

Recherche écofaunistique sur les Fourmis du genre *Formica* L. de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois) et hauts-marais voisins (Hymenoptera, formicidae). I, Liste des espèces et leurs biotopes préférentiels

Autor(en): Vernier, Richard

Objektyp: Article

Zeitschrift: Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles

Band (Jahr): 115 (1992)

PDF erstellt am: 13.09.2024

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-89353>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

RECHERCHE ÉCOFAUNISTIQUE
SUR LES FOURMIS DU GENRE *FORMICA* L.
DE LA TOURBIÈRE DU CACHOT
(JURA NEUCHÂTELOIS)
ET HAUTS-MARAIS VOISINS
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)
I. LISTE DES ESPÈCES
ET LEURS BIOTOPES PRÉFÉRENTIELS

par

RICHARD VERNIER

AVEC 4 FIGURES ET 3 TABLEAUX

INTRODUCTION

Formica L. est le genre éponyme de la sous-famille des Formicinae. Il compte un peu plus de 150 espèces décrites, dont une trentaine en Europe (BERNARD 1968, KUTTER 1977). Ces dernières, de conformation et de mœurs souvent bien distinctes, sont réparties en plusieurs sous-genres par les myrmécologues européens (KUTTER 1977, CHERIX 1986), bien que la validité au niveau mondial de tels taxons soit sujette à caution (COLLINGWOOD 1979). Seules à peu près huit espèces européennes sont incluses dans le sous-genre *Formica* s. str. En font partie environ six espèces du groupe *rufa*, qui sont les Fourmis des bois proprement dites (COLLINGWOOD 1979).

Globalement, *Formica* est un genre dominant dans beaucoup de régions tempérées-froides de l'hémisphère nord, en compagnie des genres *Myrmica* Latr. et *Lasius* F. (BERNARD 1968, COLLINGWOOD 1979). Un taxon bien moins riche dans ces régions, le genre *Camponotus* Mayr, regroupe les grandes Fourmis charpentières du groupe *herculeanus*, à ne pas confondre avec les Fourmis des bois. Un certain nombre de *Formica* européennes ont une répartition eurosibérienne plutôt septentrionale, quelques-unes étant franchement boréo-alpines: des milieux plutôt froids, comme les tourbières comptoises (du Plateau jurassien français), abritent ainsi fréquemment des populations isolées de ces espèces, comme on le sait au moins depuis VANDEL ou BONDROIT (*in* BERNARD 1968)¹.

¹ Ce fait vient d'être confirmé par la découverte de *F. uralensis* à la tourbière du Béliu par Vincent Letoublon en 1989 (comm. pers.).

On voit donc aisément l'intérêt d'un inventaire faunistique dans les tourbières du Jura suisse également. Parmi celles-ci, la tourbière du Cachot, dans la partie nord-est de la vallée de La Brévine (NE), est certainement le site le plus étudié par le Laboratoire d'écologie animale de l'Université de Neuchâtel. De nombreux travaux décisifs pour la connaissance des biocénoses de ce type de milieu y ont en effet été effectués depuis plus de vingt ans (MATTHEY 1986). Cette tourbière est de plus très peuplée en Fourmis des bois, et constituait à ce titre une base idéale pour une étude globale du genre *Formica* dans les marais tourbeux hauts-jurassiens.

Le présent article résume une partie de notre travail de certificat (VERNIER 1990, non publié). Il en reprend notamment deux principaux thèmes, à savoir la composition spécifique des peuplements locaux et pour chaque espèce quelques rudiments d'auto-écologie.

LES MILIEUX ÉTUDIÉS

Les trois stations, très proches, qui ont servi de cadre à cette recherche faunistique sont situées dans la partie nord-est de la vallée de La Brévine, à une altitude approximative de 1050 m (coordonnées de la tourbière du Cachot: 541 200/206 300). Elles constituent les reliques d'une ancienne tourbière plus vaste, qui devait atteindre près de 2 km de long sur 500 m de large (MATTHEY 1971). Actuellement se succèdent, du nord-est au sud-ouest :

- Marais-Rouge (Les Seignes-Jeanne);
- la tourbière du Cachot proprement dite (ou du Bas-du-Cerneux);
- Le Marais (Sous-les-Maix), station elle-même divisée en deux secteurs très inégaux (fig. 1).

De surface relativement réduite — aucun secteur d'un seul tenant n'atteint 10 ha — ces trois tourbières ont cependant une végétation très variée, suite entre autres à l'exploitation passée qui a donné naissance à plusieurs formations secondaires. En contrepartie, les formations primaires naturelles que sont :

1. le *haut-marais à sphaignes*,
 2. la *pineraie à Pins de montagne*,
 3. la *pessière de ceinture*
- n'y subsistent plus que par places, et sont rarement exemptes de toute intervention anthropique. Les autres formations sont essentiellement :

Fig. 1. Plan général des trois tourbières étudiées (échelle env. 1:14 000).

Chiffres en italiques: espèces présentes par secteur.

1 = *F. picea*

3 = *F. sanguinea*

5 = *F. lugubris*

2 = *F. lemani*

4 = *F. truncorum*

6 = *F. rufa*



Haut-marais préservé



Landes de dégradation



Pineraies



Marais abaissés



Forêts mixtes

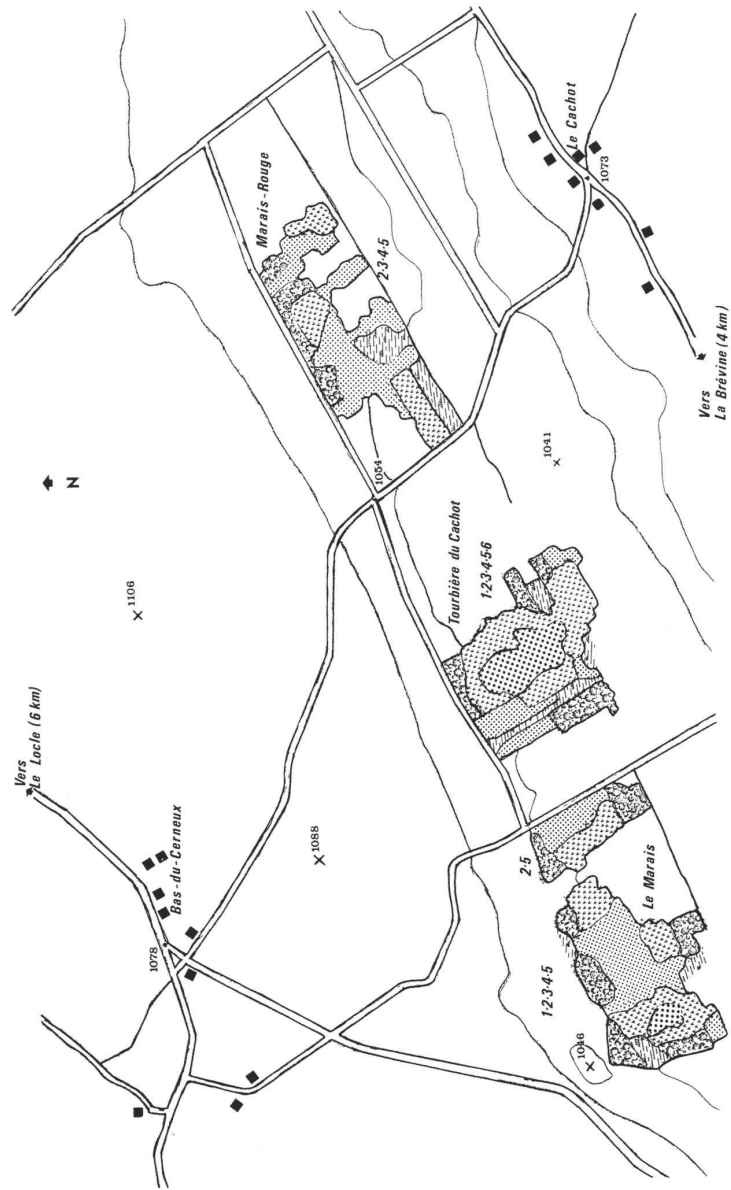


Fig. 1. (Voir ci-contre.)

4. des *boisements secondaires* où domine le Bouleau pubescent,
5. des *marais abaissés* (bas-marais secondaires) du *Magnocaricion*, ou encore des landes de dégradation très variées suivant leur historique et la sécheresse plus ou moins marquée du substrat.

On peut grossièrement distinguer quatre types de ces landes :

6. la *lande à Vacciniées*, où domine l'Airelle des marais; la strate muscinale y est fournie, mais pauvre en sphaignes;
7. la *lande à Callunes*, où la fausse Bruyère *Calluna vulgaris* l'emporte; le substrat y est généralement très sec;
8. la *prairie à Molinies*, très riche en Canche bleue *Molinia coerulea*; la strate muscinale y est souvent pratiquement nulle;
9. la *lande à Trichophores* (*Trichophorum caespitosum*) enfin, où le substrat est un peu plus humide; les sphaignes forment parfois une part importante de la strate muscinale.

On a donc neuf faciès bien tranchés dans ces stations, entre lesquelles des zones de transitions sont bien entendu fréquentes, parfois très larges. Néanmoins leur distribution de détail tend souvent à donner une *mosaïque* assez complexe de microbiotopes. Tous sont susceptibles d'abriter des colonies de *Formica*, à l'exception des marais abaissés encore riches en eau libre et des pessières les plus denses. La diversité est maximale à la tourbière du Cachot proprement dite, qui comporte en outre un haut-marais central presque intact et les plus importants boisements d'un seul tenant (fig. 2).

Les deux autres stations sont plus dégradées et morcelées, surtout Marais-Rouge qui est dépourvu de haut-marais préservé. Dans l'optique de cette étude, il était surtout intéressant de disposer de milieux analogues à ceux de la tourbière du Cachot, situés au voisinage immédiat de celle-ci, à titre de comparaison.

MÉTHODES D'INVESTIGATION

Repérage et dénombrement des colonies adultes

Deux cas doivent ici être distingués :

1. Les *Serviformica*, dont les colonies, généralement peu peuplées, ne comportent que rarement des constructions épigées, et jamais volumineuses. Un dénombrement systématique de telles fourmilières, sur une surface totale de plus de 20 ha est virtuellement impraticable pour des espèces abondantes, à moins de consacrer de longs mois à cette seule tâche. De plus, la stabilité et la longévité de ces petites fourmilières n'étant en rien comparable à celles des dômes de Fourmis des bois par exemple, un tel recensement n'aurait guère présenté d'intérêt durable.

C'est pourquoi, dans le cas de *F. lemni*, seule une estimation grossière des *densités à l'hectare* dans différents faciès a été effectuée, au moyen de la méthode des *quadrats* (SEBER 1982) quelque peu simplifiée. Hors des zones échantillonnées, la présence de *F. lemni* a été ponctuellement contrôlée, à vue ainsi que par la pose de deux batteries de quatre pièges Barber durant la saison d'activité 1988. *F. picea*, beaucoup moins abondante et nettement plus localisée, s'est en revanche prêtée à un dénombrement assez rapide de ses colonies.

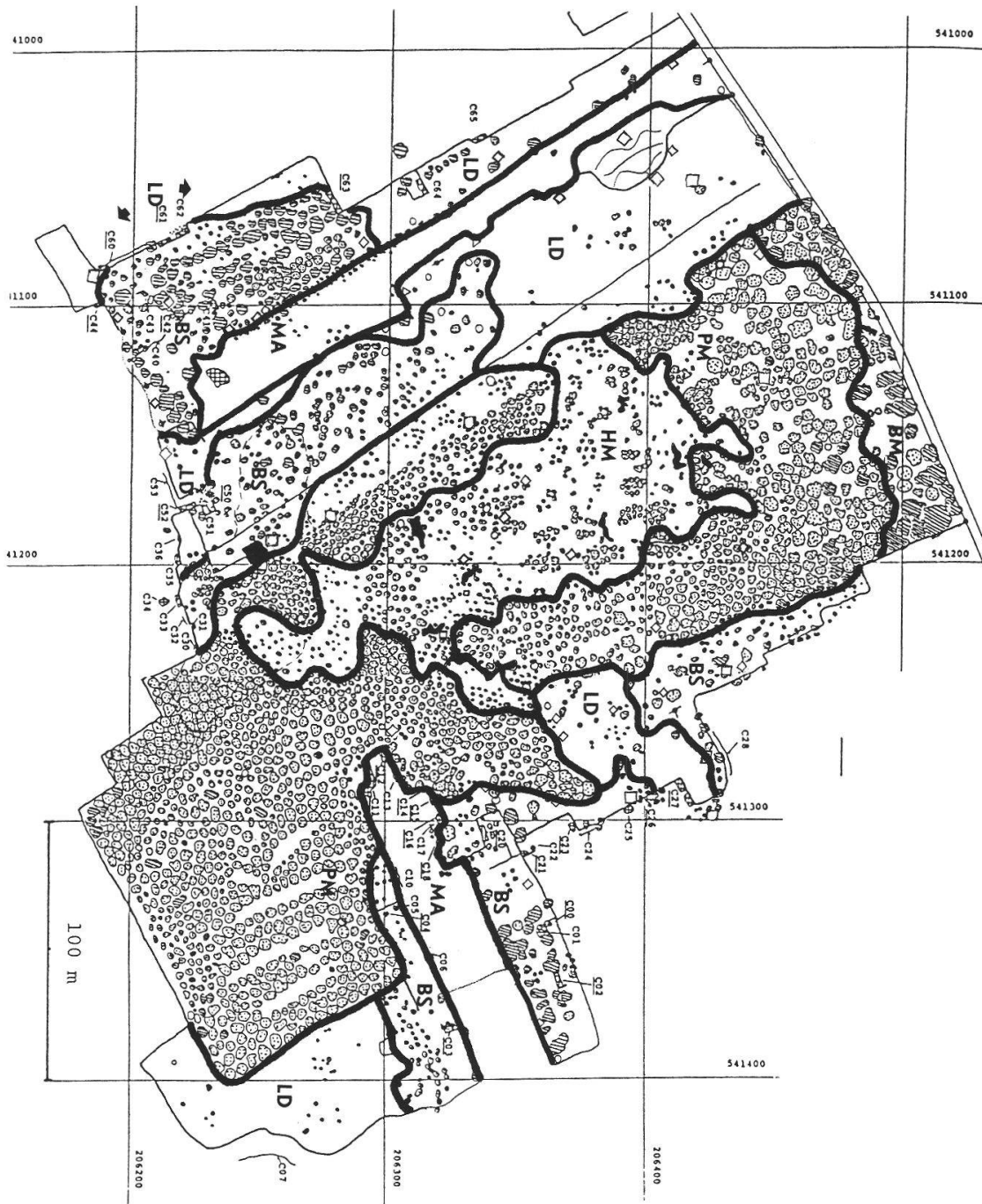


Fig. 2. Zones physiognomiques de la tourbière du Cachot

- HM: Haut-marais central
- PM: Pinaies à Pin de montagne
- BM: Boisement mixte nord (tendance au *Sphagno-Piceetum*)
- BS: Boisements mixtes secondaires
- LD: Landes de dégradation (à Vacciniées, à Callunes ou autres)
- MA: Marais abaissés (Magnocaricion ou mégaphorbiaies)

2. Les *Formica* «rouges», dont les colonies adultes sont très peuplées et presque toujours accompagnées de constructions épigées bien visibles, au moins sous forme d'amas de brindilles plus ou moins réguliers. Dans le cas des Fourmis des bois en outre, des *pistes* densément parcourues facilitent le repérage des nids.

La méthode utilisée à cet effet a donc été très simple : les trois tourbières ont été arpentées à pied sur des bandes transversales d'approximativement 20 m de large, du NW au SE et retour, jusqu'à prospection complète de chaque station. En cas de sous-bois plus dense, le parcours s'est fait aussi en zig-zag dans un sens, puis dans l'autre (fig. 3).

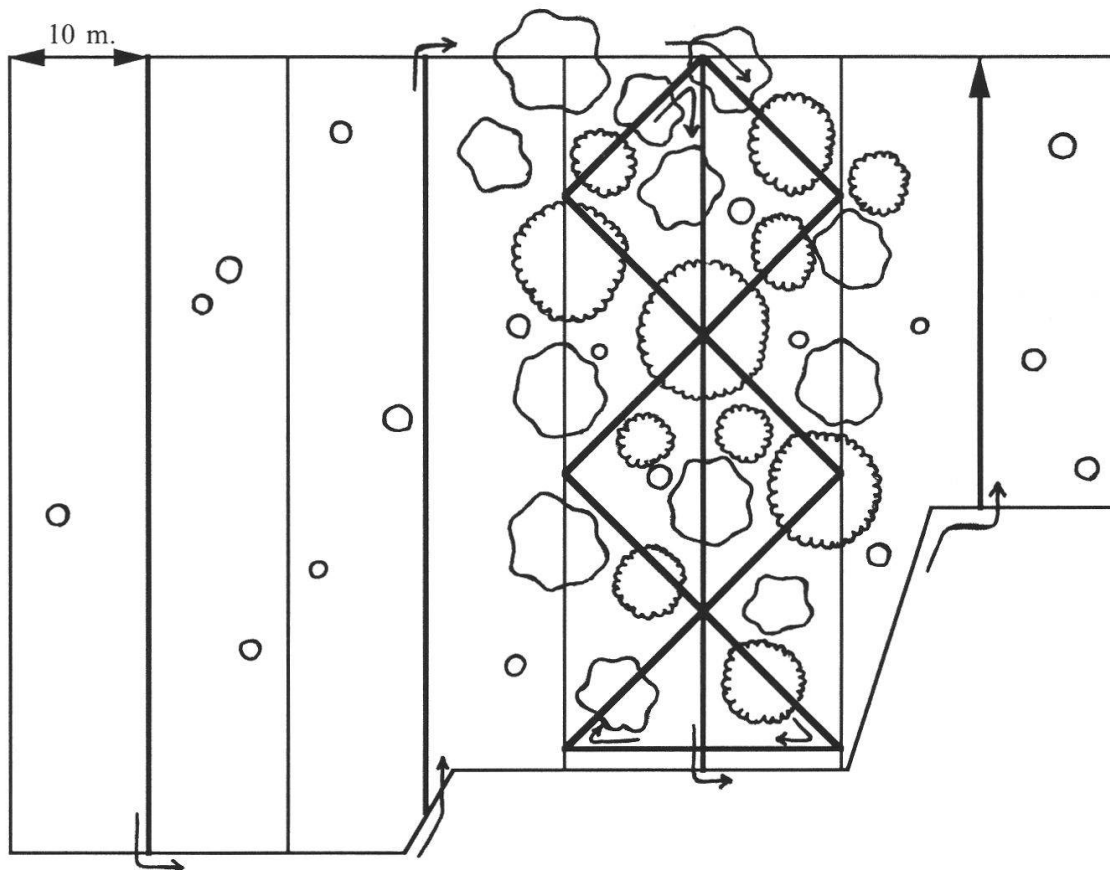


Fig. 3. Schéma du mode de prospection dans une station donnée.



L'expérience a démontré par la suite que ce procédé simple était assez efficace, puisque sur 72 dômes épigés de plus de 20 cm de diamètre trouvés à la tourbière du Cachot, par exemple, seuls six avaient échappés à un premier recensement. Pour cette dernière station a été dressée une carte provisoire des dômes ou autres nids de *Formica* «rouges» pour la saison 1989 (fig. 4).

Estimation des populations des nids (*Formica* «rouges»)

En toute rigueur, le volume apparent d'un dôme donné ne suffit pas, à lui seul, à donner une estimation même grossière de sa population (TOROSSIAN 1979). D'une part, il ne renseigne en rien sur l'importance du volume *hypogé* habité, d'autre part des dômes de dimensions comparables peuvent contenir des effectifs très inégaux, selon qu'il s'agit de colonies en pleine croissance ou au contraire en déclin. Néanmoins, la taille des constructions épigées est le seul paramètre qui soit visible d'emblée, et relativement facile à évaluer sans mesure complexes.

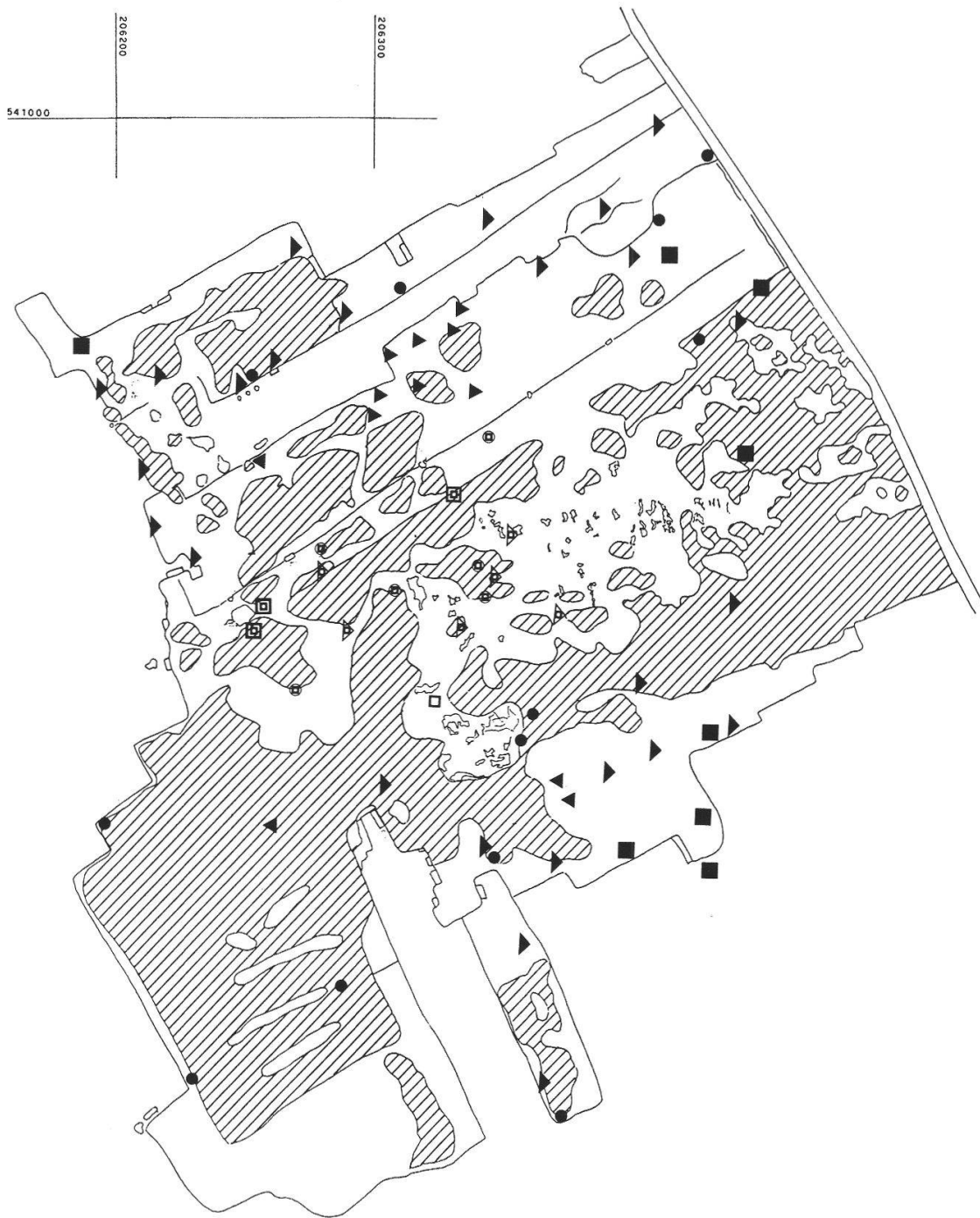


Fig. 4. Colonies ou nids actifs de *Formica* «rouges» à la tourbière du Cachot en 1989:

- ▼ : petits, moyens et grands nids de *F. lugubris*
- ▲ : petits, moyens et grands nids de *F. rufa*
- ◻ ◡ ◉ : nids de *F. truncorum*
- ▼ ● : nids de *F. sanguinea*

Or HORSTMANN (in ROSENGREN et al. 1987) évalue, pour *F. polycтена*, la densité moyenne de 2000 à 2500 ouvrières par litre de matériau habité. On peut donc évaluer au moins l'effectif *minimal* de Fourmis qu'un dôme donné est susceptible d'abriter, à partir d'un minimum admis de 2000 individus/dm³, convenant tout à fait pour les Fourmis des bois — il est sans doute un peu excessif pour d'autres groupes. Le calcul du volume réellement habité en un temps donné est certes largement conjectural, mais l'activité observée en surface par température idéale en fournit déjà un indice utile: par exemple, un ajustement est possible en déduisant du volume total les parties manifestement inhabitées et non entretenues d'un dôme en déclin.

D'autre part, quel que soit le niveau de la nappe d'eau souterraine, le volume hypogé habitable est forcément réduit dans un sol tourbeux: probablement très inférieur au volume épigé pour les plus grands dômes, et rarement supérieur même pour les petits nids. Bien entendu, une estimation aussi grossière serait très insuffisante pour une étude *quantitative* des populations, mais tel n'est pas le but poursuivi ici.

RÉSULTATS

Liste des espèces

Six espèces nicheuses du genre *Formica* L. ont été trouvées dans les trois stations (voir aussi tabl. 1). Parmi celles-ci, deux espèces du sous-genre *Serviformica* Forel:

Formica (Serviformica) picea Nyl.¹ et
Formica (Serviformica) lemani Bondr.

Egalement, l'unique espèce européenne du sous-genre *Raptiformica* Forel:

Formica (Raptiformica) sanguinea Latr.

Enfin, le sous-genre *Formica* s. str. Forel est représenté par trois espèces:

Formica (Formica) truncorum F., d'une part,
les Fourmis des bois proprement dites (du groupe *rufa* L.)

Formica (Formica) lugubris Zett. et
Formica (Formica) rufa L., d'autre part.

Le sous-genre *Coptoformica* Müller n'est donc pas représenté.

Ne sont incluses dans cette liste que les espèces dont la présence de colonies bien établies a été constatée sur une des trois stations au moins, et non celles dont l'un ou l'autre individu (des femelles désailées surtout) ont été sporadiquement rencontrés. Parmi ces visiteurs n'ayant guère de chances de s'installer durablement, on peut citer *Formica (F.) pratensis* Retz. et *Formica (F.) polycтена* Förster dont une, respectivement deux femelles désailées ont été trouvées en juin 1989 à la tourbière du Cachot.

¹ *F. picea* Nyl. est synonyme de *F. transcaucasica* Nassonov.

Le cas de *Formica (S.) fusca* L., évoqué à propos des méthodes de repérage, est différent dans la mesure où il n'est guère possible de prouver l'absence totale de colonies de cette Fourmi discrète et assez ubiquiste, qui est de plus virtuellement indiscernable de *F. lemani* sur le terrain. Une femelle désailée de *F. fusca* a d'ailleurs été capturée en juin 1989 à la tourbière du Cachot. La date précoce de cette capture dénote cependant une origine allochtone certaine. Il est en fait possible que *F. fusca* niche en très petit nombre, dans les boisements périphériques du Marais et de la tourbière du Cachot en particulier. Toutefois, nous n'avons pas matériellement constaté sa présence.

Il n'y a par contre aucune possibilité pour qu'une espèce à colonies adultes bien repérables et dont les habitants sont d'emblée reconnaissables, comme *Formica (F.) uralensis* Ruzsky, ait pu échapper aux recherches méthodiques que nous avons menées sur deux saisons. C'est pourquoi nous considérons que cette intéressante espèce est malheureusement absente des nos stations, actuellement du moins.

***Formica (S.) picea* Nyl. (= *F. transcaucasica* Nasonov)**

Identification de l'ouvrière

Fourmi aisément reconnaissable à ses téguments presque entièrement noir luisant. La seule autre espèce de taille et de couleur équivalentes, occasionnelle dans les milieux humides, est *Lasius (D.) fuliginosus* (Latr.), dont la tête est bien plus grosse et l'allure plus lente. Taille des ouvrières réduite, les plus grands individus ne dépassant guère 6 mm de longueur totale.

Biogéographie sommaire

Espèce angarienne, limitée à certains types de marais dans l'ouest de son aire (COLLINGWOOD 1979). Dans nos régions c'est donc une forme nettement tyrophile, qui niche presque exclusivement dans les sphaignes en croissance des tourbières ombrogènes, plus rarement dans certaines prairies humides sur sol tourbeux.

Situation dans les stations

Stations habitées (cf. tabl. 1): *F. picea* n'a pas été trouvée à Marais-Rouge, où au demeurant les faciès à sphaignes en croissance sont rares et très peu étendus.

Nombre de colonies trouvées (cf. tabl. 2): quatre sociétés bien établies ont été repérées au Marais, trois à la tourbière du Cachot (fig. 4).

Localisation: tous les nids repérés se trouvent dans des peuplements compacts de sphaignes, en milieu ouvert; deux des trois colonies du Cachot sont dans le haut-marais central, trois des quatre colonies du Marais dans le haut-marais résiduel de cette station. Seules deux sociétés du Marais sont assez proches pour qu'il y ait contact entre leurs aires de fréquentation. La densité de cette espèce reste, dans l'ensemble très inférieure à celle qu'atteint *F. lemani* dans les mêmes milieux. *F. picea* se

TABLEAU 1

Présence/absence des six espèces par station

| | Tourbière du Cachot | Marais- Rouge | Le Marais | Stations habitées |
|-------------------------------------|------------------------|------------------|--------------|----------------------|
| <i>Formica (S.) picea</i> Nyl. | + | - | + | 2 |
| <i>Formica (S.) lemani</i> Bondr. | + | + | + | 3 |
| <i>Formica (R.) sanguinea</i> Latr. | + | + | + | 3 |
| <i>Formica (F.) truncorum</i> F. | + | + | + | 3 |
| <i>Formica (F.) lugubris</i> Zett. | + | + | + | 3 |
| <i>Formica (F.) rufa</i> L. | + | - | - | 1 |
| Espèces présentes | 6 | 4 | 5 | |

TABLEAU 2

Nombre de colonies établies dans chaque station

| | Tourbière du Cachot | Marais- Rouge | Le Marais | Totaux par espèces |
|-------------------------------------|------------------------|------------------|--------------|-----------------------|
| <i>Formica (S.) picea</i> Nyl. | 3 | 0 | 4 | 7 |
| <i>Formica (R.) sanguinea</i> Latr. | 10 | 12 | 3 | 25 |
| <i>Formica (F.) truncorum</i> F. | 3 | 1 | 4 | 8 |
| <i>Formica (F.) lugubris</i> Zett. | 32 | 5 | 6 | 43 |
| <i>Formica (F.) rufa</i> L. | 9 | 0 | 0 | 9 |
| Totaux par stations | 57 | 18 | 17 | 92 |

comporte de façon nettement *sténotope* dans ces stations: elle est absente des boisements même clairsemés, et des sols même modérément asséchés. Elle est également très *sténotherme*, du point de vue de l'activité, car ne sort que par temps chaud.

Importance des colonies: aucun nid ne possède de constructions épi-gées, par ailleurs courantes chez cette espèce (FOREL 1920, COLLINGWOOD 1979). Même les colonies les plus peuplées n'ont que quelques petits trous d'entrée à même les sphaignes, ce qui les rend impossibles à repérer par temps couvert, lorsque aucune activité extérieure ne se manifeste. Aucun envol de sexués n'a été observé durant les saisons 1988 et 1989, ce qui suggère que les fourmilières présentes n'ont pas leur accroissement optimal. Elles ne doivent guère dépasser, si tant est qu'elles l'atteignent, le millier d'individus. Les ouvrières fourrageuses déambulent isolément, sans suivre en apparence aucune direction précise; elle ne s'aventurent guère à plus de 15 m de leurs nids.

Formica (S.) lemani Bondr.

Identification de l'ouvrière

Aspect général très proche de celui de la Fourmi noir cendré proprement dite (*F. fusca*), dont elle est très difficile à distinguer sur le terrain, surtout en présence d'une seule des deux espèces. Reconnaisable à la loupe par la présence de courtes soies raides, blanchâtres, sur le promésonotum, qui manquent chez *F. fusca*: il est très rare que toutes soient perdues chez *F. lemani*. Les plus grands individus atteignent environ 7 mm de longueur totale.

Biogéographie sommaire

C'est une espèce paléarctique boréo-alpine, qui niche uniquement en altitude dans le centre et le sud de l'Europe (BERNARD 1968, COLLINGWOOD 1979). Ce n'est *pas* une Fourmi tyrphophile, mais elle est favorisée par le microclimat édaphique très contrasté des tourbières, en tant qu'élément boréo-alpin: elle n'évite que les sols les plus gorgés d'eau.

Situation dans les stations

Stations habitées (cf. tabl. 1): espèce présente dans les trois tourbières, et aussi, seule avec *F. lugubris*, au voisinage extérieur de celles-ci. Également la seule espèce avec *F. lugubris* à nicher dans le petit secteur oriental du Marais (fig. 2).

Nombre de colonies trouvées: comme mentionné ci-dessus, les colonies de cette espèce sont trop nombreuses pour un recensement complet. Les densités, estimées à l'hectare, dans quelques surfaces typiques assez uniformes sont reportées au tableau 3. On obtient ainsi, pour chaque station, un nombre théorique de sociétés très élevé (tabl. 3).

Localisation: des colonies de cette espèce peuvent être trouvées pratiquement partout dans les trois stations, à l'exception seulement des marais abaissés encore gorgés d'eau, et des pessières trop denses. On a donc affaire à une forme hautement *eurytope*. On peut cependant relever une certaine préférence pour les landes de dégradation pas trop sèches et modérément boisées, où la densité, et aussi la prospérité, des sociétés semblent maximales. En maints endroits l'éloignement entre les fourmilières est modéré, et des ouvrières de sociétés différentes parcourent couramment les mêmes sites; elles cheminent dans la règle isolément. Plus sténotherme que les *Formica* «rouges», *F. lemani* est cependant moins exigeante que *F. picea*: elle est déjà active à des températures modérées, et connaît un réveil printanier plus précoce, même sur le haut-marais.

Importance des colonies: l'effectif moyen de la plupart des sociétés trouvées est du même ordre que chez *F. picea*, mais une minorité de colonies nettement plus peuplées (quelques milliers d'individus) sortent du lot. Ces fourmilières-là bénéficient généralement d'abris spécialement favorables, tels que troncs tombés, planches ou encore plaques de tôle abandonnées: les pierres manquent en effet totalement des milieux prospectés ici. Ces quelques colonies produisent sans doute également la

TABLEAU 3

Densités estimées de F. lemani sur certains faciès

| | Surface approximative (ha) | Nombre de quadrats (25 m ²) | Nombre moyen de nids / 25 m ² | Densité moyenne / ha | Nombre théorique de colonies |
|---|-------------------------------|--|---|-------------------------|---------------------------------|
| Haut-Marais préservé Tourbière du Cachot | 1,1 | 22,0 | 0,227 | 90,8 | env. 100 |
| Pineraie Ouest Le Marais (en partie) | 1,0 | 20,0 | 0,149 | 59,6 | env. 60 |
| Pineraie Sud-Est Tourbière du Cachot (en partie) | 0,97 | 20,0 | 0,136 | 54,4 | env. 54 |
| Pineraie Sud-Ouest Marais-Rouge | 0,55 | 11,0 | 0,172 | 68,8 | env. 38 |
| Lande centrale Marais-Rouge | 1,3 | 26,0 | 0,269 | 107,6 | env. 138 |
| Haut-Marais asséché Le Marais (en partie) | 0,43 | 9,0 | 0,400 | 160,0 | env. 69 |
| Lande du Secteur Est Le Marais | 0,88 | 18,0 | 0,297 | 118,8 | env. 106 |
| Lande à Callunes Nord-Ouest Tourbière du Cachot | 0,33 | 7,0 | 0,175 | 70,0 | env. 23 |
| Lande Pochon (partie ouverte) | 0,42 | 9,0 | 0,320 | 128,0 | env. 54 |
| Lande à Vacciniées Sud-Est Tourbière du Cachot | 0,33 | 7,0 | 0,171 | 68,4 | env. 23 |
| Lande Pochon (partie boisée) | 0,42 | 9,0 | 0,09 | 36,0 | env. 15 |
| Forêt Pochon Tourbière du Cachot | 0,52 | 11,0 | 0,095 | 38,0 | env. 20 |
| Forêt mixte secondaire Sud Le Marais | 0,68 | 14,0 | 0,196 | 78,4 | env. 53 |
| Forêt Nord-Ouest Tourbière du Cachot | 0,88 | 18,0 | 0,091 | 36,4 | env. 32 |
| Pessière Nord-Ouest Le Marais | 0,35 | 7,0 | 0,03 | 12,0 | env. 4 |
| Prairie humide Sud Marais-Rouge | 0,65 | 13,0 | 0,07 | 28,0 | env. 16 |

quasi-totalité des sexués autochtones. Dans le haut-marais du Cachot, les colonies installées à même les sphaignes sont souvent bien peuplées, mais avec des ouvrières en moyenne plus petites qu'ailleurs. Ceci suggère qu'un tel milieu, hostile mais stable, favorise un degré supérieur de polygynie.

***Formica (R.) sanguinea* Latr.**

Identification de l'ouvrière

Se distingue aisément des Fourmis des bois par les parties rouges de nuance ferrugineuse, paraissant légèrement translucides (d'où le nom de l'espèce), ainsi que l'absence de contraste entre parties claires et sombres de la tête. Au contraire de *F. truncorum*, les pattes et les antennes sont en grande partie rouges. Reconnaissable à la loupe par la légère échancrure médiane du bord antérieure du Clypéus; corps presque entièrement glabre. Les plus grands individus dépassent de peu 9 mm de longueur totale.

Biogéographie sommaire

C'est une espèce holarctique, d'affinités plutôt xérothermiques, mais absente de régions chaudes comme le pourtour méditerranéen (BERNARD 1968). En altitude, elle préfère les expositions sud. Elle est prospère dans les landes secondaires sèches des tourbières jurassiennes pour deux raisons: — l'échauffement y est fort par beau temps; — *F. lemani*, espèce auxiliaire privilégiée, y est abondante. Mais c'est une espèce *non tyrphophile* quasi absente des formations primaires.

Situation dans les stations

Stations habitées (cf. tabl. 1): espèce présente dans les trois tourbières, mais non dans les environs. Ne niche pas dans le petit secteur oriental du Marais (fig. 2).

Nombre de colonies trouvées (cf. tabl. 2): en 1989, trois sociétés existaient au Marais, dix à la tourbière du Cachot et douze à Marais-Rouge.

Localisation: héliophile et hygrophobe à la fois, cette Fourmi est ici pratiquement limitée aux landes de dégradation, mais supporte assez bien un reboisement et/ou une tendance à la régénération limités. Quoiqu'il en soit, sa présence est presque toujours l'indice d'altérations anthropiques plus ou moins anciennes du milieu. Elle sera donc d'autant plus *eurytope* que la station sera dégradée. Inversement, elle manque parfois de biotopes qui lui seraient favorables, comme les landes est de la tourbière du Cachot et celle du petit secteur oriental du Marais: ceci suggère une colonisation relativement récente des stations.

La structure du peuplement diffère du reste radicalement d'une tourbière à l'autre: au Marais, les trois colonies sont très éloignées entre elles, sans contact possible; la densité est déjà plus forte à Marais-Rouge, mais permet encore le maintien de *F. lemani* entre les « mailles » des nids de *F. sanguinea*, du reste sans liens directs entre eux; à la tourbière du Cachot enfin, *F. sanguinea* est limité à une prairie à Molinies de la lande ouest, mais avec une densité extrême, des nids peuplés étant parfois distants de moins d'une vingtaine de mètres. Ces sociétés-là, très certainement dérivées les unes des autres par « bouturage », se comportent néanmoins en colonies indépendantes: il n'y a ni liens ni échanges en temps ordinaire, mais jamais non plus de combats sérieux. Plus thermophile que les Fourmis des bois, *F. sanguinea* connaît un réveil printanier plus tardif de trois semaines en moyenne, et n'est pas active par temps frais.

Importance des colonies: à l'exception de quelques sociétés débutantes ne comptant sans doute guère plus de quelques milliers d'individus, l'effectif moyen des sociétés trouvées ici excède de beaucoup celui des colonies de *Serviformica*, atteignant 10 000 voire 20 000 Fourmis. En l'absence d'autre abris, les fourmilières les plus peuplées possèdent souvent un dôme de brindilles presque régulier, bien que généralement plus aplati que chez les Fourmis des bois. Presque toutes les colonies ont produit des sexués, les plus populeuses surtout des femelles, et parfois en très grand nombre, surtout à Marais-Rouge.

La proportion d'auxiliaires *Serviformica* (il s'agit toujours de *F. lemani* en l'occurrence) dans la population des nids varie considérablement, même entre colonies par ailleurs très comparables. Elle ne diminue en tout cas pas forcément avec l'âge de la société, car un des nids les plus peuplés de Marais-Rouge comptait près de 40 % de *F. lemani* en 1989 — chiffre exceptionnel il est vrai. Bien que nous n'ayons jamais observé de raids durant les saisons 1988 et 1989, il s'en est nécessairement produit régulièrement, l'effectif d'auxiliaires ayant parfois brusquement augmenté chez certaines colonies.

***Formica (F.) truncorum* F.**

Identification de l'ouvrière

Se distingue aisément de *F. sanguinea* par la couleur brique, mate, des parties rouges. Les pattes et les antennes sont en grande partie foncées. Les grands individus ont presque toujours la tête et le thorax rouges pratiquement en entier, contrairement à la quasi-totalité de leurs homologues de Fourmis des bois. A la loupe, reconnaissable à la pilosité dorée très dense, ainsi qu'à la longueur relativement forte du troisième article antennaire. Clypéus non caréné, mais à bord antérieur régulièrement convexe. Les plus grandes ouvrières atteignent jusqu'à 9,5 mm de longueur totale.

Biogéographie sommaire

C'est une espèce eurosibérienne d'affinités plutôt xérothermiques, uniquement en montagne dans le sud (COLLINGWOOD 1979). Dans nos régions, elle est presque partout rare et locale : semblant très sensible aux dérangements, elle évite les milieux pionniers ; d'autre part, ayant besoin d'un bon ensoleillement, elle évite les forêts climaciques : d'où la rareté des stations compatibles, qui sont surtout des groupements permanents où la forêt ne peut se «fermer» pour une raison ou une autre. Elle est par exemple présente dans les formations clairsemées des pineraies de certaines tourbières jurassiennes, surtout en cas d'absence d'autres *Formica* «rouges». Ces zones ayant, au même titre que d'autres, valeur de biotopes de refuge, on peut donc considérer *F. truncorum* comme une espèce modérément tyrrhophile.

Situation dans les stations

Stations habitées (cf. tabl. 1) : espèce présente dans les trois stations, à l'exclusion des environs. Manque dans le petit secteur oriental du Marais, et est très localisée à Marais-Rouge.

Nombre de colonies trouvées (cf. tabl. 2) : quatre colonies existaient au Marais en 1989, trois à la tourbière du Cachot (une quatrième s'est éteinte en début de saison) ainsi qu'une seule à Marais-Rouge (mais prospère).

Localisation : les sociétés trouvées ici occupent essentiellement deux types de microbiotopes : les zones clairiérées en pineraie modérément drainée, et les landes de dégradation les moins sèches (à Trichophores

essentiellement), en cours de reboisement par les Pins de préférence. Il est difficile toutefois de préciser davantage les exigences de cette espèce, hormis un ensoleillement suffisant des nids eux-mêmes. La présence d'Arbres et surtout de Pins semble aussi nécessaire; à ceci près, cette Fourmi semble relativement *eurytope*. Mais, plus encore que *F. sanguinea*, *F. truncorum* est absente de sites par ailleurs favorables, et semble n'avoir qu'une aptitude limitée à se répandre: l'impression générale est qu'elle ne se maintient que là où les autres *Formica* «rouges» manquent fortuitement.

Les colonies existantes sont toutes trop éloignées entre elles pour des contacts intraspécifiques. Les aires de fréquentation (*home-ranges*) sont d'ailleurs assez exiguës chez cette Fourmi, en comparaison des Fourmis des bois par exemple. Ce fait doit être en partie lié à la *sténothermie* prononcée de cette Fourmi: en effet une activité conséquente de prospection par les fourrageuses n'a généralement lieu que lors de belles journées, par température modérément chaude. Comme *F. sanguinea*, *F. truncorum* ne forme pour ainsi dire pas de pistes permanentes, les ouvrières cheminant plutôt isolément.

Importance des colonies: l'effectif de presque toutes les sociétés trouvées ici — à la seule exception d'une jeune colonie à la tourbière du Cachot — est sans doute du même ordre de grandeur. Il s'agit de fourmilières adultes de taille encore modérée, qui doivent compter de 15 000 à 30 000 individus selon la méthode d'estimation exposée ci-dessus. Sauf toujours la jeune colonie sus-mentionnée, les sociétés de ces stations sont toutes modérément polydômes, comptant de deux à quatre nids habités en permanence. Il ne s'agit pas de dômes secondaires ou «satellites» à proprement parler, car leurs volumes sont souvent sensiblement équivalents; la prépondérance de l'un ou l'autre tient avant tout à la densité de son occupation, mais celle-ci tend souvent à fluctuer fortement au cours d'une même saison.

Bien qu'ils soient rarement éloignés entre eux de plus d'une dizaine de mètres, ces petits dômes ne sont pas reliés entre eux par un réseau souterrain: on n'a donc pas ici affaire à une pseudo-polydômie telle qu'on l'observe parfois chez cette espèce (ROSENGREN et *al.* 1985). En fait c'est avant tout la faible profondeur du sol habitable qui doit expliquer cette tendance marquée à une «décentralisation» modérée de l'habitat. Bien que n'ayant probablement pas atteint leur accroissement optimal, la plupart de sociétés adultes ont produit des sexués durant les saisons 1988 et 1989, et pour certaines les deux sexes en nombre considérable.

***Formica (F.) lugubris* Zett.**

Identification de l'ouvrière

Très difficile à distinguer sur le terrain des espèces voisines du groupe *rufa*, surtout en présence d'une seule espèce. Se distingue à la loupe de *F. rufa* et de *F. polyctena* par la présence de courtes soies sur les yeux composés, et de nombreux poils dressés sur le vertex. Diffère des Fourmis du complexe *F. pratensis/nigricans* par la ponctuation frontale nettement

plus apparente. Séparation d'avec *F. aquilonia* Yarrow excessivement délicate, mais cette espèce manque en Suisse occidentale. Les plus grands individus dépassent de peu 9 mm de longueur totale.

Biogéographie sommaire

C'est une espèce paléarctique boréo-alpine (BERNARD 1968, COLLINGWOOD 1979), présente uniquement en montagne dans le centre et le sud de l'Europe (étage alpin non compris, contrairement à *F. lemani*). Elle est très commune dans toute la chaîne jurassienne (CHERIX et BURGAT 1979), et n'est pas spécialement plus prospère en tourbière. Elle y bénéficie seulement de la tranquillité relative et des ressources variées qu'offrent certains boisements clairsemés, surtout secondaires. C'est donc une espèce *non tyrphophile*, et même presque *tyrphoxène*.

Situation dans les stations

Stations habitées (cf. tabl. 1): espèce présente dans les trois tourbières prospectées ici, ainsi que dans les pâturages boisés des environs. Niche également dans le petit secteur oriental du Marais (fig. 2).

Nombre de colonies trouvées (cf. tabl. 2): six sociétés ont été repérées au Marais (dont trois dans le secteur oriental), peu importantes sauf deux. Au Marais-Rouge existaient cinq fourmilières en 1989, toutes importantes. Enfin, la tourbière du Cachot comptait trente-deux colonies, parmi lesquelles de très importantes sociétés.

Localisation: *F. lugubris* évite deux types de milieux dans les présentes stations: les zones humides, bas-marais secondaires mais aussi haut-marais primaire, à tapis de sphagnes continu; et aussi les boisements denses de Conifères, surtout d'Épicéas. Mais même ailleurs, elle tend nettement à dominer dans la *périphérie* des stations, où se trouvent régulièrement les nids les plus prospères. Ces colonies prospectant également, en partie, les prairies extérieures aux tourbières, elles bénéficient indubitablement d'un effet d'*écotone*. Ainsi se trouve confirmé le caractère foncièrement *tyrphoxène* de cette espèce, par ailleurs assez eurytope.

Il n'y a guère qu'à la tourbière du Cachot que la densité des colonies occasionne des contacts réguliers entre les aires de sociétés différentes; il n'y a dans ce cas que peu d'agressivité intraspécifique spontanée, les réseaux respectifs de pistes des colonies ne se croisant normalement pas. Aucune «guerre de frontière» printanière n'a en tous cas été observée; bien plus, il arrive que des communications sporadiques, tout à fait pacifiques en apparence, se maintiennent entre certaines colonies pourtant indépendantes, produisant par exemple chacune des sexués et toutes deux monodômes. Ces résultats concordent avec ceux de SKINNER (1980), et contrastent avec la situation qui prévaut chez *F. rufa* et *F. polycytena* (SKINNER 1980, DRIESSEN et al. 1984). En revanche, l'intolérance envers des sociétés voisines de *F. rufa* à la tourbière du Cachot est patente. Des six espèces nicheuses dans les trois tourbières, *F. lugubris* est la plus eurytherme, celle qui maintient une activité aux températures les plus basses.

Importance des colonies: en l'absence d'une étude quantitative précise (cf. ci-dessus, méthodes), nous nous sommes bornés, dans le cadre de ce travail, à distinguer trois catégories de dômes selon leurs dimensions:

1. Les *petits dômes*, dont le diamètre maximal est compris entre 15 et 30 cm. Ils sont représentés par un petit rond (○) sur la carte (fig. 4).
2. Les *dômes moyens*, les plus nombreux, dont le diamètre maximal est compris entre 30 et 60 cm. Ils sont représentés par un triangle (△) sur la carte.
3. Les *grands dômes* enfin, dont le diamètre maximal dépasse 60 cm. Ils sont représentés par un grand carré (□) sur la carte.

Bien que ne correspondant pas à des échelles établies par d'autres auteurs (TOROSSIAN 1979, SÖRENSEN et SCHMIDT 1983), celle-ci nous paraît globalement adéquate à double titre:

- d'une part, les dômes tendent réellement à se répartir dans ces trois classes, les intermédiaires étant de loin les moins nombreux.
- d'autre part, les dômes «moyens» se comportent déjà, à la différence des petits, en colonies adultes: la plupart produisent des sexués, au moins mâles, mais parfois même femelles.

Pour les plus petits des dômes moyens, on aurait — en admettant une partie épigée grossièrement hémisphérique — un volume approximatif de 12 litres (en tenant compte d'une plus faible partie hypogée). Selon le chiffre théorique de 2000 individus par litre de matériau habité (cf. ci-dessus, méthodes), on obtient une population de 24 000 ouvrières. De même, les plus petits des grands dômes auraient un volume approximatif de 80 litres, soit environ 160 000 habitants. La plupart des sociétés importantes ont produit des sexués de deux sexes durant les saisons 1988, mais avec des sex-ratio parfois assez déséquilibrés.

Formica (F.) rufa L.

Identification de l'ouvrière

Très difficile à identifier à l'œil nu, car son aspect général fait l'exacte transition entre *F. lugubris* et *F. polyctena*, cette espèce se reconnaît à la loupe par:

- les yeux composés glabres, ou avec au plus quelques soies avortées, à la différence de *F. lugubris*;
- le vertex glabre ou avec au plus trois ou quatre poils dressés de chaque côté, contrairement à *F. lugubris*;
- le pro-mésotum muni d'assez nombreuses soies raides, bien visibles, à la différence de *F. polyctena*.

Les plus grands individus peuvent atteindre 9,5 mm de longueur totale.

Biogéographie sommaire

C'est une espèce eurosibérienne modérément boréale, plutôt forestière (COLLINGWOOD 1979). Elle vit uniquement en montagne dans le sud, et

surtout à l'étage montagnard. Dans nos régions, elle est plus sporadique que *F. lugubris* en altitude, en particulier dans le Haut-Jura (CHERIX et BURGAT 1979). Semblant favorisée par la présence des Pins (LORBER 1982), elle existe dans certaines tourbières, qui font ainsi office de biotopes de refuge. Ce n'est néanmoins *pas* une espèce tyrrhophile, car elle est plus abondante dans d'autres milieux boisés, généralement à plus basse altitude.

Situation dans les stations

Stations habitées (cf. tabl. 1): ne niche qu'à la tourbière du Cachot, mais la population y est assez prospère.

Nombre de colonies trouvées (cf. tabl. 2): neuf colonies existaient en 1989, dont l'une était en déclin très marqué. Une quinzaine de dômes permanents étaient habités, car cinq colonies possédaient un ou deux dômes secondaires.

Localisation: *F. rufa* est cantonnée à la partie centrale de la tourbière du Cachot, essentiellement les deux tiers sud-est du haut-marais, ainsi que les pineraies — primaires ou secondaires — les plus proches. La présence de cette espèce au cœur d'un haut-marais à sphaignes est remarquable, mais ce sont les nombreux bosquets de Pins qui le cloisonnent qui hébergent les nids, là où le sol est un peu moins imbibé. De plus, les colonies les plus prospères sont celles placées sur l'ancienne lisière occidentale, qui prospectent en grande partie de jeunes boisements secondaires. D'autre part, la densité de *F. lugubris* dans les zones plus externes n'est sans doute pas étrangère à cette répartition. La relative sténopathie observée ici est donc en partie induite par la concurrence interspécifique.

Comme chez *F. lugubris*, les colonies dont les aires de fréquentation se recouperaient ont des réseaux de pistes bien séparés. Ici toutefois, aucun contact même sporadique n'existe entre sociétés distinctes. Bien plus, deux colonies-filles ont fait «sécession» durant les deux saisons 1988 et 1989, les pistes de liaison tombant à chaque fois en désuétude après une brève période de combats. Cette situation se rapproche de celle observée par ROSENGREN et PAMILO (1983) chez *F. polyclteta*. Presque aussi eurytherme que *F. lugubris* — les grands nids sont très précocement actifs au printemps — *F. rufa* est cependant nettement plus *lente* que l'autre espèce à basse température, entre 8 et 14 °C environ.

Importance des colonies: le code utilisé ici est le même que pour *F. lugubris*, à l'exception du nid R 1, très peu peuplé mais occupant un grand dôme: il est représenté par un carré simple sur la carte (fig. 4). Les autres colonies indépendantes comptent au moins un dôme «moyen» comme nid principal. Ne possèdent de vrais «grands» dômes, c'est-à-dire peuplés en conséquence de leur volume, que les sociétés proches de l'ancienne lisière occidentale. La plus peuplée de celles-ci avait en 1988 le nid R 7 pour dôme principal: formant un cône presque régulier de près de 1,10 m de haut, ce dôme pouvait avoir un volume de près de 800 litres (0,8 m³), et donc contenir plus d'un million et demi d'habitants; il a cependant brusquement décliné en 1989.

Ces grands dômes de lisière ont également été les seuls à produire des sexués femelle, les colonies du haut-marais n'ayant produit que des mâles. En 1989, année faste, les envols se sont étalés sur près de deux semaines, et le dôme R 10 a certainement produit plus de 2000 femelles à lui-seul — mais beaucoup moins de mâles, ceux-ci étant essentiellement produits par le nid voisin R 8. De par la faible profondeur du sol habitable, les grandes colonies de *F. rufa* de la tourbière du Cachot ont l'intéressante habitude d'hiberner de façon «décentralisée», dans de petits dômes saisonniers, situés sous les bosquets de Pins, et qui ne servent qu'à cet effet — ils sont déserts dès le début de l'été. Cette situation n'est pas sans rappeler les mœurs ordinaires de l'espèce tyrophile *F. uralensis* (ROSENGREN et PAMILO 1983).

DISCUSSION

Biotopes préférentiels

D'après ce qui vient d'être dit pour chaque espèce en général, on peut distinguer quatre groupes auto-écologiques en tourbière :

1. *F. picea* : c'est une espèce très *sténoèce*, nichant uniquement en haut-marais central non asséché, ou sur des landes dont la régénération est bien avancée. Elle est du reste absente à Marais-Rouge et peu abondante ailleurs.
2. *F. lemani* : c'est une espèce très adaptable, colonisant vite les milieux pionniers (ce qui est typique des *Serviformica* du groupe *fusca*) ; elle est donc prospère surtout dans les formations secondaires, mais se maintient pratiquement partout tant que la pression des *Formica* «rouges» n'est pas trop forte. En conclusion, c'est l'espèce la plus *euryèce*, abondante dans les trois stations.
3. *F. sanguinea* : c'est une espèce peu exigeante, mais à la fois thermophile et assez hygrophobe : elle évite les boisements denses et les sols trop humides. Par conséquent les formations naturelles ne lui conviennent guère : toutes les zones où elle niche ont subi une *intervention anthropique*, mais d'intensité et d'ancienneté très variables. De même, elle existe dans les trois stations mais abonde le plus à Marais-Rouge, station la plus dégradée.
4. Les *Formica* «rouges» autres que *F. sanguinea* : sensibles aux dérangements, elles préfèrent les milieux primaires, ou des successions secondaires déjà bien avancées (la présence d'arbres leur est nécessaire). D'autre part, le nid doit être suffisamment ensoleillé, donc uniquement en lisière ou clairières dans les boisements denses.

Un certain partage de l'espace est théoriquement possible entre les trois espèces, car certaines nuances existent de l'une à l'autre :

F. truncorum est la plus héliophile, mais peu exigeante quant à la profondeur de sol : elle réussit souvent mieux en bordure de haut-marais (zone des Pins clairsemés).

F. lugubris est également assez héliophile, mais plus hygrophobe: elle réussit mieux en bordure de lande sèche, ou dans les jeunes boisements mixtes secondaires, où elle bénéficie souvent d'un effet d'écotone: les colonies les plus prospères sont en périphérie des stations.

F. rufa est globalement intermédiaire entre les deux précédentes, mais semble mieux supporter un ombragement partiel. Elle réussit bien sous des peuplements pas trop denses d'assez grands Pins.

L'exploitation passée et la faible étendue des stations en cause font cependant que les microbiotopes les plus favorables à chaque espèce sont de surface très réduite, sans zonation régulière et avec des zones de transition importantes. En pratique, presque toutes les espèces sont donc en contact direct, dans une situation de *concurrence* plus ou moins intense. Ce dernier aspect des choses fera l'objet d'une communication ultérieure.

CONCLUSION

Bien qu'il y manque la *Formica* «rouge» tyrophile *F. uralensis*, l'inventaire des *Formica* des trois portions de tourbière étudiées ici n'est pas dénué d'intérêt: six espèces, dont deux sont au moins partiellement liées aux biotopes tourbeux, nichent sur une surface totale de moins de 22 ha. A titre de comparaison, bien des localités de superficie équivalente, mais offrant des conditions moins variées, ne contiennent souvent que deux ou trois espèces. D'autre part, la présente liste n'est pas close une fois pour toutes: en particulier, l'installation (ou l'augmentation) de *F. fusca* dans les boisements secondaires, ou la colonisation des landes par *F. pratensis*, ne sont pas à exclure même à court terme.

Concernant plus particulièrement les Fourmis des bois, on notera leur densité remarquable à la tourbière du Cachot (en moyenne près de dix nids habités à l'hectare, pour les deux espèces confondues), qui tranche avec celles nettement plus faibles des deux autres stations. Même sans tenir compte des petits dômes, la densité du reste excède encore largement celle préconisée par ADLUNG (*in* CHAUVIN 1982) pour la protection minimale d'une forêt de plaine par *F. polyctena*: quatre grands nids à l'hectare. Tout en reconnaissant l'importance des différences de biotopes et d'espèces, on peut aisément en déduire que le rôle écologique des Fourmis des bois à la tourbière du Cachot est loins d'être négligeable.

Remerciements

Nous remercions cordialement le professeur Willy Matthey et le Dr Willy Geiger qui ont incité et dirigé ce travail. Nos remerciements s'adressent également à Catherine Vaucher-von Ballmoos, qui nous a fait profiter de sa connaissance des stations.

Résumé

Un inventaire faunistique des espèces nicheuses du genre *Formica* L. a été effectué dans trois marais tourbeux de la vallée de La Brévine (NE). Pour chaque espèce sont mentionnés les faciès préférentiels et le degré de liaison aux biotopes «haut-marais à sphaignes».

Zusammenfassung

Ein faunistisches Inventar der nistenden Arten der Gattung *Formica* L. wurde in drei Torfmooren des Vallée de La Brévine (NE) ausgeführt. Für jede Art werden die vorzüglichen Pflanzenformationen, und die Abhängigkeitsstufe mit den «Sphagnum-Hochmoor»-Biotopen erwähnt.

Summary

A faunistical survey of the nesting species of the genus *Formica* L. from three peat bogs of the Vallée de La Brévine (Western Switzerland) was performed. For each species are mentioned the preferential plant-formations and the degree of connection with the «Sphagnum mire» biotopes.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD, F. — (1968). Les Fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. *Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen*, vol. 3. Paris (Masson et Cie), 400 pp.
- CHAUVIN, R. — (1982). Les sociétés animales. *Le Biologiste*. Paris (PUF), 290 pp.
- CHERIX, D. — (1986). Les Fourmis des bois. *Série « Comment vivent-ils ? »*, Atlas visuels Payot, Lausanne, env. 50 pp.
- CHERIX, D. et BURGAT, M. — (1979). A propos de la distribution verticale des Fourmis du groupe *rufa* dans les parties centrale et occidentale du Jura suisse. *Bull. SROP II* (3): 37-48.
- COLLINGWOOD, C. A. — (1979). The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entom. Scand.* 8. Klampenborg (DK) (Scandinavian Press Ltd.), 174 pp.
- DRIESSEN, G. J. J., VAN RAALTE A. T. et DE BRUYN, G. J. — (1984). Cannibalism in the red wood-ant, *Formica polycetena* (Hymenoptera, Formicidae). *Oecologia* 63: 13-22.
- FOREL, A. — (1920). Les Fourmis de la Suisse (seconde édition revue et corrigée). *La Chaux-de-Fonds* (Le Flambeau), 315 pp.
- KUTTER, H. — (1977). Hymenoptera Formicidae. *Insecta helvetica, Fauna*, vol. 6. Schweiz. Ent. Ges., Zürich, 298 pp.
- LORBER, B. E. — (1982). Exemple de l'importance de l'humidité, la nature du sol et la végétation dans la distribution des Fourmis du groupe *Formica rufa* (Hym. Formicidae). *Ins. soc.* 29 (2): 195-208.

- MATTHEY, W. — (1971). Ecologie des Insectes aquatiques d'une tourbière du Haut-Jura. *Rev. suisse Zool.* 78 (2): 103-133.
- (1986). Résumé des connaissances actuelles sur les communautés animales des hauts-marais jurassiens. In GOBAT et al.: Les tourbières du Jura suisse — Milieux naturels, modifications humaines, caractères des tourbes, potentiel de régénération. *Actes soc. jurass. émül.*: 298-309.
- ROSENGREN, R. et PAMILO, P. — (1983). The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta entom. fenn.* 42: 65-77.
- ROSENGREN, R., CHERIX, D. et PAMILO, P. — (1985). Insular ecology of the red wood-ant *Formica truncorum* F. I. Polydomous nesting, population size and foraging. *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 58: 147-175.
- ROSENGREN, R., FORTELIUS W., LINDSTRÖM, K. et LUTHER, A. — (1987). Phenology and causation of nest-heating and thermoregulation in red wood-ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. *Ann. zool. fenn.* 24: 147-155.
- SEBER, G. A. F. — (1982). The estimation of animal abundance and related parameters (second edition). London (Charles Griffin et Co. Ltd.), 654 pp.
- SKINNER, G. J. — (1980). Territory, trail structure and activity patterns in the wood-ant *Formica rufa* (Hymenoptera, Formicidae) in Limestone woodland in North-West England. *J. anim. Ecol.* 49: 381-394.
- SÖRENSEN, U. et SCHMIDT, G. — (1983). Die hügelbauenden Waldameisen in Waldgebieten der Bredstedter Geest (Schleswig-Holstein) (Genus *Formica*, Insecta). *Z. angew. Zool.* 70 (3): 285-319.
- TOROSSIAN, C. — (1979). Méthode d'étude quantitative des Fourmis du groupe *Formica rufa*. *Bull. SROP* II (3): 215-240.
- VERNIER, R. — (1990). Etude écofaunistique des Fourmis du genre *Formica* L. (Hymenoptera, Formicidae) de la tourbière du Cachot et hauts-marais voisins. *Travail de certificat, Neuchâtel*, 223 pp. (non publié).