Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 91 (2008-2009)
Heft: 1

Artikel: Formica pratensis (Hyménoptères : Formicidae) dans le canton de Vaud : état des peuplements et importance des talus de routes comme milieu de substitution

Autor: Freitag, Anne / Dischinger, Christel / Cherix, Daniel

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-282144

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 13.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Bull. Soc. vaud. Sc. nat. 91.1: 47-68 ISSN 0037-9603

Formica pratensis (Hyménoptères: Formicidae) dans le canton de Vaud: état des peuplements et importance des talus de routes comme milieu de substitution

par

Anne FREITAG[1], *Christel DISCHINGER*[1] *et Daniel CHERIX*[1,2]

Résumé.–FREITAG A., DISCHINGER C. et CHERIX D., 2008. *Formica pratensis* (Hyménoptères: Formicidae) dans le canton de Vaud: état des peuplements et importance des talus de routes comme milieu de substitution. *Bull. Soc. vaud. Sc.nat. 91.1*: 47-68. *Formica pratensis* (Hyménoptères Formicidae) figure sur la liste rouge des espèces menacées de Suisse. Cette espèce de fourmis des bois colonise les milieux herbacés ouverts comme les prés et prairies sèches peu exploités, les talus bien exposés. Face à la raréfaction de ces habitats liée à l'intensification de l'agriculture, elle colonise de plus en plus souvent les talus herbeux en bordure de routes. Afin de mieux comprendre la situation actuelle de l'espèce et ses besoins en milieux naturels, nous avons mené une étude à large échelle dans le canton de Vaud (Suisse). *F. pratensis* se rencontre sur l'ensemble du territoire, principalement en dessous de 800 m, mais elle ne semble plus aussi fréquente qu'autrefois. *F. pratensis* recherche surtout des stations en pente, bien exposées au soleil et avec une végétation assez ouverte. De tels milieux se faisant de plus en plus rares dans le paysage agricole moderne, les talus de route apparaissent souvent comme une alternative (ou milieu de substitution) pour *F. pratensis*. Les importantes perturbations (pollution, fauche répétitive, pauvreté du milieu) ne permettent toutefois pas aux sociétés de fourmis de se développer pleinement et la survie de l'espèce passe par la sauvegarde d'autres milieux ouverts exploités extensivement. Grâce aux données collectées, un suivi comparatif des populations pourra être effectué dans les années à venir.

Mots clés: *Formica pratensis,* Formicidae, espèce menacée, talus de route, milieu de substitution

[1]Musée de zoologie, Pl. Riponne 6 – CP, CH-1014 Lausanne.
E-mail: Anne.Freitag@vd.ch
[2]Département d'Ecologie et Evolution, Biophore, Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne.

CODEN: BSVAA6

© Société vaudoise des Sciences naturelles
Droits de reproduction réservés

Abstract.–FREITAG A., DISCHINGER C. and CHERIX D., 2008. *Formica pratensis* (Hymenoptera Formicidae) in the Canton de Vaud: population status and importance of roadside verges as alternative habitat. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat. 91.1*: 47-68.
Formica pratensis (Hymenoptera Formicidae) is listed in the Swiss Red List of Threatened Species. This red wood ant species lives in open areas like dry heathlands, warm meadow lands and sunny slopes. Faced with the loss of such habitats due to intensification of agriculture, this species often settles on roadside verges. To gain a better understanding of the current situation of this species and the natural habitats it needs, we undertook a large scale study in the Canton de Vaud (Switzerland). *F. pratensis* occurs on the whole territory, mostly below 800 m, but seems to have become less abundant than in the past. *F. pratensis* looks for places on a slope, well exposed to the Sun and with scarce or low vegetation. Unfortunately today, such habitats are scarce and are becoming even rarer due to modern agricultural practices. Roadside verges provide an alternative habitat. But frequent mowing causing high disturbance, pollution and poor habitat quality (low food supply) restrict the development of *F. pratensis* societies. The long-term survival of this species requires the protection of other open areas with extensive management. Thanks to the collected data a comparative survey of ant populations can be conducted in the future.

Keywords: *Formica pratensis,* Formicidae, threatened species, roadside verges, alternative habitat

Introduction

En ratifiant l'accord des Nations Unies sur la biodiversité (Convention de Rio de 1992), la Suisse a pris l'engagement de protéger sa biodiversité (Kohli 1997, Lamb 1997, Baur *et al.* 2004). Cette démarche implique non seulement de connaître l'état actuel de la biodiversité en Suisse (Office fédéral de l'Environnement OFEV 2006), mais aussi d'identifier les dangers menaçant cette diversité pour assurer sa protection. Dans ce contexte, un des objectifs prioritaires de l'Office fédéral de l'Environnement est la mise à jour des listes rouges d'espèces menacées ou en voie de l'être.

Les fourmis des bois (Hyménoptères Formicidae, *Formica* groupe *rufa* Goropashnaya *et al.* 2004) figurent parmi ces animaux menacés et plusieurs espèces sont inscrites sur les listes rouges (Agosti et Cherix 1994, IUCN 1996). En effet, malgré la protection dont elles sont l'objet depuis 1966 (Loi fédérale sur la protection de la nature et du paysage), les fourmis des bois sont en régression en Suisse (Kutter 1963, Gleyre 1999). L'ampleur exacte de ce phénomène n'est pas connue faute de données fiables collectées à grande échelle, mais nos observations de terrain semblent indiquer que ces insectes deviennent de plus en plus rares, en particulier en plaine. *Formica pratensis* Retzius 1783 fait partie des espèces de fourmis des bois inscrites sur liste rouge, mais sa situation réelle en Suisse est très mal connue. Cette espèce est essentiellement liée aux milieux ouverts et elle n'a donc pas été l'objet d'autant d'attention que les espèces forestières de fourmis des bois considérées comme des auxiliaires du forestier dans la lutte contre les ravageurs (Gösswald 1978,

1979, ROSENGREN *et al.* 1979, GÖSSWALD 1989, 1990, Office national des forêts 1999).

Les connaissances actuelles sur la répartition de *F. pratensis* en Suisse sont très incomplètes. Elles proviennent surtout d'une campagne de recensement menée dans les années 1960 (KUTTER 1961,1962 et 1965b) et d'un important effort d'échantillonnage lancé par le WWF une dizaine d'années après (CHERIX 1977, KISSLING 1985). Ces études visaient principalement les espèces forestières et les données collectées sur *F. pratensis* sont donc peu nombreuses. D'après ces travaux, cette espèce est principalement distribuée sur le Plateau, dans les Préalpes et au Tessin, le plus souvent à moins de 1500 m d'altitude. Les données disponibles sur l'abondance de *F. pratensis* en Suisse sont également lacunaires. Selon FOREL (1915), cette espèce était très abondante («sehr häufig») au début du 20e siècle dans les prés de toute la Suisse. Durant la seconde moitié du 20e siècle, KUTTER (1977) la qualifiera encore d'abondante («häufig»). D'après notre expérience récente de terrain, nous ne pouvons plus la qualifier de fréquente, mais l'imprécision des données anciennes rend toute comparaison impossible.

Formica pratensis colonise de préférence les milieux chauds et secs comme les prairies sèches embroussaillées, les landes sèches et les talus bien exposés près de peuplements forestiers (SEIFERT 1996), ainsi que les lisières de forêt (OTTO 1968). En l'absence de concurrence avec d'autres espèces de fourmis des bois, elle peut également se rencontrer localement en forêt. En Suisse, FOREL (1920) la signale dans les prés, le long des haies, en lisière de forêt. KUTTER (1977) mentionne aussi qu'elle s'installe très souvent dans les prés et en bordure de chemins. Elle est également observée dans des forêts de conifères ou de feuillus, plutôt en lisière ou dans les clairières (KUTTER 1962, KISSLING 1985).

A l'instar de nombreuses autres espèces animales et végétales (WILSON *et al.* 1999), *F. pratensis* a souffert de l'intensification des pratiques agricoles et de la raréfaction des prairies maigres. Aujourd'hui, elle semble surtout coloniser les talus herbeux en bordure de route. Ce type d'habitat, qui se caractérise par une végétation ouverte et une forte pente permettant une bonne insolation de la fourmilière, constitue sans doute un milieu de substitution remplaçant les prés et prairies sèches devenus trop rares. Mais ces talus sont soumis à de très fortes pressions dont la pollution (SPELLERBERG 1998, TRUSCOTT *et al.* 2005) et la fauche (PARR and WAY 1988), généralement effectuée à l'aide de machines qui broient la végétation et donc particulièrement destructrice pour les fourmilières. La situation actuelle semble très peu favorable à l'espèce. Mais le manque de données à disposition, tant sur la distribution et l'abondance réelle de l'espèce que sur les habitats qu'elle colonise, rend toute appréciation objective impossible. Pour combler ces lacunes, nous avons entrepris une étude sur *F. pratensis* avec trois objectifs principaux:

1) Effectuer une mise à jour de nos connaissances sur la distribution de *F. pratensis* dans le canton de Vaud. Nous disposerons ainsi de données fiables nous permettant de suivre l'évolution des populations.

2) Déterminer quels sont les types d'habitats colonisés aujourd'hui par *F. pratensis* et quels sont les principaux facteurs éco-géographiques déterminant sa présence dans notre région.

3) Voir dans quelle mesure les talus de routes représentent un milieu de substitution pour *F. pratensis* et analyser quels avantages et inconvénients ces sites peuvent représenter pour l'espèce et pour sa survie à long terme.

Espèce étudiée

La taxonomie au sein genre *Formica* sensu stricto est depuis toujours problématique (Betrem 1960, Vepsäläinen and Pisarski 1981, Pamilo 1987, Seifert 1991, Goropashnaya 2003, Goropashnaya *et al.* 2004). L'espèce *F. pratensis* Retzius 1783 regroupe actuellement plusieurs taxa autrefois considérés comme des espèces distinctes: *Formica pratensis*, *F. nigricans* Emery 1909, *F. pratensoides* Gösswald 1951 et *F. cordieri* Betrem 1960 (Kutter 1965a, Seifert 1992, Bolton 1995, Seifert 2007).

Formica pratensis construit des fourmilières en grande partie souterraines. La partie épigée forme un dôme souvent assez aplati constitué de terre excavée et de chaumes de graminées ou autres éléments herbacés grossiers (figure 1), parfois d'aiguilles de conifères (Dlusskii 1967, Kutter 1977, Gösswald 1989, Seifert 1996). Une couronne de végétation assez dense entoure souvent les nids situés sur les talus. Les fourmilières installées sur sol meuble dans des stations peu pentues présentent parfois une «zone de terre remuée» («Erdauswurf» en allemand), c'est-à-dire qu'elles sont entourées d'une zone de sol pauvre en végétation et parcouru de nombreuses galeries creusées par les fourmis.

Les sociétés sont souvent monogynes (une seule reine pondeuse par fourmilière) ou faiblement polygynes (plusieurs reines pondeuses par fourmilière) et monodômes (société occupant une seule fourmilière), parfois polygynes et polydômes (société occupant plusieurs fourmilières connectées en réseau) (Gösswald 1951, Pamilo 1987, Rosengren *et al.* 1993, Pamilo *et al.* 1994). La fondation de nouvelles sociétés se fait par bourgeonnement (création d'une nouvelle fourmilière à partir d'un nid existant et déménagement d'une partie de la société) ou par parasitisme social temporaire (une jeune reine parasite une colonie d'une fourmi hôte du genre *Formica* sous-genre *Serviformica*, remplaçant peu à peu les individus de la colonie hôte par des ouvrières de sa propre espèce jusqu'à disparition complète des fourmis parasitées) (Kutter 1969, Gösswald 1989, Horstmann *et al.* 1994, Beye *et*

al. 1998, SEIFERT 2007). Comme pour les autres espèces de fourmis des bois, l'alimentation de *Formica pratensis* se compose essentiellement de proies animales (insectes et autres petits invertébrés, SÖRENSEN und SCHMIDT 1987a et b) et de miellat de pucerons.

Figure 1.–Fourmilière de *Formica pratensis* installée sur un talus de route.

ZONE D'ÉTUDE ET TECHNIQUES D'ÉCHANTILLONNAGE

Cette étude a été menée de 2002 à 2005 dans le canton de Vaud. La zone d'étude comprend l'ensemble du canton, à l'exclusion des zones d'altitude où le climat est considéré comme trop rude pour l'installation de *Formica pratensis* (= niveaux thermiques 1 à 6 selon SCHREIBER *et al.* 1977, correspondant à une saison de végétation de moins de 150 jours et une température moyenne d'avril à octobre inférieure à 9.0 °C). La zone d'étude s'étend ainsi jusqu'à 1200-1400 m d'altitude environ. L'intérieur des forêts n'a pas été exploré car cette espèce semble peu coloniser ce type d'habitat (FOREL 1920, KISSLING 1985).

Trois techniques d'échantillonnage complémentaires ont été utilisées pour recenser les fourmilières de *F. pratensis* : a) recensement dirigé non exhaustif des fourmilières, b) échantillonnage aléatoire-stratifié, c) recensement exhaustif sur des parcelles de 4 x 4 km^2.

Le recensement dirigé non exhaustif consiste à inventorier toutes les fourmilières de *F. pratensis* rencontrées au hasard de nos déplacements à travers la zone d'étude. Cette approche permet d'obtenir un maximum de

données de présence de l'espèce, mais elle biaise les observations en faveur de sites en bordure de routes ou de chemins. Différents nids de *F. pratensis* observés à l'occasion d'autres études menées à la même période dans le canton de Vaud ont également été pris en compte (A. Freitag, non publié).

Le recours à un échantillonnage aléatoire-stratifié nous a permis d'obtenir des données plus précises sur les préférences écologiques de *F. pratensis*, grâce à une planification rigoureuse de l'échantillonnage des stations à visiter. Trois variables éco-géographiques ont été prises en compte pour stratifier l'échantillonnage: 1) niveau thermique, 2) pente et orientation de la station et 3) type d'habitat colonisé. Les niveaux thermiques, tels que décrits par SCHREIBER *et al.* (1977), permettent de décrire au moyen d'une seule variable semi-quantitative les conditions climatiques locales. Trois strates d'échantillonnage ont été définies en regroupant les niveaux thermiques: a) zone à climat qualifié ci-après de «frais» (niveaux 7 à 10 de SCHREIBER *et al.* 1977, avec une saison de végétation de 150 à 200 jours et une température moyenne d'avril à octobre de 9.0 à 13.0 °C; représente 45% de la surface de la zone d'étude), b) climat «doux» (niveaux 11 et 12, saison de végétation de 200 à 210 jours et température moyenne d'avril à octobre de 13.0 à 14.0 °C; 31% de la zone d'étude) et c) climat «chaud» (niveaux 13 à 16, saison de végétation de 210 à 245 jours et température moyenne d'avril à octobre de 14.0 à 16.0°C; 24% de la zone d'étude). Les conditions d'insolation de la station ont été décrites en combinant pente et orientation du site. Nous avons défini trois catégories d'exposition en nous basant sur notre expérience et sur les résultats de nombreux travaux démontrant l'importance de ce paramètre chez les *Formica* (KNEITZ *et al.* 1962, RAMMOSER 1965, KLIMETZEK 1970, KISSLING 1985, FREITAG *et al.* 2001, MAGGINI *et al.* 2002): a) station plate (pente $\leq 10°$) sans exposition, b) station en pente (pente $> 10°$C) exposée à l'est ou au sud (exposition considérée comme «favorable», de 80° à 240°), c) station en pente, exposée à l'ouest ou au nord (exposition considérée comme «peu favorable», de 260° à 360° et de 0° à 60°). Une zone tampon de 20° entre chaque catégorie d'orientation a été créée afin de souligner la différence d'exposition. Enfin, le type d'habitat colonisé par *F. pratensis* a été choisi comme troisième variable stratifiante. Deux catégories ont été distinguées: les bandes herbeuses et talus en bordure de routes, et les «autres milieux ouverts». La notion de talus de route ne recouvre pas une entité biologique cohérente (GONSETH 1992), mais nous l'utilisons ici comme concept typologique. Il s'agit d'un élément linéaire du paysage, enherbé, non cultivé, bordant une route ou un chemin carrossable (figure 2A, B). La bande plate qui borde directement la route est nommée «banquette», la zone en pente étant considérée comme talus au sens strict. Les «autres milieux ouverts» regroupent une grande diversité de milieux potentiellement favorables à l'installation de *F. pratensis*. D'après notre expérience et les données provenant de la littérature, ces milieux sont très

Figure 2.–Habitats potentiels de *F. pratensis*. A: talus de route, fauché dans sa partie basse; B: talus de route et pâturage extensif; C: talus de labour entre les champs; D: pâturage extensif sur talus.

divers: il peut s'agir de prés et de prairies exploités de façon extensive (figure 2D), de talus non labourés entre deux champs (= talus de labours, figure 2C), de zones de végétation improductive, parfois partiellement embroussaillées («terrains vagues», parcelles non exploitées, bordures de champs…), etc. Ces milieux se caractérisent par la présence de végétation herbacée, parfois de buissons ou d'arbres isolés, mais surtout par l'absence de travaux agricoles intensifs tels que les labours ou les cultures. Les prés intensifs, les pâturages temporaires sur prairies ensemencées en sont donc exclus, de même que les jardins individuels ou les terrains soumis à une tonte régulière.

Sur la base des trois variables d'échantillonnage retenues et de leur découpage en catégories, 18 combinaisons environnementales ont été définies (3 classes de niveaux thermiques x 3 catégories d'exposition x 2 types d'habitat), formant autant de strates d'échantillonnage. Pour définir aléatoirement les stations à visiter sur le terrain, nous avons généré une série de coordonnées aléatoires en les répartissant dans les 3 classes de niveau thermique. Une zone de 4 km^2 a été délimitée autour de chacun de ces points. Ces zones ont ensuite été visitées sur le terrain et le premier site présentant les bonnes caractéristiques d'exposition et de type d'habitat (par exemple «talus de route exposé au sud»

ou «autre milieu plat sans exposition») a été échantillonné. Dix réplicats ont été échantillonnés dans chaque strate, soit 180 stations au total. Sur le terrain, les stations (d'une surface de 100 à 500 m^2) ont été définies comme des surfaces homogènes au niveau des variables de l'échantillonnage.

Finalement, trois zones de 4 x 4 km^2 situées respectivement vers les villages de St. Saphorin-sur-Morges (coordonnées centrales 526.000/156.000), Arnex-sur-Orbe (529.000/172.000) et Sugnens (541.000/167.000) ont été choisies pour un échantillonnage exhaustif des fourmilières de *F. pratensis*. Ces régions présentent toutes des caractéristiques potentiellement favorables à l'établissement de *F. pratensis* (paysage agricole assez varié, vallonné, plus ou moins structuré, pas trop de forêts ni de constructions, réseau routier avec routes assez importantes offrant des talus de route, etc.). Au sein de chaque région de 16 km^2, toutes les fourmilières de *F. pratensis* observées ont été recensées. Seuls les milieux forestiers n'ont pas été explorés.

Pour chaque fourmilière recensée sur le terrain, dix ouvrières ont été collectées pour confirmation de l'identification en laboratoire (KUTTER 1977, SEIFERT 1996). Ce matériel est déposé dans les collections du Musée cantonal de zoologie à Lausanne.

PARAMÈTRES ÉCO-GÉOGRAPHIQUES

Divers paramètres décrivant l'ensemble de la zone d'étude ont été extraits au moyen d'un système d'information géographique (SIG) (Arc View de ESRI 1996). Il s'agit de: a) la distribution des altitudes (d'après le Modèle Numérique de Terrain à résolution de 25 m, MNT25), b) le taux de couverture forestière et de surfaces bâties (obtenu à partir de la Statistique de la superficie 1992/97 de l'Office fédéral de la Statistique) et c) la longueur de toutes les routes et des chemins carrossables (= routes et chemins de classes 1 à 4 selon Office fédéral de la topographie 2003).

Sur le terrain, plusieurs paramètres éco-géographiques ont été relevés auprès des fourmilières recensées: a) pente de la station au niveau de la fourmilière, b) exposition de la station et c) type d'habitat (talus de route ou «autre milieu ouvert»). D'autres informations ont été extraites au moyen d'un SIG (ArcView): d) altitude d'après le MNT25, e) niveau thermique selon SCHREIBER *et al.* (1977) et f) type de route adjacente pour les fourmilières en bordure de route (d'après les cartes topographiques suisses au 1:25'000, Office fédéral de la topographie 2003).

Un recensement exhaustif des talus de route et des autres milieux ouverts potentiellement favorables à *F. pratensis* a été réalisé dans les régions de 4 x 4 km^2 d'Arnex-sur-Orbe et de St. Saphorin-sur-Morges. Ces milieux ont été cartographiés pour apprécier leur distribution spatiale et leur surface

approximative a été calculée. Pour les talus de routes, seules les bandes de plus de 1 m de large ont été prises en compte. Dans la région de St. Saphorin-sur-Morges, deux paramètres supplémentaires ont été mesurés: la longueur de l'ensemble des routes et chemins carrossables ainsi que la surface des talus et banquettes en fonction du type de route adjacente.

Résultats

Au total, 234 fourmilières ont été recensées. Nous avons échantillonné 141 nids lors du recensement dirigé non exhaustif mené à travers l'ensemble de la zone d'étude. Au cours de l'échantillonnage aléatoire-stratifié, seuls 24 nids ont été relevés sur l'ensemble des 180 stations visitées (tableau 1). Finalement, 70 fourmilières ont été observées dans les trois stations de 16 km^2 (dont 1 nid déjà recensé dans le cadre de l'échantillonnage aléatoire-stratifié).

Tableau 1.–Echantillonnage aléatoire-stratifié: nombre de stations occupées par *Formica pratensis* et nombre de fourmilières recensées (en italique) selon les différentes combinaisons de paramètres d'échantillonnage (10 stations visitées par combinaison). NO: exposition de 80° à 240°; SE: exposition de 260° à 60°).

		Type d'habitat et catégorie d'exposition						
		Talus de routes			**Autres milieux ouverts**			
	Exposition	**NO**	**SE**	**Plat**	**NO**	**SE**	**Plat**	total
Climat	**«frais»**	1 / *1*	8 / *9*	1 / *1*	1 / *1*	0	0	11 / *12*
	«doux»	1 / *1*	5 / *5*	0	1 / *1*	2 / *3*	0	9 / *10*
	«chaud»	1 / *1*	0	0	0	1 / *1*	0	2 / *2*
	total		17 / *18*			5 / *6*		*22 / 24*

Formica pratensis est présente sur l'ensemble de la zone d'étude (figure 3). Les observations particulièrement denses dans certaines régions (Gros-de-Vaud, région de Bofflens, Arnex-sur-Orbe) trahissent un effort d'échantillonnage plus intense dans ces sites. A l'inverse, les régions de la Vallée de Joux, du Pays d'Enhaut ou de la Plaine de la Broye ont été relativement peu visitées. D'après les résultats obtenus lors du recensement exhaustif dans trois régions de 16 km^2, avec 6, 15 et 49 fourmilières observées à St. Saphorin-sur-Morges, Sugnens et respectivement Arnex-sur-Orbe, la densité globale en fourmilières (tous milieux confondus) varie entre 0.4 à 3.1 nids/km^2.

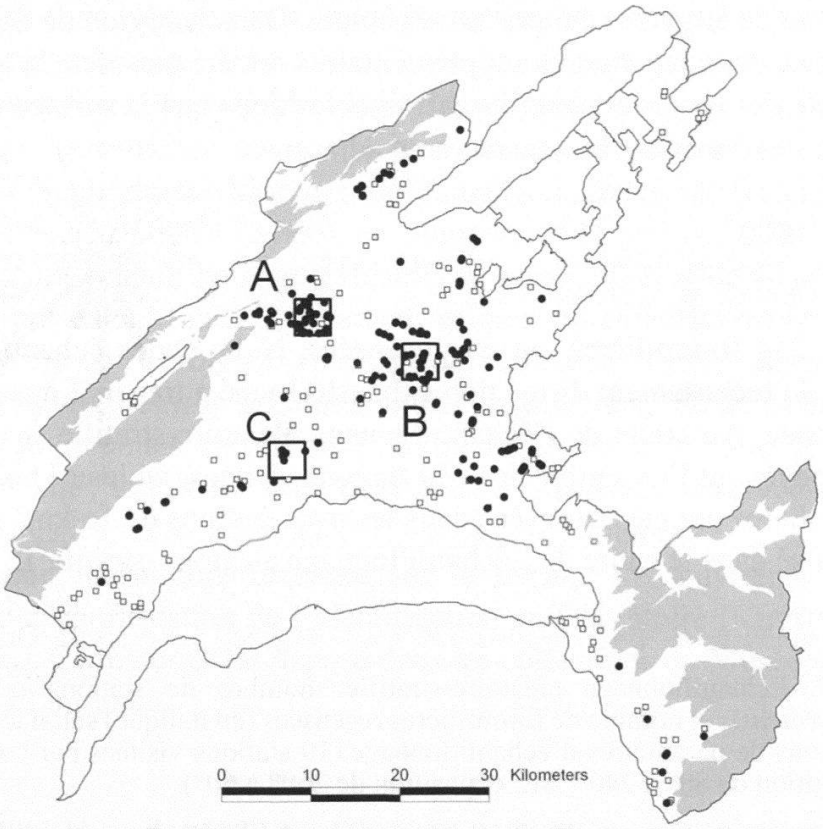

Figure 3.–Echantillonnage de *Formica pratensis* à travers le canton de Vaud. Points noirs: 234 fourmilières recensées; petits carrés blancs: 120 stations visitées lors de l'échantillonnage aléatoire-stratifié; grands carrés: régions de 4x4 km^2 soumises à un échantillonnage exhaustif des fourmilières (A: Arnex-sur-Orbe, B: Sugnens, C: St. Saphorin-sur-Morges). En gris: régions hors zone d'étude (climat considéré comme trop rude).

Les fourmilières ont été observées de 440 m à 1260 m d'altitude, avec 80% des nids situés entre 500 et 800 m (figure 4A). La limite de 800 m d'altitude au-delà de laquelle les fourmilières deviennent nettement plus rares correspond aussi à un changement dans l'occupation du territoire. Jusqu'à 800 m, le terrain d'étude se caractérise par un couvert forestier assez réduit (occupant 23% du territoire) et une importante surface dévolue aux bâtiments, routes et infrastructures (22% du territoire entre 370 et 500 m, 9% entre 500 et 800 m). Dès 800 m, la tendance s'inverse: les forêts représentent 57% du terrain d'étude et les zones bâties n'occupent plus que 6% du territoire.

Les résultats obtenus lors de l'échantillonnage aléatoire-stratifié indiquent que le niveau thermique influence significativement la distribution de *F. pratensis* ($Chi^2 = 7.00$, $p = 0.0302$). Les fourmilières sont très rares dans la zone de climat «chaud» (Tableau 1), puis se répartissent de façon presque équivalente entre les zones de climat «doux» et «frais». Une distribution assez identique apparaît en considérant la totalité des fourmilières recensées: 15% seulement

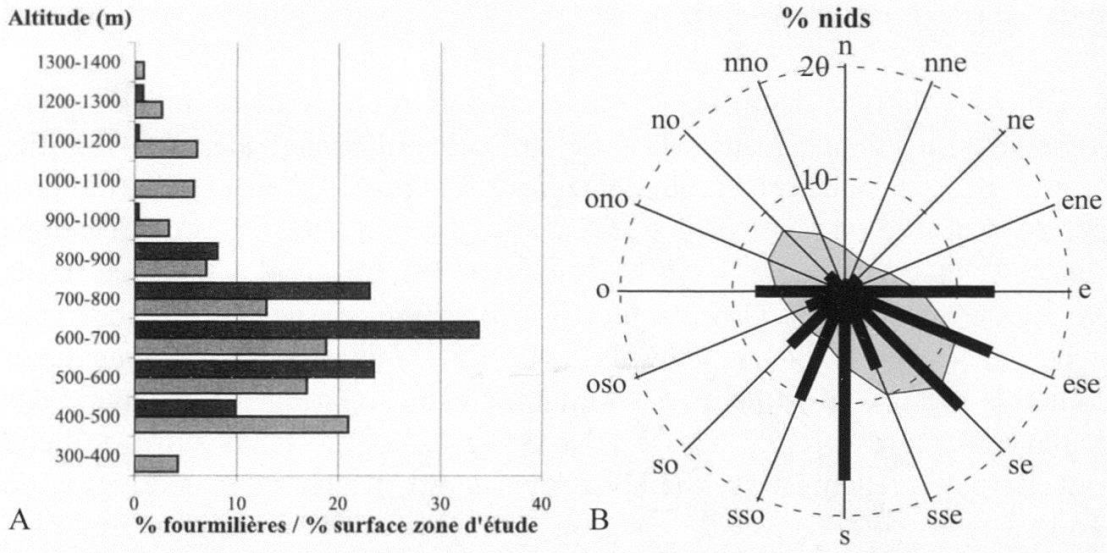

Figure 4.–Distribution des fourmilières de *F. pratensis* selon deux paramètres géographiques. A. Répartition altitudinale des fourmilières (en noir; N =234) par rapport à la distribution des altitudes de la zone d'étude (en gris). B. Orientation des stations occupées par les fourmilières (N =194), pour les sites avec une pente supérieure à 10°, et expositions représentées dans la zone d'étude (en gris).

des nids sont localisés dans la zone de climat «chaud» de la région d'étude alors que respectivement 39% et 46% des fourmilières sont situées en climat «doux» et «frais». Cette distribution n'est toutefois qu'indicative en raison de l'effort d'échantillonnage variable d'une région à l'autre et de l'inégalité de surface des trois zones climatiques dans la zone d'étude. L'exposition de la station apparaît comme un critère important pour l'installation de *F. pratensis* (figure 4B). Sur les 223 fourmilières où ce paramètre a été relevé, 75% sont situées sur des stations orientées entre est et ouest-sud-ouest (exposition 70° à 250°, considérée comme «favorable») et 12% sur des stations orientées entre ouest et est-nord-est (exposition peu favorable). Les fourmilières restantes (13%) sont installées sur des stations à pente nulle ou très faible (≤ 10°), donc sans orientation. La préférence de *F. pratensis* pour les stations à orientation «favorable» est également nette dans le cadre de l'échantillonnage aléatoire-stratifié (tableau 1): 18 fourmilières sont présentes dans cette catégorie contre 5 dans la catégorie «orientation peu favorable» et 1 seule dans les stations plates sans exposition ($Chi^2 = 19.76$, $p < 0.001$).

16% des fourmilières ont été observées sur des stations plates ou à pente très faible (≤ 10°) et 8% dans des stations à pente faible (entre 15° et 25°). La majorité des nids (64%) sont situés sur des pentes comprises entre 30° et 45°, et finalement 12% occupent des stations très en pente (50° et plus). Les nids présents dans les stations à pente marquée (≥ 30°) privilégient une orientation vers le sud-est (70% des fourmilières avec exposition est à sud) alors que les

nids situés sur terrain à faible pente (15° à 25°) sont le plus souvent exposés entre le sud et l'ouest (73% des fourmilières).

Le choix du type de milieu colonisé, talus de route ou autre milieu ouvert, varie selon les données analysées. Selon l'échantillonnage aléatoire-stratifié, *F. pratensis* s'installe préférentiellement sur les talus de route (18 fourmilières sur 24; $Chi^2 = 5.042$, $p = 0.0247$, avec correction de Yates). Les observations menées sur 3 régions de 4 x 4 km^2 donnent une image plus nuancée. Dans la région d'Arnex-sur-Orbe, seules 18 fourmilières sur les 49 observées sont situées sur les banquettes et talus de route. Ces zones constituent toutefois presque trois quarts des milieux à disposition: la surface totale des banquettes représente 5.7 ha, les talus de routes 4.3 ha et les autres milieux ouverts potentiellement favorables à *F. pratensis* 3.9 ha, pour une région de 16 km^2 (soit 1'600 ha). Dans la région de Sugnens, les fourmilières sont plus fréquentes sur les talus (10 nids contre 5 dans les autres milieux ouverts) et dans la région de St. Saphorin-sur-Morges la répartition est égale entre les deux types d'habitat (3 fourmilières dans chaque type d'habitat). Dans ce dernier site, les banquettes représentent 8.0 ha, les talus de routes 3.2 ha et les autres milieux ouverts 5.3 ha. En considérant la totalité des fourmilières observées, 66% des nids sont situés sur les banquettes et talus de routes. Ces valeurs sont toutefois biaisées par la visibilité plus grande des nids présents le long des axes routiers empruntés pour parcourir le terrain d'étude. Les fourmilières observées en bordure de routes sont le plus souvent installées sur les talus à proprement parler (73 fourmilières sur 92 nids en bordure de route pour lesquels la localisation précise banquette/talus a été notée) plutôt que sur les banquettes. Le type de route que bordent les talus et banquettes influence la distribution des fourmilières. La très grande majorité (82%) des nids situés le long d'une route ou d'un chemin carrossable bordent une route de classe 1 (= route de 7 m de large au minimum) ou 2 (= route de 4-7 m de large environ) alors que ces routes ne constituent que 29% des routes et chemins carrossables présents dans la zone d'étude. D'après les observations menées dans la région de St. Saphorin-sur-Morges, les talus et banquettes sont plus importants le long des routes de classes 1 et 2 (en moyenne 1.8 m^2 de banquette et 1.4 m^2 de talus par mètre linéaire de route) que le long des routes et chemins de classes 3 et 4 (en moyenne 0.9 m^2 de banquette et 0.2 m^2 de talus par mètre linéaire de route).

Les fourmilières observées dans d'autres milieux que les zones herbeuses en bordure de route (80 nids) colonisent principalement les talus de labours (35 nids). Les prés et pâturages en pente, peu exploités et souvent légèrement embroussaillés, abritent environ un quart des fourmilières (21 nids). Les autres nids ont été observés dans des sites variés: en plein village sur les talus devant les villas (3 nids), dans des stations de végétation en friche (5 nids), sous les barrières en limite de pâturage (4 nids), vers des haies et lisières de forêt près

des pâturages (7 nids), etc. Les milieux forestiers n'ayant pas été explorés, très peu de nid ont été recensés dans ce type d'habitat (3 nids observés dans de jeunes plantations très ouvertes).

Un peu plus de la moitié des fourmilières recensées sont isolées (139 nids), sans autre nid dans un rayon de 100 m (= sociétés monodômes). Parmi les stations avec plus d'un nid, la très grande majorité (29 sites) n'abritent que 2, voire 3 fourmilières. Trois sites seulement (tous des talus de labours) abritent des colonies polydômes d'une certaine ampleur avec respectivement 8, 10 et 10 fourmilières.

Discussion

Les études de terrain visant à comprendre l'écologie ou la biologie des organismes ne sont plus très en vogue à l'heure actuelle. Pourtant, la demande existe pour des données récentes et précises décrivant la situation des espèces animales et végétales en Suisse. Les grands projets actuels comme le monitoring de la biodiversité en témoignent (Hintermann *et al.* 2002, Office fédéral de l'Environnement OFEV 2006). Dans un tel contexte, les observations de terrain et les recherches portant sur l'écologie des organismes ont toute leur importance. Notre étude sur *Formica pratensis* va exactement dans ce sens. En étudiant cette espèce citée sur les listes rouges (Agosti et Cherix 1994, IUCN 1996), nous avons cherché à combler quelques lacunes de nos connaissances sur sa situation actuelle, sur ses besoins en milieux naturels et sur les dangers qui la menacent.

Habitat de F. pratensis

La distribution de *F. pratensis* à travers le canton de Vaud est avant tout influencée par l'altitude et le niveau thermique, variables corrélées. Cette espèce a principalement été observée en plaine, dans les zones de climat qualifié de «doux» à «assez doux» par Schreiber *et al.* (1977), et devient nettement plus rare au-dessus de 800 m d'altitude. Ces résultats vont dans le même sens que les observations issues de la campagne de recensement des fourmis des bois menée par le WWF entre 1973 et 1983 en Suisse qui montre que 96% des fourmilières de *F. pratensis* sont situées à moins de 800 m d'altitude (Kissling 1985). Dans le cadre de notre étude, *F. pratensis* n'a pas été recherchée au-dessus de 1200-1400 m, mais cette espèce se rencontre parfois à des altitudes supérieures dans des sites ouverts bien exposés (C. Bernasconi comm. pers., Seifert 1996). La raréfaction de *F. pratensis* observée dans le canton de Vaud dès 800 m d'altitude s'explique sans doute entre autres par l'augmentation du couvert forestier à partir de cette altitude. Dès 800 m, la forêt occupe plus de la

moitié du territoire vaudois, contre moins d'un quart à des altitudes inférieures, alors que *F. pratensis* recherche surtout des milieux ouverts. Outre l'altitude, l'exposition et la pente de la station constituent deux variables importantes pour l'installation de *F. pratensis*. Cette espèce privilégie les stations en pente et exposées au soleil, surtout matinal. L'orientation des fourmilières vers l'est ou le sud se retrouve chez la plupart des espèces de *Formica* qui construisent un dôme de matériel végétal (KISSLING 1985, DEVENOGES 1999, BORGES 2001, FREITAG 2002, MAGGINI *et al.* 2002) et permet aux fourmis de profiter du soleil dès le matin pour chauffer le nid et ses habitants. Chez *F. pratensis*, l'exploitation de la pente des talus est sans doute d'autant plus importante que le nid est généralement assez plat, en raison des matériaux de construction utilisés. Comme cette espèce ne semble pas pratiquer de thermorégulation active susceptible de réchauffer l'intérieur du nid (GALLÉ 1973), une bonne insolation de la surface de la fourmilière est importante. Ainsi, les nids situés sur une station où la pente est assez marquée sont le plus souvent orientés vers l'est, le sud-est ou le sud, profitant des rayons du soleil déjà pendant la matinée. Par contre, les fourmilières installées dans des sites à pente plus faible et donc peu chauffées par les rayons solaires obliques du matin sont plutôt orientées vers le sud, bénéficiant du soleil lorsqu'il est à son zénith.

La grande majorité des fourmilières observées ont été recensées sur des talus de route, confirmant que ce type d'habitat est très régulièrement colonisé par *F. pratensis*. Il est par contre très difficile de déterminer si les fourmis sont réellement plus fréquentes dans ce type de milieu que dans d'autres milieux ouverts. D'après l'échantillonnage aléatoire-stratifié, c'est très nettement le cas, mais le nombre de fourmilières recensées dans ce cadre est faible. De plus, les observations menées dans les trois régions de St. Saphorin-sur-Morges, Arnex-sur-Orbe et Sugnens indiquent que ces fourmis peuvent aussi privilégier d'autres milieux. Deux types d'habitats accueillent ensemble plus de la moitié des nids recensés: il s'agit des talus (au sens strict) de route et des talus de labour. Bien que situés dans des contextes très différents, ils présentent une structure très comparable, avec une pente généralement supérieure à 30° et une fauche plus ou moins régulière qui empêche l'embroussaillement et la fermeture du milieu. Les pâturages extensifs en pente, parfois encore utilisés pour faire paître des moutons, ou les prés en pente, difficiles à entretenir, constituent un autre type d'habitat où nous avons régulièrement trouvé des nids de *F. pratensis*. Ces milieux ouverts, peu productifs ou difficiles à exploiter, sont malheureusement de moins en moins représentés en Suisse (KOEPPEL *et al.* 1991, OFAT *et al.* 1994, ZEH *et al.* 2001). Avec l'orientation actuelle de l'agriculture qui vise un maximum de productivité, les surfaces d'exploitation extensive ou en friche subissent soit une intensification des pratiques agricoles, soit un abandon qui conduit à un fort embroussaillement. Or ces deux évolutions sont défavorables à la présence de *F. pratensis*. Le paysage tend également à

être nivelé pour faciliter les travaux agricoles, alors que ce sont justement les zones de talus, les pentes peu exploitées qui sont recherchées par les fourmis. Les petites structures paysagères (haies, buissons, boqueteaux, cultures en terrasses, bordures de prés, prairies et chemins, petites surfaces peu ou pas du tout exploitées près d'une croisée de chemins, d'une borne ou d'une chapelle, voir KOEPPEL *et al.* 1991), qui revêtent tant d'importance dans la structuration du paysage et qui offrent une multitude d'habitats pour la faune et la flore sont aussi les premières à disparaître à l'occasion des remaniements parcellaires provoqués par les améliorations foncières. La réorganisation de la géométrie des parcelles, l'aménagement de la nature liées à ces «améliorations» conduisent le plus souvent à la disparition des éléments structurant le paysage et donc à son appauvrissement général (KOEPPEL *et al.* 1991). Dans ces conditions, il n'est pas étonnant d'observer que certains organismes, en particulier des invertébrés et des plantes, trouvent parfois «refuge» sur les talus de route (WAY 1977, BENNETT 1991, GONSETH 1992, EVERSHAM and TELFER 1994, RIES *et al.* 2001). Ces milieux sont dans une certaine mesure comparables à des prés de fauche non amendés et ils constituent, en particulier sur le Plateau, les derniers sites de ce type à disposition de la flore et de la faune. Ils offrent donc un refuge potentiel aux végétaux et insectes normalement inféodés aux prairies maigres.

La colonisation des talus de route

Pour *F. pratensis*, les talus de routes présentent plusieurs caractéristiques intéressantes. Outre la pente et l'ouverture de la végétation déjà signalées, les talus de routes forment un réseau dense et sont omniprésents dans le paysage. Même s'ils atteignent une surface totale comparable, les autres milieux ouverts favorables à *F. pratensis* sont nettement plus dispersés et isolés les uns des autres. Au moment de la fondation d'une nouvelle société par parasitisme social temporaire, une femelle sexuée de fourmi qui a quitté la fourmilière où elle est née a plus de chance de trouver un talus de route qu'un autre milieu ouvert à proximité de son lieu de naissance. L'importance des talus de routes comme «corridors de circulation» ou comme «réservoirs biologiques» a été démontrée pour de nombreux organismes (WAY 1977, BENNETT 1991, VERMEULEN 1993, EVERSHAM and TELFER 1994, MAJOR *et al.* 1999, SAARINEN *et al.* 2005). Dans le cas de *F. pratensis*, les talus de route peuvent servir d'habitat de substitution aux autres milieux ouverts favorables, en particulier dans les régions où ces milieux sont devenus très rares. Mais l'espèce ne pourra sans doute pas se maintenir à long terme uniquement dans ce type d'habitat qui n'offre pas toutes les ressources nécessaires au bon développement des sociétés. A chaque fauche, les fourmilières subissent de très importants dégâts. La destruction de la partie épigée du nid n'est généralement pas immédiatement fatale à la société car les fourmilières de *F. pratensis*, contrairement aux autres espèces

de fourmis des bois, sont surtout souterraines. Les nids, décapités années après années, sont inlassablement reconstruits. Mais ces dégâts occasionnent tout de même une forte mortalité parmi les fourmis, soit directement lors du passage des machines, soit indirectement par la vulnérabilité des insectes après la disparition de la surface protectrice du nid. De plus, l'énergie que les ouvrières doivent déployer pour reconstruire la fourmilière doit limiter les possibilités de développement de la société et peut-être même affecter la production de sexués. De telles sociétés affaiblies par les dégâts occasionnés au nid sont sans doute très vulnérables à tout stress supplémentaire (manque de nourriture, dégâts naturels occasionnés par des prédateurs, empoisonnement par des polluants liés au trafic routier ou aux pratiques agricoles, maladies voir SORVARI *et al.* 2007, etc.), de sorte que la survie de *F. pratensis* est certainement moindre sur les talus de route que dans d'autres habitats. Les fourmis qui construisent leur nid à distance de la route, en haut du talus là où l'entretien est moins intense (voir figure 2A), subissent moins de dégâts. De telles zones moins fauchées ne s'observent toutefois que sur des talus assez larges, comme ceux qui bordent les routes importantes. Il est également intéressant de noter que les fourmilières sont souvent installées à la limite entre le haut du talus et le terrain adjacent, profitant ainsi de la pente du talus tout en étant partiellement épargnées par la fauche. Le développement des sociétés de *F. pratensis* sur les talus de route est également limité par le manque de surface et de ressources alimentaires (petits invertébrés, miellat de pucerons) dans ces étroites bandes herbacées. Sachant que l'abondance en nourriture joue un rôle important pour la production des sexués chez les fourmis des bois (DESLIPPE and SAVOLAINEN 1994, SORVARI and HAKKARAINEN 2007), il est à craindre que les sociétés installées dans des milieux pauvres ne contribuent pas à l'apparition de nouveaux sexués indispensables au maintien de l'espèce. Coincés entre une route et un autre milieu souvent cultivé, les talus de route abritent rarement plus de deux fourmilières sur le même tronçon et ne sont donc pas propices à la formation de colonies polydômes. Les banquettes et talus étroits qui bordent les routes secondaires et les chemins carrossables sont parmi les sites les moins intéressants pour *F. pratensis* car soumis à une trop forte pression de fauche et trop petits.

Assurer un suivi des populations

Nos observations de terrain, basées sur différentes stratégies d'échantillonnage, ne nous permettent pas de quantifier précisément l'importance actuelle des populations de *F. pratensis* dans le canton de Vaud. Il paraît toutefois assez clair que cette espèce ne peut plus être qualifiée de fréquente comme le faisaient FOREL (1915) ou KUTTER (1977). Si nous pouvons admettre que *F. pratensis* est en régression, il est par contre impossible de quantifier le recul

faute de données comparables entre deux périodes d'observation. Ce problème est d'ailleurs récurrent lorsqu'il s'agit de documenter la régression des fourmis des bois en général. Soit les observations sont très ponctuelles, concernant seulement quelques nids (KUTTER 1963), soit la période d'observation est très courte (3 ans par exemple pour KLIMETZEK 1972). Les données relevées au cours de notre étude ont justement pour objectif de corriger ce problème. Grâce à la localisation géographique précise des fourmilières recensées, il est possible de retourner sur le terrain à intervalles réguliers pour suivre l'évolution des populations. A elle seule, cette approche n'est toutefois pas suffisante, car elle ne permet que de documenter le maintien ou la disparition des nids, pas l'apparition de nouvelles sociétés. Or le taux annuel de disparition-apparition des fourmilières est élevé. Dans un suivi réalisé sur 12 ans en Forêt Noire, KLIMETZEK (1981) observe une «mortalité» annuelle de près de 25% des nids de *F. pratensis* pour une «natalité» de 39%. Les recensements exhaustifs menés dans trois stations de 4 x 4 km^2 offrent un excellent outil pour un suivi plus fiable. En renouvelant les inventaires tous les 10 ans par exemple, il est possible de suivre l'évolution réelle des populations, en prenant aussi bien en compte les nids qui se maintiennent ou qui disparaissent que les nouvelles fourmilières qui pourraient apparaître. Cette approche permettra aussi de documenter l'évolution des populations sur les talus de routes par rapport aux autres milieux ouverts pour voir si la survie des fourmis y est plus faible ou non.

Protection

La situation de *F. pratensis* dans le canton de Vaud révèle un paradoxe. La densification du réseau routier, qui va de pair avec l'urbanisation, a contribué en partie à la raréfaction et à la fragmentation de l'habitat de cette espèce. Le très faible nombre de colonies recensées sur le pourtour du Léman ou dans le Chablais en est l'exemple. Malgré nos nombreux déplacements dans ces régions, nous n'y avons trouvé que très peu de fourmilières. La très faible densité de *F. pratensis* dans ces régions est sans doute en partie liée à l'urbanisation élevée. Mais paradoxalement, les larges talus qui bordent les nombreuses routes des zones très urbanisées offrent à leur tour un milieu de substitution pour les fourmis.

La présence de ces talus n'est toutefois pas suffisante pour contrer la régression de *F. pratensis*. Des mesures de protection actives doivent être prévues, comme un entretien approprié des talus de routes. Pour des raisons de sécurité routière, il n'est pas possible de renoncer au fauchage de la partie du talus la plus proche de la route, mais un entretien différencié du reste de talus permettrait aux fourmilières de subir moins de dégâts et donc de se développer. Les nids de grande taille, souvent entourés d'une couronne de végétation qui

les rend très visibles, sont parfois épargnés lors des travaux d'entretien. Les nids sont même parfois signalés par des piquets colorés (figure 1), au même titre que le sont les obstacles à éviter (bornes, pierres…). Mais il s'agit là plutôt d'exceptions qui ne concernent en général que des nids déjà assez conséquents et pas la majorité des petites fourmilières en développement. Diminuer la fréquence de la fauche sur une partie du talus (figure 2A), ou effectuer une fauche moins rase serait bénéfique à *F. pratensis*. Le maintien d'îlots peu ou non fauchés peut également se révéler très profitable comme refuges pour de nombreux autres animaux et comme banque de graines pour les plantes. Malgré tout, les talus de routes ne doivent pas être considérés comme une solution à la disparition des autres milieux ouverts non cultivés. Ils constituent tout au plus des ponts entre les sites où l'espèce est bien implantée et offrent des voies de colonisation vers d'autres régions. Mais la survie à long terme de l'espèce nécessite le maintien, et si possible l'extension, des surfaces d'exploitation extensive ou en friche. Seuls ces sites peuvent abriter des colonies polydômes importantes de *F. pratensis*, véritables réservoirs de population.

La protection des fourmis des bois, et de *Formica pratensis* en particulier dans les milieux ouverts, peut être bénéfique aux autres invertébrés présents dans les stations concernées. En tant que prédateurs importants (Sörensen et Schmidt 1987a et b) nécessitant un assez vaste territoire de chasse, les fourmis des bois témoignent par leur présence d'une certaine richesse du milieu. Protéger les fourmis des bois et leur habitat revient à protéger de nombreux autres organismes, conférant à ces fourmis le statut d'espèce «parapluie» (Roberge and Angelstam 2004).

Bibliographie

Agosti D. et Cherix D., 1994. Liste rouge des fourmis menacées de Suisse. *In* OFEFP, (Ed.) Listes rouges des espèces animales menacées de Suisse. OFEFP, Berne. p. 45-47.

Baur B., Duelli P., Edwards P.J., Jenny M., Klaus G., Künzle I., Martinez S., Pauli D., Peter K., Schmid B., Seidl I. et Suter W., 2004. La biodiversité en Suisse. Etat, sauvegarde, perspectives. Haupt Verlag, Berne Stuttgart Vienne. 237 p.

Bennett A.F., 1991. Roads, roadsides and wildlife conservation: a review. *In* Saunders D. A. et Hobbs R. J., (Eds): Nature conservation 2: The role of corridors. Surrey Beatty & Sons, p. 99-118.

Betrem J.G., 1960. Über die Systematik der *Formica rufa*-Gruppe. *Tijdschrift voor Entomologie 104*: 51-81.

Beye M., Neumann P., Chapuisat M., Pamilo P. and Moritz R.F.A., 1998. Nestmate recognition and the genetic relatedness of nests in the ant *Formica pratensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology 43*: 67-72.

Bolton B., 1995. A new general catalogue of the ants of the world. Harvard University Press, London. 504 p.

Borges A.I., 2001. Sampling along the trails to model the distribution of wood ants in the Swiss National-Park? Diplôme postgrade, University of Lausanne. 20 p. + annexes.

CHERIX D., 1977. Les fourmis des bois et leur protection. WWF Suisse et CSEE, Zurich, Zofingue. 32 p.

DESLIPPE R.J. and SAVOLAINEN R., 1994. Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants. *Journal of Animal Ecology 63*: 756-764.

DEVENOGES A., 1999. Distribution des fourmis des bois (groupe *rufa*) au Parc national suisse, PNS. Applications à l'aide d'un système d'information géographique, SIG. Diplôme, Université de Lausanne. 49 p. + annexes.

DLUSSKII G.M., 1967. Murav'i roda Formika (Hymenoptera, Formicidae, genus *Formica*), Izdatel'stvo «Nauka». Version traduite en anglais. Moscow. 216 p.

ESRI, 1996. ArcView GIS 3.2a. ESRI Inc.

EVERSHAM B.C. and TELFER M., 1994. Conservation value of roadside verges for stenotopic heathland Carabidae: corridors or refugia? *Biodiversity and Conservation 3*: 538-545.

FOREL A., 1915. Fauna insectorum helvetiae. Hymenoptera Formicidae. Die Ameisen der Schweiz. Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, Dübendorf. 77 p.

FOREL A., 1920. Les fourmis de la Suisse. Le Flambeau, La Chaux-de-Fonds. 333 p.

FREITAG A., 2002. «FORMIS-2000». Inventaire et protection des fourmis des bois du canton de Vaud. Lausanne, Musée cantonal de zoologie. 36 p. + annexes.

FREITAG A., GUISAN A. et CHERIX D., 2001. Application d'un échantillonnage aléatoire stratifié pour l'étude de la distribution des fourmis des bois. *Actes Colloque Insectes Sociaux 14*: 27-31.

GALLÉ L.J., 1973. Thermoregulation in the nest of *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Biologica, Szeged 19*: 139-142.

GLEYRE M., 1999. Bilan du programme Jorlog: état des connaissances faunistiques dans les forêts de la Ville de Lausanne (Jorat). Approche globale de la biodiversité: application d'un SIG. Evolution dans le temps: exemple du groupe *Formica rufa*. Diplôme, Universités de Genève et Lausanne. 45 p. + annexes.

GONSETH Y., 1992. La faune des Lépidoptères diurnes (Rhopalocères) des talus routiers et ferroviaires du Jura neuchâtelois. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 65*: 413-430.

GOROPASHNAYA A.V., 2003. Phylogeographic structure and genetic variation in *Formica* ants. Ph.D. Thesis, Acta Universitatis Upsaliensis. 36 p.

GOROPASHNAYA A.V., FEDOROV V.B. and PAMILO P., 2004. Recent speciation in the *Formica rufa* group ants (Hymenoptera, Formicidae): inference from mitochondrial DNA phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution 32*: 198-206.

GÖSSWALD K., 1951. Über den Lebenslauf von Kolonien der roten Waldameise. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere 80*: 27-63.

GÖSSWALD K., 1978. Zur Klassifizierung, Bonitierung und Auswertung von Waldameisen-Nestern. *Waldhygiene 12*: 193-256.

GÖSSWALD K., 1979. Verschiedene Lebensweise und Bedeutung der Waldameisen und nahestehender Arten. *Bulletin SROP II-3*: 75-78.

GÖSSWALD K., 1989. Die Waldameise. Band 1: Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten. Aula-Verlag, Wiesbaden. 660 p.

GÖSSWALD K., 1990. Die Waldameise. Band 2: Die Waldameise im Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. Aula-Verlag, Wiesbaden. 510 p.

HINTERMANN U., WEBER D., ZANGGER A. et SCHMILL J., 2002. Monitoring de la biodiversité en Suisse, MBD, rapport intermédiaire. Berne. 88 p.

HORSTMANN K., ROMMEL M. und BLASINSKI S., 1994. Untersuchungen zur Gründung neuer Völker bei *Formica pratensis* RETZIUS (Hymenoptera, Formicidae). *Waldhygiene 20*: 43-56.

IUCN, 1996. 1996 IUCN red list of threatened animals. IUCN, Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni. 448 p.

KISSLING E., 1985. Untersuchungen über die Biotopansprüche und einen allfälligen Rückgang von Roten Waldameisen aus der *Formica rufa*-Gruppe in der Schweiz. Dissertation, ETHZ. 76 p.

KLIMETZEK D., 1970. Zur Bedeutung des Kleinstandorts für die Verbreitung hügelbauender Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe (Hymenoptera: Formicidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie 66*: 84-95.

KLIMETZEK D., 1972. Veränderungen in einem natürlichen Vorkommen hügelbauender Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe im Verlauf von drei Jahren (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux 19*: 1-5.

KLIMETZEK D., 1981. Population studies on hill building wood-ants of the *Formica rufa*-group. *Oecologia 48*: 418-421.

KNEITZ G., GERNERT W. und RAMMOSER H., 1962. Hügelbauende Waldameisen (Formicidae, Gen. *Formica*) in den Vogesen. *Waldhygiene 4*: 203-219.

KOEPPEL H.-D., SCHMITT H.-M. et LEISER F., 1991. Le paysage sous pression. Transformation du paysage suisse. Chiffres et interdépendance. OFAT, OFEFP, Berne. 154 p.

KOHLI E., 1997. Monitoring de la biodiversité en Suisse: un programme de surveillance. *Environnement 2/97*: 29-30.

KUTTER H., 1961. Bericht über die Sammelaktion schweizerischer Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 112*: 788-797.

KUTTER H., 1962. Bericht über die Sammelaktion schweizerischer Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe 1960/61. *Waldhygiene 4*: 193-202.

KUTTER H., 1963. Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis unserer Waldameisenfauna. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 114*: 646-653.

KUTTER H., 1965a. *Formica nigricans* Em. (= *cordieri* Bondr.) bona species ? *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 37*: 138-150.

KUTTER H., 1965b. Über die Verbreitung der Waldameisen in der Schweiz. *Collana Verde 16*: 231-235.

KUTTER H., 1969. Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. *Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 171*: 5-62.

KUTTER H., 1977. Insecta Helvetica Fauna. 6: Hymenoptera Formicidae. Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, Zürich. 298 p.

LAMB R., 1997. Convention sur la biodiversité biologique: un bilan. *Environnement 2/97*: 27-28.

MAGGINI R., GUISAN A. and CHERIX D., 2002. A stratified approach for modeling the distribution of a threatened ant species in the Swiss National Park. *Biodiversity and Conservation 11*: 2117-2141.

MAJOR R.E., SMITH D., CASSIS G., GRAY M. and COLGAN D.J., 1999. Are roadside strips important reservoirs of invertebrate diversity? A comparison of the ant and beetle faunas of roadside strips and large remnant woodlands. *Australian Journal of Zoology 47*: 611-624.

OFAT, DFJ, OFEFP et DFI, 1994. Le paysage sous pression. Suite. Période d'observation: 1978-1989. OFAT, DFJ, OFEFP, DFI, Berne. 54 p.

Office fédéral de l'environnement OFEV, 2006. Etat de la biodiversité en Suisse. Synthèse des résultats du monitoring de la biodiversité en Suisse (MBD). Etat: mai 2006. Berne. 67 p.

Office fédéral de la topographie, 2003. Signes conventionnels et autres informations relatives aux cartes nationales. 12 p.

Office national des forêts, 1999. Les fourmis au secours de la forêt. ONF, Gap. 53 p.

OTTO D., 1968. Zur Verbreitung der Arten der *Formica rufa* Linnaeus-Gruppe. I. Häufigkeit, geographische Verteilung und Vorzugsstandorte der Roten Waldameisen im Gebiet der Deutschen Demokratischen Republik. *Beiträge zur Entomologie 18*: 671-692.

PAMILO P., 1987. Population genetics of the *Formica rufa* group. *In* Eder J. et Rembold H., (Eds): Chemistry and biology of social insects. Verlag J. Peperny, München. p. 68-70.

PAMILO P., SUNDSTRÖM L., FORTELIUS W. and ROSENGREN R., 1994. Diploid males and colony-level selection in *Formica* ants. *Ethology Ecology & Evolution 6*: 221-235.

PARR T.W. and WAY J.M., 1988. Management of roadside vegetation: the long-term effects of cutting. *Journal of Applied Ecology 25*: 1073-1087.

RAMMOSER H., 1965. Zur Verbreitung der Hügelbauenden Waldameisen im Spessart. *Waldhygiene 6*: 44-82.

RIES L., DEBINSKI D.M. and WIELAND M.L., 2001. Conservation value of roadside prairie restoration to butterfly communities. *Conservation Biology 15*: 401-411.

ROBERGE J.-M. and ANGELSTAM P., 2004. Usefulness of the umbrella species concept as a conservation tool. *Conservation Biology 18*: 76-85.

ROSENGREN R., SUNDSTRÖM L. and Fortelius W., 1993. Monogyny and polygyny in *Formica* ants: the result of alternative dispersal tactics. *In* Keller L., (Ed.): Queen Number and Sociality in Insects. Oxford Science Publications, p. 309-333.

ROSENGREN R., VEPSÄLÄINEN K. and WUORENRINNE H., 1979. Distribution, nest densities, and ecological significance of wood ants (the *Formica rufa* group) in Finland. *Bulletin SROP II-3*: 183-213.

SAARINEN K., VALTONEN A., JANTUNEN J. and SAARINO S., 2005. Butterflies and diurnal moths along road verges: Does road type affect diversity and abundance ? *Biological Conservation 123*: 403-412.

SCHREIBER K.-F., KUHN N., HUG C., HÄBERLI R. et SCHREIBER C., 1977. Niveaux thermiques de la Suisse. Département fédéral de Justice et Police, Berne. 69 p. + 5 cartes

SEIFERT B., 1991. The phenotypes of the *Formica rufa* complex in East Germany. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz 65*: 1-27.

SEIFERT B., 1992. *Formica nigricans* Emery, 1909 - an ecomorph of *Formica pratensis* Retzius, 1783 (Hymenoptera, Formicidae). *Entomologica Fennica 2*: 217-226.

SEIFERT B., 1996. Ameisen. Beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag, Augsburg. 352 p.

SEIFERT B., 2007. Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. Lutra - Verlags- und Vertriebsgesellschaft, Görlitz. 368 p.

SÖRENSEN U. und SCHMIDT G.H., 1987a. Das Beutespektrum der Waldameisen (Genus: *Formica*, Hymenoptera) in der Bredstedter Geest (Schleswig-Holstein) im Jahre 1980. *Waldhygiene 17*: 59-84.

SÖRENSEN U. und SCHMIDT G.H., 1987b. Vergleichende Untersuchungen zum Beuteeintrag der Waldameisen (Genus: *Formica*, Hymenoptera) in der Bredstedter Geest (Schleswig-Holstein). *Zeitschrift für Angewandte Zoologie 103*: 153-177.

SORVARI J. and HAKKARAINEN H., 2007. The role of food and colony size in sexual offspring production in a social insect: an experiment. *Ecological Entomology 32*: 11-14.

SORVARI J., RANTALA L.M., RANTALA M.J., HAKKARAINEN H. and EEVA T., 2007. Heavy metal pollution disturbs immune response in wild ant populations. *Environmental Pollution 145*: 324-328.

SPELLERBERG I.F., 1998. Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Global Ecology and Biogeography Letters 7*: 317-333.

TRUSCOTT A.M., PALMER S.C.F., MCGOWAN G.M., CAPE J.N. and SMART S., 2005. Vegetation composition of roadside verges in Scotland: the effects of nitrogen deposition, disturbance and management. *Environmental Pollution 136*: 109-118.

VEPSÄLÄINEN K. and PISARSKI B., 1981. The taxonomy of the *Formica rufa* group: Chaos before order. *In* Howse P.E. et Clement J.-L., (Eds): Biosystematics of social insects. Academic Press, London. p. 27-35.

VERMEULEN H.J.W., 1993. The composition of the Carabid fauna on poor sandy roadsides verges in relation to comparable open areas. *Biodiversity and Conservation 2*: 331-350.

WAY J.M., 1977. Roadside verges and conservation in Britain: a review. *Biological Conservation 12*: 65-74.

WILSON J.D., MORRIS A.J., ARROYO B.E., CLARK S.C. and BRADBURY R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agriculture, Ecosystems & Environment 75*: 13-30.

ZEH W., MEIER H., ROTH U., KELLER V., ZEH H., GREMMINGER T. et HENGEL J., 2001. Le paysage sous pression, Suite 2. ODT, OFEFP, DETEC, Berne. 48 p.

Manuscrit reçu le 10 octobre 2007