picrique à saturation, additionnée de 0,1 % de détergent; un auvent de plastique translucide empêche la pluie de faire déborder le piège, sans faire trop d'ombre (ce qui aurait biaisé le passage des fourmis exploratrices). Ces pièges ont été vidés hebdomadairement et ils sont restés en activité jusqu'au 31 août.

Du 10 au 31 août, 71 appâts sucrés ont été déposés à proximité des pièges. Chaque appât est constitué d'une éprouvette à moitié remplie d'une solution aqueuse de sucre et fermée à mi-hauteur par un bouchon d'ouate, imbibé du liquide sucré. Ce système permet d'emprisonner les fourrageuses dans le tube afin de les déterminer (espèce et nombre) et de les ramener ensuite immédiatement, avec l'appât, au point de leur capture, de manière à perturber le moins possible des processus de recrutement et de récolte.

Des tests d'agressivité — relativement frustes — ont été effectués sur le terrain: deux ouvrières sont récoltées de part et d'autre d'une frontière hypothétique et mises en présence, soit en boîte de Petri, soit dans un tube-appât. On observe ensuite si les premiers contacts sont suivis de comportements

agressifs ou non (menaces, prises ; DE VROEY et PASTEELS, 1978 ; DE VROEY, sous presse).

Les résultats de ces tests n'étant pas absolument constants, une interprétation prudente ne peut donc se faire que conjointement à l'analyse d'autres données.

Résultats et discussion

1. Exploratrices et fourrageuses récoltées dans les pièges d'activité

En plus des ouvrières reprises au tableau 1, j'ai récolté une centaine d'ouvrières de *Lasius flavus* ; cette espèce étant essentiellement endogée, les captures en piège d'activité ne sont pas représentatives de la proportion de ses ouvrières dans la population totale de fourmis. Comme de plus, je n'ai jamais observé de récolteuses de *L. flavus* sur les appâts, je n'ai pas tenu compte de cette espèce dans l'analyse des résultats.

	Nombre d'ouvrières	Proportion des espèces	Moyenne (\bar{x})	Ec.-type (δ)	Index de dispersion (δ^2/\bar{x})
<i>Lasius niger</i>	2 126	48,5 %	30	29	28
<i>Myrmica rugulosa</i>	1 748	40 %	25	23	21
<i>Myrmica scabrinodis</i>	238	5,5 %	3	5,5	10
<i>Myrmica sabuleti</i>	254	6 %	3	17	96
Total	4 366	100 %	61	46	34

Tableau 1 — Analyse du contenu des pièges d'activité

Deux espèces dominent numériquement dans les captures : *Lasius niger* et *Myrmica rugulosa*, deux autres ne se retrouvent qu'en faible proportion : *Myrmica scabrinodis* et *M. sabuleti*. Il faut remarquer que dans un biotope naturel de la même région, *M. scabrinodis* et *M. sabuleti* sont beaucoup plus abondantes que *M. rugulosa* et *L. niger*. La poussée démographique de ces dernières et le recul des espèces concurrentes correspond bien aux observations de PISARSKI et al. (1978) en milieu urbain.

Les captures des différentes espèces sont loin d'être réparties uniformément sur tous les pièges. Pour *M. sabuleti*, par exemple, il y a une forte concentration autour de deux points aux deux extrémités du terrain. Pour les autres espèces, les données sont moins flagrantes ; néanmoins les indices de dispersion (tableau 1) démontrent également une nette tendance à l'agrégation. L'intégration de l'analyse spatiale de la densité des prises et des résultats d'agressivité, me permet de supposer la présence de 4 sociétés de *L. niger*, 4 sociétés de *M. rugulosa*, 2 de *M. scabrinodis* et 2 de *M. sabuleti*.

La majorité des pièges d'activité contient des ouvrières appartenant à deux espèces au moins. L'influence de l'abondance locale des fourrageuses d'une espèce sur la présence d'ouvrières des autres espèces peut être examinée par l'application d'un test de corrélation de Spearman (SIEGEL, 1956) : un

coefficient positif signifiant une variation de densité parallèle pour les espèces testées, un coefficient négatif indiquant une certaine ségrégation. Le tableau 2 montre qu'il y a une association spatiale entre *L. niger* et *M. rugulosa*, tandis que *M. scabrinodis* et *M. sabuleti* tendent à éviter les contacts interspécifiques.

<i>L. niger</i> x <i>M. rugulosa</i>	
$r_s = 0,879$	$P < 0,0005$
<i>M. scabrinodis</i> x <i>M. sabuleti</i>	
$r_s = - 0,385$	$P < 0,01$
<i>(L. niger + M. rugulosa)</i> x <i>(M. scabrinodis + M. sabuleti)</i>	
$r_s = - 0,456$	$P < 0,0005$

Tableau 2 — Coefficients de Spearman calculés sur les nombres d'ouvrières capturées dans 71 pièges d'activité.

2. Récolteuses de liquide sucré

Les 4 espèces épiées récoltées dans les pièges d'activité sont venues aux appâts sucrés. On retrouve pour les récolteuses la même dominance numérique globale de *L. niger* et *M. rugulosa* par rapport à *M. scabrinodis* et *M. sabuleti*. Au sein du groupe *L. niger-M. rugulosa* toutefois, les proportions sont différentes de celles trouvées précédemment (tableau 3). Durant les trois semaines précédant le dépôt des appâts, des ouvrières de *L. niger* et *M. rugulosa* étaient capturées en nombre à peu près égal, alors que le nombre total des *L. niger* observées sur les appâts étaient du double de celui des *M. rugulosa*. Le surnombre des récolteuses *L. niger* surprend moins si l'on examine les prises d'ouvrières en pièges d'activité durant la même période : par rapport aux prises précédentes, l'effectif de *L. niger* a triplé, celui de *M. rugulosa* doublé. Ceci peut être le reflet soit d'un recrutement plus intense pour *L. niger*, soit d'une poussée démographique coïncidant curieusement avec le début de l'expérience.

De l'analyse dynamique de l'exploitation des appâts sucrés, il ressort que la dominance numérique de *L. niger* ne s'est pas manifestée d'emblée. Au

Période	Pièges d'activité				Appâts sucrés	
	17.VII-8.VIII		8.VIII-30.VIII		10.VIII-30.VIII	
	Nb	%	Nb	%	Nb	%
<i>L. niger</i>	297	42	925	55	1.144	63
<i>M. rugulosa</i>	311	44	611	36	534	29
<i>M. scabrinodis</i>	48	7	93	5,5	112	6
<i>M. sabuleti</i>	53	7	57	3,5	40	2

Tableau 3 — Comparaison des nombres d'ouvrières récoltées en pièges d'activité et de celles observées sur les appâts sucrés.

début, ce sont au contraire les récolteuses de *M. rugulosa* qui sont les plus nombreuses : le premier jour du dépôt des tubes d'eau sucrée, 40 *M. rugulosa* exploitent 15 appâts, alors qu'il n'y a que 20 *L. niger* répartis sur 5 appâts. Toutefois, dans les jours qui suivent, on observe une forte arrivée de *L. niger*, qui envahissent progressivement un grand nombre de tubes. Parmi ceux-ci 50 % environ sont libres d'occupation au moment de leur découverte par *L. niger*, les 50 % restant sont conquis par expulsion de *M. rugulosa*. BARONI-URBANI et KANOWSKI (1974) décrivent un même type de succession d'espèces sur des appâts protéinolipidiques : des ouvrières de *Monomorium minimum* sont les premières à découvrir et exploiter les appâts, mais elles se font ensuite éliminer très agressivement par *Solenopsis xyloni*. Dans nos observations, l'expulsion de *M. rugulosa* se fait relativement paisiblement. Les premiers *L. niger* s'infiltrèrent aux côtés des récolteuses de *M. rugulosa* et se nourrissent, tout en étant agités de saccades. Ensuite, au fur et à mesure que le rapport numérique s'inverse en leur faveur, les *L. niger* entreprennent d'expulser leurs concurrentes. Plusieurs ouvrières s'emparent chacune d'une *M. rugulosa*, qui s'immobilise, les transportent à quelques centimètres de là, puis les relâchent. Ce comportement a été observé à de nombreuses reprises en d'autres endroits ; le transport interspécifique fait donc partie des relations habituelles entre ces deux espèces.

LE MASNE (1965) rapporte un comportement analogue de *Neomyrma* (= *Manica*) *rubida* vis à vis de *M. scabrinodis* et *M. rubra* : là également il y a immobilisation réflexe et absence de lésion chez l'ouvrière transportée. Le manque de réponse agressive de *M. rugulosa* est à mettre en parallèle avec l'inertie de *M. rubra*, qui mise en présence d'une gamme d'intruses appartenant à diverses espèces, ne réagit que très faiblement à la présence de *L. niger* (DE VROEY, 1979).

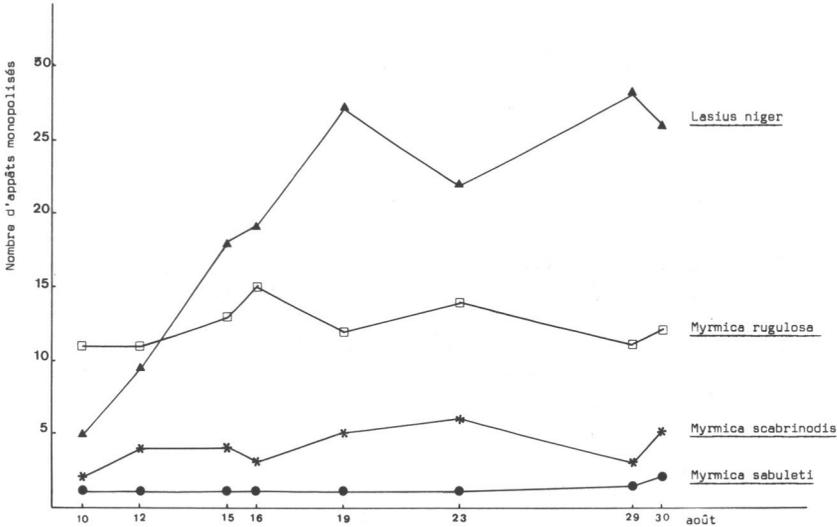


Fig. 1 — Evolution au cours du temps des nombres d'appâts sucrés monopolisés par une espèce.

L'expulsion de *M. rugulosa* ne signifie pas pour autant que cette espèce soit perdante dans la compétition trophique qui l'oppose à *L. niger*. En effet, les récolteuses expulsées explorent activement les environs et découvrent rapidement des appâts encore inoccupés. Ceci leur permet donc d'exploiter un nombre relativement constant de sources sucrées, ainsi que le montre la figure 1.

En ce qui concerne *M. scabrinodis* et *M. sabuleti*, je n'ai jamais observé qu'un très faible nombre de récolteuses sur les appâts, généralement une ou deux, présentes seulement par intermittence. Pourtant les sources où elles s'approvisionnent ne sont pas envahies par d'autres espèces, même lorsque ces sources sont à proximité d'appâts à forte concentration de *L. niger*. Cet isolement spécifique pourrait être attribué à l'existence de facteurs écologiques (sous-sol, végétation, microclimat, etc...) différents du reste de la parcelle. Toutefois, je n'ai rien pu observer qui soutiendrait cette hypothèse. Une autre explication serait celle d'un marquage territorial, éventuellement en synergie avec des comportements agressifs.

L'histoire faunistique de la parcelle n'est malheureusement pas connue. On peut toutefois supposer que *M. scabrinodis* et *M. sabuleti* sont les survivantes de la communauté myrmécologique originelle qui, sous la pression anthropogénique est peu à peu remplacée par l'association *L. niger*-*M. rugulosa*. Ces sociétés de *M. scabrinodis* et *M. sabuleti* ont-elles été réduites par la modification du milieu, tout en étant toujours capables de défendre activement un territoire trophique (aux dimensions adaptées à leur population) ou ont-elles été confinées par les envahisseurs dans les zones les moins favorables à la nidification et à la récolte ? Lors d'observations en milieu de bruyères, j'ai pu constater que les appâts sucrés déposés à la frontière des territoires de *L. niger* et *M. sabuleti* suscitaient un fort recrutement d'ouvrières agressives. Après de brefs combats, non seulement les ouvrières de *M. sabuleti* contrôlaient les appâts, mais elles avaient réussi à déplacer la frontière en leur faveur. Il semblerait donc bien que *M. sabuleti* tout au moins soit capable de défendre activement son territoire contre l'intrusion de *L. niger*.

Conclusions

1. La communauté myrmécologique étudiée se compose de 4 espèces : *L. niger*, *M. rugulosa*, *M. scabrinodis* et *M. sabuleti*; les deux premières sont numériquement dominantes.
2. Ces quatre espèces se partagent des niches différentes :
 - chaque société de *M. scabrinodis* et de *M. sabuleti* fréquente un territoire propre, dont les ressources ne sont pas exploitées par des fourmis d'autres espèces.
 - *L. niger* et *M. rugulosa* sont associées spatialement ; *M. rugulosa* est plus habile à découvrir de nouvelles ressources glucidiques, mais s'en fait progressivement expulser par *L. niger*. *M. rugulosa* serait donc spécialisée dans l'exploitation rapide de ressources éventuellement fugaces, *L. niger* étant capable de monopoliser des ressources stables.

Remerciements

Je tiens à remercier le Prof. Jacques Pasteels, qui m'a soutenue dans la réalisation de ce travail.

Bibliographie

- BARONI-URBANI, C., 1978. Analyse de quelques facteurs autoécologiques influençant la microdistribution des fourmis dans les îles de l'archipel toscan. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, 51 : 367-376.
- BARONI-URBANI, C., KANNOVSKI, P.B., 1974. Patterns in the red imported fire ant, settlement of a Louisiana pasture : some demographic parameters, intraspecific competition and food sharing. *Environm. Entomol.*, 3 : 756-760.
- BRIAN, M.V., 1956. Segregation of species of the ant genus *Myrmica*. *J. Anim. Ecology* 25 : 319-337.
- BRIAN, M.V., HIBBLE, J., STRADLING, D.J., 1965. Ant Pattern and Density in a Southern English Heath. *J. Anim. Ecology*, 34 : 545-555.
- DE BRUYN, G.J. 1978. Food territories in *Formica polyctena*. *Neth. J. Zool.* 28 : 55-61.
- DE VROEY, C., 1979. Aggression and Gause's law in ants. *Physiol. Entomol.* 4 : 217-222.
- DE VROEY, C., sous presse, 1979. Mesure de l'agressivité chez *Myrmica rubra* (*M. laevinodis*). *Biology of Behaviour*.
- DE VROEY, C., PASTELLS, J., 1978. Agonistic behaviour of the ant *Myrmica rubra* L. *Insectes sociaux*, 25 : 247-265.
- DLUSSKY, G.M., 1965. Protected territory of ants. *Zh. Zool.* 26 : 479-489.
- DUMPERT, K., 1978. Das Sozialleben der Ameisen. Verlag Paul Parey, Berlin & Hamburg, 253 p.
- LE MASNE, G., 1965. Les transports mutuels autour des nids de *Neomyrma rubida* un nouveau type de relations interspécifiques chez les fourmis. *Actes du V^e congrès IUSSI, Toulouse*, 303-322.
- PISARSKI, B., CZECHOWSKI, W., 1978. Influence de la pression urbaine sur la myrmécofaune. *Memorabilia Zool.* 29 : 109-128.
- SIEGEL, S., 1956. Non parametric statistics for the Behavioural Sciences. Mac Graw Hill Kogakusha Ltd. 312 p.
- STARY, P., 1966. Aphid parasites and their relationship to aphid attending ants, with respect to biological control. *Ins. Soc.* 3 : 185-202.
- WHITFORD, W.G., JOHNSON, P., RAMIREZ, J., 1976. Comparative ecology of the harvester ants *Pogonomyrmex barbatus* & *P. rugosus*. *Ins. Soc.* 23 : 117-132.