

Zeitschrift:	Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Herausgeber:	Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles
Band:	118 (1995)
Artikel:	Recherches écofaunistique sur les fourmis du genre <i>Formica</i> L. de la tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois) et haut-marais voisins (Hymenoptera, Formicidae). II, Quelques aspects de la compétition interspécifique
Autor:	Vernier, Richard
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-89428

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: 29.01.2026

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

RECHERCHE ÉCOFAUNISTIQUE SUR LES FOURMIS DU GENRE *FORMICA* L. DE LA TOURBIÈRE DU CACHOT (JURA NEUCHATELOIS) ET HAUTS-MARAIS VOISINS (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

II. QUELQUES ASPECTS DE LA COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE

RICHARD VERNIER

Institut de zoologie, Université de Neuchâtel. Rue Emile-Argand 11, 2000 Neuchâtel, Suisse.

Résumé

Certains aspects de la coexistence entre les six espèces nicheuses du genre *Formica* L. de la Tourbière du Cachot (NE) et leurs conséquences éventuelles sur les peuplements sont traités. Des tests d'agression en boîte ont mis en évidence divers degrés d'agressivité des espèces et une hiérarchie presque linéaire entre celles-ci. Les observations de terrain ont confirmé ces inégalités intrinsèques.

Trois types de changements abrupts dans les peuplements ont été repérés en 1988 et 1989, tous à l'avantage de la Fourmi des bois *Formica lugubris* Zett. Le maintien de la diversité spécifique présente n'étant pas acquis, quelques mesures de gestion sont proposées. Finalement, nous suggérons que le cortège des espèces du genre *Formica* présentes dans une tourbière donnée peut fournir des renseignements utiles sur la station.

Summary

Certain aspects of the coexistence between the six nesting species of the genus *Formica* L. of the peat bog Le Cachot (Western Switzerland) and their possible outcomes on the settlements are dealt with. Aggression tests in a transparent box have shown different levels of aggressivity for each species, and an almost linear hierarchy among them. Observations in the field have corroborated these intrinsic disparities.

Three kinds of abrupt changes in the settlements have been located in 1988 and 1989, all of them in favour of the wood-ant *Formica lugubris* Zett. As the keeping of the present specific diversity is not granted, some measures of management are proposed. Finally, it is suggested that the drawing up of the list of the ant-species of the genus *Formica* from a given peat-bog can actually provide useful in formations about the place.

Zusammenfassung

Einige Aspekte der interspezifischen Konkurrenz zwischen den sechs nistenden Arten der Gattung *Formica* L. vom Torfmoor Le Cachot (NE) und ihre mögliche Folgen für die Gemeinschaften werden behandelt. Angriffsversuche in einer glashellen Büchse haben verschiedene Stufen von

Agressivität für jede Art, und auch eine fast linearische Hierarchie zwischen ihnen gezeigt. Beobachtungen im Feld haben diese wesentlichen Ungleichheiten bestätigt.

Drei Sorten von scharfen Veränderungen in den Gemeinschaften wurden in den Jahren 1988 und 1989 festgestellt, alle zum Vorteil der Waldameise *Formica lugubris* Zett. Da die Erhaltung der gegenwärtigen Artenvielfalt nicht ausgemacht ist, werden einige Schutzmassnahmen vorgeschlagen. Am Ende wird behauptet, dass das Artenverzeichnis der Gattung *Formica* L. von irgendeinem Hochmoor nützliche Auskünfte über den Ort bringen kann.

INTRODUCTION

Le présent article suit et complète une première communication, parue dans cette même revue (VERNIER, 1992). Nous renvoyons à ce dernier document pour la description des milieux, la liste des espèces trouvées nicheuses, ou encore la mention d'espèces non trouvées. Cette seconde partie traite de la concurrence entre les espèces nicheuses, et plus spécialement d'éventuels effets de cette concurrence sur la composition spécifique des peuplements de *Formica* dans les stations étudiées.

Lors de la première partie, nous avions remarqué que les exigences en matière de biotopes différaient sensiblement d'une espèce à l'autre, ce qui nous avait permis de distinguer 4 groupes autécologiques. Nous avions toutefois précisé que la faible étendue des stations, ainsi que le morcellement considérables des microbiotopes occultaient en grande partie ces préférences: le contact est souvent direct, même entre espèces d'écologie et de moeurs bien distinctes. Ceci implique forcément une concurrence plus ou moins intense entre les sociétés respectives de ces espèces.

De fait, les différences, souvent considérables, que nous avons observées dans le nombre des colonies de chaque espèce, ne peuvent être imputées entièrement à la distribution des microbiotopes préférentiels des dites espèces dans chaque station. Si tel était le cas, *F. picea* et *F. truncorum*, par exemple, seraient nettement plus abondantes, et inversement les densités de

F. lemani dans les trois stations, ou celle de *F. lugubris* à la Tourbière du Cachot, seraient nettement moindres.

On voit ainsi d'emblée que toutes les espèces ne prolifèrent pas au même rythme, ce qui suggère que les moins prolifiques sont potentiellement menacées, à terme, d'exclusion par les autres. De là l'intérêt d'examiner de plus près les relations entre les espèces présentes, ne serait-ce que pour vérifier si effectivement certaines tendent à évincer leurs concurrentes. Sans compter que la compétition pour les ressources alimentaires joue forcément un rôle important dans l'existence des fourmilières de ces stations.

Bien entendu, la compétition intraspécifique y est tout aussi déterminante, au moins pour une partie des espèces, mais en ce domaine c'est presque uniquement la «force» (c'est-à-dire avant tout l'effectif en ouvrières) des sociétés qui déterminera lesquelles en sortiront victorieuses. De plus, quelles que soient ces dernières, l'impact de cette compétition-là sur la diversité spécifique n'est par définition qu'indirect, et probablement faible le plus souvent.

En toute rigueur, il devrait également être tenu compte des autres genres de Formicidae présents dans les stations; néanmoins, nous verrons que la structure du peuplement local en autres Fourmis rend cet impact négligeable, comparé à la concurrence entre *Formica*.

MÉTHODES D'INVESTIGATION

Identification des espèces

Ouvrières

L'identification des ouvrières ayant été nécessaire pour établir la liste des espèces nicheuses, cette question a été traitée lors de la première partie (VERNIER, 1992) et ne sera pas reprise ici. Cependant, les têtes vues de face des quatre *Formica* «rouges» sont présentées en figure 1.

Femelles désailées

Quel que soit leur mode de fondation - indépendant ou parasitaire - les femelles désailées après leur «vol nuptial» sont un élément-clé dans la dissémination de la plupart des espèces de Fourmis. C'est d'elles en effet que dépendra, en définitive, l'installation d'une espèce donnée dans une localité d'où elle était jusque là absente. Il est donc primordial, en vue d'une analyse des interactions interspécifiques, d'identifier toutes les femelles désailées rencontrées, qu'elles soient ou non capturées par des ouvrières.

Comme pour la caste ouvrière, les femelles de 3 de 6 espèces nicheuses (celles de *F. picea*, *F. sanguinea* et *F. truncorum*) sont d'emblée reconnaissables sur le terrain, alors que l'identification des autres est impossible sans grossissement. De même que pour les ouvrières, bien que de façon différente dans le détail (cf. KUTTER, 1977; COLLINGWOOD, 1979), c'est la pilosité qui permet de séparer la femelle de *F. lemani* de celle de *F. fusca*, respectivement la femelle de *F. lugubris* de celle de *F. rufa*.

Toutefois, il faut également tenir compte ici d'éventuelles femelles d'autres espèces, d'origine extérieure aux stations: autant, par exemple, celle de *F. pratensis/nigricans* est bien reconnaissable, autant celle de *F. polyctena* peut fort bien passer inaperçue sur le terrain: c'est pourquoi chaque femelle isolée de Fourmi des bois doit être examinée à la loupe.

Observations des interactions interspécifiques

A la différence d'autres travaux consacrés à ce sujet (ROSENGREN, 1986; SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN, 1988), cette recherche-ci s'est presque entièrement limitée à l'observation des insectes en conditions naturelles. Il n'a pas été recouru, entre autres, à l'aide d'appâts destinés à provoquer artificiellement des conflits sur le terrain.

La seule dérogation à cette règle a été d'effectuer plusieurs séries de tests d'agressivité en «terrain neutre» selon une méthode inspirée des travaux de LE MOLI *et al.* (1984). Le but de ces tests était d'abord de contrôler l'intolérance intrinsèque en fonction des couples d'espèces en cause, et du même coup de vérifier lequel des «partenaires» avait régulièrement le dessus en cas de combat. Ces résultats simples à obtenir donnent en effet déjà quelques indications sur ce à quoi on peut s'attendre sur le terrain, nonobstant les particularités inhérentes à la captivité (si brève soit-elle).

Des tests à la fois intra- et interspécifiques ont ainsi été effectués entre grandes ouvrières des 6 espèces (tableaux 1 et 2). Pour ce faire, nous avons utilisé des boîtes transparentes en plexiglas Semadeni™ de 5 x 6,5 x 7 cm, sur le fond desquelles avait été coulé un peu moins d'1 cm de plâtre. Prélevés isolément sur le terrain, les insectes y étaient introduits, aussi simultanément que possible, après engourdissement préalable par le froid. De cette façon, les effets du stress inhérents à la capture sont limités, et chaque adversaire potentiel démarre avec des chances sensiblement égales. A mesure du réchauffement à température ambiante, l'activité, mais aussi l'agressivité en cas d'intolérance, augmentent progressivement de part et d'autre.

Le temps d'observation maximal a été de 30 minutes par essai.

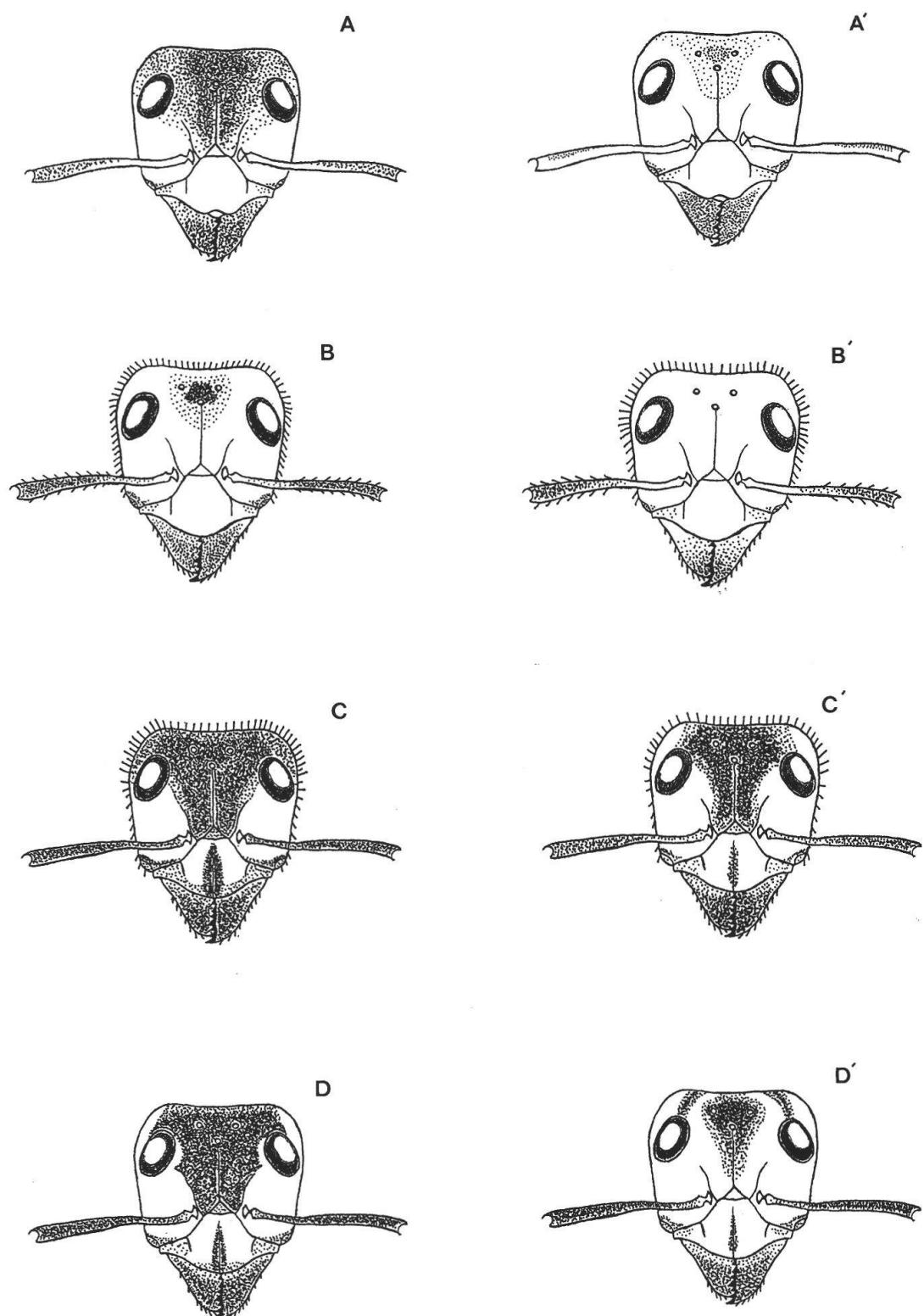


Fig. 1: Têtes vues de face des quatre espèces de *Formica* «rouges» (grandes ouvrières) nicheuses à la Tourbière du Cachot.

A gauche, exemple d'individu spécialement sombre.

A droite, exemple d'individu spécialement clair.

Les parties blanches correspondent au rougeâtre non assombri, de nuance variable selon l'espèce.
A: *F. sanguinea* Latr.; B: *F. truncorum* F.; C: *F. lugubris* Zett.; D: *F. rufa* L.

	<i>F. picea</i>	<i>F. lemani</i>	<i>F. sang.</i>	<i>F. trunc.</i>	<i>F. lugubris</i>	<i>F. rufa</i>
<i>Formica (S.) picea Nyl.</i>	0	8	5	2	5	4
<i>Formica (S.) lemani Bondr.</i>		6	4	0	3	2
<i>Formica (R.) sanguinea Latr.</i>			0	6	9	8
<i>Formica (F.) truncorum F.</i>				0	7	8
<i>Formica (F.) lugubris Zett.</i>					0	5
<i>Formica (F.) rufa L.</i>						0

Tab. 1: Combats ayant entraîné la mort d'au moins un des deux antagonistes. En grisé: tests mixtes (5 essais seulement).

	<i>F. picea</i>	<i>F. lemani</i>	<i>F. sang.</i>	<i>F. trunc.</i>	<i>F. lugubris</i>	<i>F. rufa</i>
<i>Formica (S.) picea Nyl.</i>	8	0	0	0	0	0
<i>Formica (S.) lemani Bondr.</i>		3	0	0	0	0
<i>Formica (R.) sanguinea Latr.</i>			10	0	0	0
<i>Formica (F.) truncorum F.</i>				10	2	1
<i>Formica (F.) lugubris Zett.</i>					10	3
<i>Formica (F.) rufa L.</i>						10

Tab. 2: Cas de tolérance mutuelle. En grisé: tests mixtes (5 essais seulement).

Sur le terrain, nous avons mis l'accent sur deux aspects complémentaires :

1. - L'observation ponctuelle des proies ramenées par des sociétés des différentes espèces, dans le but d'y détecter d'autres Fourmis, et si oui lesquelles. Une agressivité non seulement territoriale, mais aussi «prédatrice» (MABELIS, 1984) peut ainsi être mise en évidence.

2. - Des «tournées» régulières, permettant de détecter des changements éventuels dans l'occupation d'un nid donné, ou dans l'utilisation de certaines ressources vitales, comme certains arbres riches en pucerons.

RÉSULTATS

Tests d'agressivité intraspécifiques

Les tests mettant en contact, dans les boîtes, de grandes ouvrières issues de

sociétés distinctes, mais conspécifiques, n'ont donné lieu à aucune agressivité durable, et a fortiori à aucun vrai combat, chez cinq des six espèces testées (10 essais par espèce).

Il est vrai que la tolérance n'a été pratiquement totale d'emblée, sans aucune agressivité ouverte, que chez *F. truncorum* et *F. sanguinea*. Chez *F. picea*, il n'y a jamais eu non plus d'agressivité ouverte, mais la reconnaissance mutuelle était souvent retardée par un comportement d'évitement systématique - donc de fuite - tel qu'il se produit souvent même avec des *Serviformica* issues d'un même nid.

Chez les deux Fourmis des bois vraies que sont *F. rufa* et *F. lugubris*, une certaine agressivité lors de la «prise de contact» était en revanche presque de règle, pouvant aller jusqu'à la saisie - mutuelle ou non -

d'un appendice par les mandibules. Après un temps variable d'«investigation sociale» (LE MOLI *et al.*, 1984), la reconnaissance mutuelle opérait graduellement jusqu'à disparition des agressions. Une fois habitués l'un à l'autre, les «partenaires» de presque tous les couples observés n'engagèrent plus de luttes, même en situation de stress assez intense, telle une secousse brutale de la boîte.

Chez la Fourmi noire-cendrée *F. lemani*, la situation diffère nettement des cas précédents : comme chez *F. picea*, l'évitement mutuel est de règle au départ, mais ici il ne débouche que très rarement sur une tolérance mutuelle. Au contraire, les deux Fourmis continuent à se fuir mutuellement, puis souvent l'une s'enhardit jusqu'à devenir franchement agressive, cherchant à saisir son «partenaire» par un appendice. En cas de réussite, il y a alors presque toujours combat, pas nécessairement à mort - ceci n'arrive que si l'un des adversaires éjecte de l'acide - mais rarement sans séquelles pour l'un au moins des antagonistes. Dans une faible minorité de cas seulement, l'adoption mutuelle est intervenue durant le temps d'essai de 30 minutes, et uniquement en l'absence de blessures graves (qui sont le plus souvent des amputations de pattes ou d'antennes).

En fait, ce comportement est déjà pratiquement celui que l'on observe entre différentes espèces de *Formica* «rouges». Cette intense agressivité semble courante chez bien des *Serviformica*: par exemple, nous n'avions pu mettre en évidence aucune différence d'intensité entre les agressivités intercoloniale et interspécifique dans une autre série de tests entre *F. cunicularia* et *F. rufibarbis*. A supposer qu'une «reconnaissance d'espèce» existe, elle n'influe en rien sur le comportement, toujours hostile, des protagonistes.

La fréquente polygynie chez *F. lemani* (COLLINGWOOD, 1979; obs. pers.) pourrait toutefois expliquer les rares cas de tolérance observés ici: des ouvrières issues

toutes deux de sociétés très polygyynes ont quelque chance d'avoir des odeurs plus «neutres», donc plus compatibles.

Tests d'agressivité interspécifiques

Au contraire des précédents - qui à vrai-dire jouaient surtout un rôle de témoins - les tests mettant en contact de grandes ouvrières d'espèces différentes ont presque toujours occasionné une forte agressivité, souvent accompagnée de combats généralement mortels pour l'un au moins des deux antagonistes.

De ce point de vue, il faut séparer trois situations bien distinctes :

- Les tests entre *Serviformica*: il n'y en a qu'une catégorie possible ici, *F. picea* × *F. lemani*.
- Les tests entre *Formica* «rouges»: il y en a six catégories possibles, puisqu'ici quatre espèces sont en cause.
- Les tests mixtes, avec une *Serviformica* et une *Formica* «rouges». Il y en a huit catégories possibles: l'une des deux *Serviformica* avec chaque fois l'une des quatre autres espèces.

La confrontation est à peu près symétrique dans les deux premiers cas, en ce sens que les protagonistes ont sensiblement la même taille, donc une force à peu près équivalente. On peut néanmoins s'attendre à plus d'agressivité chez les *Formica* «rouges», à plus d'évitement chez les *Serviformica*.

Le troisième cas de figure est en revanche fondamentalement asymétrique, l'un des adversaires étant beaucoup moins robuste que l'autre, quoique souvent plus agile.

A. Les tests mixtes

Quel est dès lors l'intérêt de combats aussi inégaux ? Ne convenait-il pas plutôt d'utiliser de petites ouvrières de *Formica* «rouges», guère plus grosses que les plus grandes *Serviformica* ? Non, car c'est bien

à des majors, qui assurent l'essentiel de la prospection loin du nid, que les *Serviformica* sont confrontées le plus souvent sur le terrain. Bien que leur résultat final n'ait d'emblée fait aucun doute (c'est pourquoi seuls cinq essais ont été faits par couple d'espèces, soit 40 au total), l'intérêt des tests mixtes est d'avoir mis en évidence des différences d'agressivité en fonction des couples d'espèces. En effet, toutes les *Formica* «rouges» ne sont pas aussi pugnaces, et chez les *Serviformica*, *F. lemani* est beaucoup plus habile à se défilter que *F. picea* (tab. 1).

Inversement, la redoutable efficacité meurrière de *F. sanguinea*, comparée aux Fourmis des bois et surtout à l'assez indolente *F. truncorum*, est sans doute liée à ses moeurs doulotiques (ou «esclavagistes»).

En résumé, ces premières séries de tests interspécifiques n'ont fait que confirmer l'infériorité physique intrinsèque des *Serviformica* face aux *Formica* «rouges», due non seulement à la différence de taille mais aussi, sans doute, à une toxicité moindre du venin. Comme cette infériorité n'est pas compensée, loin d'un nid du moins, par quelque coopération que ce soit dans le combat (au contraire de ce qu'on observe avec des *Lasius* dans la même situation), on conçoit que les *Serviformica* ne peuvent en aucun cas se mesurer, sur le terrain, aux grandes espèces.

B. *F. picea* x *F. lemani*

Comme il ressort du tableau 2, aucune tolérance mutuelle même en «terrain neutre» n'existe entre ces deux espèces (de parenté à vrai dire sans doute éloignée). De plus, *F. lemani* paraît nettement la plus pugnace, engageant le combat plus souvent et l'emportant régulièrement sur *F. picea*. Si rares que soient les combats en situation naturelle, on peut donc s'attendre à ce que *F. picea* ait le dessous à effectif égal, en cas de compétition intense.

C. Les tests entre *Formica* «rouges»

Plus encore que les précédents, les quelque 60 tests de cette catégorie-ci ont régulièrement, et souvent d'emblée, abouti à des combats. Cependant, chacun des 6 couples d'espèces possibles a ses particularités, et nous nous bornerons à relever ici quelques constantes.

Un premier fait stable est la relative «prudence» de *F. sanguinea*, qui n'engage que très rarement le combat avec les autres espèces, mais qui se défend souvent avec succès une fois attaquée. Aucune des trois autres espèces ne tolère en effet *F. sanguinea*, ce qui se conçoit compte tenu de sa parenté éloignée avec ces dernières. L'agressivité est plus nette de la part des deux vraies Fourmis des bois *F. rufa* et *F. lugubris*, mais ceci est lié à la combativité moindre de *F. truncorum*.

Avec des Fourmis des bois en effet, celle-ci est souvent presque tolérante. Comme cependant la réciproque n'est pas vraie, les contacts en cause (*F. truncorum* x *F. lugubris* ou *F. truncorum* x *F. rufa*) se terminent presque toujours par des combats mortels, généralement pour les deux antagonistes (généralement plus intoxiqués par l'acide formique que gravement blessés).

Il en va dans la règle de même des confrontations entre les deux Fourmis des bois, pourtant étroitement apparentées, au point qu'elles sont de séparation difficile à l'oeil nu. Comme pour les combats entre *F. lemani*, la tolérance s'établit d'autant plus difficilement que des blessures (amputations d'appendices surtout) ont été infligées, et à plus forte raison s'il a été fait usage de l'acide formique. On observe en fait une forte variabilité dans la «motivation» agressive, mais globalement *F. rufa* semble plus encline à engager la lutte (ce fut le cas sept fois sur les neuf essais où il y eut combat), mais aussi à s'habituer à son adversaire après un certain temps.

Au contraire, *F. lugubris* a souvent d'abord tendance à fuir, mais même sans combat ultérieur elle semble nettement plus «réticente» au contact pacifique que *F. rufa*: ceci rejoue peut être le constat de LE MOLI *et al.* (1984), selon lequel *F. lugubris* est plus agressive envers *F. rufa* qu'inversement.

Cas de préation mutuelle naturelle

Ouvrières

En toute rigueur, l'observation du transport d'une fourmi morte par une ou plusieurs autres Fourmis, en direction de leur nid, ne dénote pas nécessairement une authentique préation. Il peut en effet s'agir plutôt de nécrophagie (scavenging), la proie ayant été trouvée déjà morte ou peu s'en faut. De ce fait, l'interprétation peut être problématique en cas de cadavre frais, surtout s'il est pratiquement intact. Au contraire, un individu passablement meurtri, mais dont certains appendices bougent encore, aura très probablement été capturé, à la suite d'un combat. En nous limitant à ce dernier cas de figure, nous n'avons constaté de préation régulière, sur d'autres ouvrières de *Formica*, que de la part des deux Fourmis des bois vraies, *F. lugubris* et *F. rufa*.

Les Fourmis capturées étaient en grande majorité des *F. lemani*, plus rarement des Fourmis des bois - presque toujours de l'autre espèce - enfin de rares *F. truncorum*. Il s'agissait à chaque fois d'individus isolés, pris en périphérie de territoire dans le cas des *Formica* «rouges», un peu partout dans le cas des *F. lemani*. L'apport de jeunes stades (larves ou cocons), qui implique la destruction de sociétés entières, n'a pas été observé.

Bien qu'aucun raid de *F. sanguinea* contre *F. lemani* n'ait pu être observé, il s'en est nécessairement produit à plusieurs reprises, le nombre d'auxiliaires ayant brusquement augmenté d'une saison à l'autre dans quelques sociétés (VERNIER,

1992). Ces raids ont une fonction accessoire mais réelle de préation, une portion non négligeable du couvain ramené - sans parler des adultes tués - servant de nourriture (FOREL, 1920).

Femelles désailées

Seules les deux Fourmis des bois et *F. sanguinea* ont produit des sexués en abondance en 1988 et 1989. Ce sont donc avant tout des femelles désailées de ces trois espèces qui ont été retrouvées en nombre sur les stations, à deux périodes bien distinctes d'ailleurs, conformément à leurs cycles vitaux respectifs: surtout la première décade de juillet pour les Fourmis des bois, celle d'août pour *F. sanguinea*.

De par le mode de fondation parasitaire des nids de ces espèces, les pertes sont extrêmement élevées, et plus précoces que chez les espèces à fondation indépendante. Parmi les facteurs de mortalité, les ouvrières de *Formica* sont certainement très importantes; là encore toutefois, nous n'avons observé que des Fourmis des bois proprement-dites transportant des femelles sexuées tuées ou encore agonisantes, mais parfois en grand nombre. Il s'est d'ailleurs toujours agi de femelles de Fourmis des bois, hétéospécifiques mais aussi conspécifiques, parfois même issues de sociétés très proches. Plus tard dans la saison, nous avons certes souvent vu des femelles de *F. sanguinea* poursuivies par des Fourmis des bois, mais sans que ces dernières puissent s'en emparer (la réciproque s'était d'ailleurs aussi produite en juillet, mais plus rarement).

L'intolérance envers des femelles désailées, y compris de leur propre espèce, est très répandue chez la plupart des Fourmis, pour deux raisons compréhensibles: il s'agit de contrer l'installation de sociétés potentiellement concurrentes, ou bien d'éviter la présence de trop nombreuses reproductrices inactives dans une société donnée. Voilà pourquoi la probabi-

lité de réussite d'une fondation parasitaire, ou autoparasitaire, est si infime pour une femelle donnée, prise individuellement.

Cependant, les sociétés de Fourmis des bois sont souvent fortement polygynes, et les hécatombes qu'on observe sur le terrain rendent assez énigmatique la manière dont se constitue cette polygynie (cf. cependant CHERIX *et al.*, 1991). Nous avons effectué plusieurs tests en boîte avec des ouvrières et de jeunes femelles des deux espèces: il en ressort que même des femelles conspécifiques sont presque toujours férolement attaquées, au début, par les ouvrières, et souvent tuées s'il y a plus de trois major pour une femelle.

Bouleversements et modifications territoriales observés

Tous ont eu lieu à la Tourbière du Cachot, les densités en *Formica* «rouges» étant du reste moindre dans les deux autres stations (VERNIER, 1992). On peut distinguer trois types de changements importants, survenus durant les saisons 1988 et 1989 :

1. - En juillet 1988, la substitution de *F. lugubris* à *F. rufa* dans un dôme de moyenne importance, accompagnée de la mort d'une partie des premiers habitants.

2. - En juin 1989, l'expulsion de son domaine d'une société de *F. truncorum* par une fourmilière voisine de *F. lugubris*. Celle-ci n'a toutefois pas occupé durablement l'ancien nid, et les *F. truncorum* ont pu déménager à distance, à travers un bras de marais abaissé. Leur ancien nid, après l'occupation temporaire par *F. lugubris*, est resté désert.

3. - A partir de 1988, l'apparition d'une nouvelle société de *F. lugubris* par fondation parasitaire, dans un nid adulte de *F. lemani*. Durant cette saison, la cohabitation entre les deux espèces s'est pro-

longée jusqu'à l'automne, mais il ne restait plus que des Fourmis des bois en 1989.

Le point commun entre ces trois événements est d'avoir tourné à l'avantage de *F. lugubris*, qui a dans les trois cas étendu son domaine vital au détriment d'autres espèces. Si la retraite des *F. truncorum* était prévisible, la défaite meurtrière subie par les *F. rufa* n'allait en revanche pas de soi, et s'explique au moins en partie par le déclin prononcé du dôme concerné. Quant à la fondation parasitaire, elle est exceptionnelle dans des sociétés adultes de *Serviformica*, d'autant que *F. lemani* est dans la règle modérément polygyne (cf. aussi ROSENGREN & PAMILO, 1983). Ceci ne rend l'observation d'un nid mixte que plus remarquable, FOREL lui-même (1920) ne l'ayant faite qu'une seule fois avant 1874.

Rôle possible des autres Formicidae

Hormis les six *Formica*, au moins quatre espèces de Formicidae nichent en nombre significatif à la Tourbière du Cachot.

Parmi les Formicinae, seul *Camponotus herculeanus* (L.) a été trouvé en 1988 et 1989, et peu abondant (deux colonies établies seulement, dont l'une assez peuplée il est vrai). Cette relative rareté est à n'en pas douter liée à l'abondance locale des *Formica* «rouges». Il semble que les moeurs surtout nocturnes de la Fourmi charpentière n'aient pas suffi à prévenir une concurrence assez intense, dont elle est visiblement sortie perdante.

Dans le même groupe, la grande rareté, sinon l'absence, du genre très répandu *Lasius* F. est assez remarquable. Les espèces très adaptables que sont *L. niger* et *L. flavus* sont en effet courantes dans d'autres tourbières - la seconde en périphérie surtout. Quelques petites sociétés endogées, sans dôme de terre, de cette dernière peuvent en fait fort bien exister au Cachot. En revanche, l'absence de *L. niger*

est quasi-certaine et est probablement due, elle aussi, à l'abondance des *Formica* «rouges»: comme *Camponotus*, cette espèce se rattache à la guilde des «lutteurs» (SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN, 1988).

En résumé, on voit à quel point l'influence des Formicinae directement concurrents des *Formica* est réduite.

Le seul Myrmicinae susceptible de jouer ce rôle, la grande espèce *Manica rubida* (Latr.) (CHERIX & BOURNE, 1981) est en effet absent des stations étudiées ici. Les représentants communs de cette sous-famille sont essentiellement *Myrmica ruginodis* Nyl. et *M. scabrinodis* Nyl., ainsi que *Leptothorax acervorum* (F.). Face aux Fourmis des bois, ces trois espèces se comportent en «soumissives» (SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN, 1988), la troisième étant même pratiquement cryptique, non perçue par les *Formica* (ROSENGREN, 1986).

Les *Myrmica* en revanche servent assez souvent de proies, avec leur couvain, à cinq des *Formica* au moins, y compris *F. lemani*. Mais leur taille nettement plus faible, leur hygrophilie et leur relative lenteur font que ces Fourmis occupent une niche trophique bien distincte, prospectant notamment de façon plus hypogée (MABELIS, 1984; SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN, 1988). Leur rôle est donc peu important du point de vue de la compétition interspécifique.

DISCUSSION

Modalités de la coexistence entre les Formica en tourbière

Les tests en confinement et les observations sur le terrain permettent, à notre sens, de tirer les conclusions suivantes :

1. - *Les Formica* «rouges» sont mutuellement exclusives, ne pouvant partager durablement un même domaine vital. Les Fourmis des bois surtout, étroitement

apparentées et d'exigences quasi identiques, obéissent au principe d'exclusion compétitive de Gause (in DAJOZ, 1985). Leur répartition de détail donnera donc, en cas de forte densité, une mosaïque avec seulement des intersections très limitées et marginales. D'après les tests en outre, on peut tenir la hiérarchie suivante pour vraisemblable :

- Les Fourmis des bois (ici *F. lugubris* et *F. rufa*) sont les plus agressives et les plus riches en acide formique (STUMPER in BERNARD, 1968), ce qui compense, avec leur grégarisme, leur agilité réduite. Leurs sociétés adultes sont de loin les plus populaires et actives; on peut donc sans hésitation leur attribuer ensemble le premier rang, jusqu'à plus ample information.

- *F. sanguinea*, qui est par nature plutôt «prudente», mais agile et apte à se défendre efficacement au besoin. C'est avant tout son infériorité démographique qui la subordonne aux sociétés les plus peuplées des Fourmis des bois.

- *F. truncorum* enfin, qui est aussi maladroite que les Fourmis des bois mais moins pugnace, et vivant en sociétés nettement moins peuplées. Non seulement les Fourmis des bois, mais aussi des colonies puissantes de *F. sanguinea*, seront des compétiteurs plus efficaces, même si dans le dernier cas, l'action sera surtout indirecte (par une meilleure exploitation des ressources).

2. - Bien que ne pouvant en aucun cas s'y mesurer physiquement, les *Serviformica* sont à même de se maintenir sur le domaine des grandes espèces, tant que la densité de ces dernières n'est pas trop élevées (MABELIS, 1984).

Leur comportement d'évitement typique permet en effet une véritable survie «clandestine», sur un territoire de Fourmis des bois par exemple, tant que ces dernières ne détectent pas le nid lui-même. Cette adaptation éthologique remarquable n'est donc

pas toujours suffisante, d'autant que l'accès à bien des ressources alimentaires est compromis pour le plus faible, constraint de jouer un rôle de pionnier risquant sans cesse d'être dépossédé par le plus fort (cf. aussi REZNIKOVA, 1983). L'effet de resserrement de la niche trophique en présence de compétiteurs (DAJOZ, 1985) est ici très net. C'est pourquoi des sociétés ainsi menacées en permanence ne peuvent prétendre à la prospérité atteinte en l'absence de *Formica* «rouges», et n'émettent par exemple que rarement des sexués (SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN, 1988).

Dans le cas présent en outre, *F. lemani* semble nettement mieux adaptée à cette hasardeuse cohabitation que *F. picea*, insuffisamment méfiante. D'autre part, ses moeurs doulotiques ou «esclavagistes» confèrent à *F. sanguinea* un impact beaucoup plus drastique sur les *Serviformica*, à effectifs égaux, que les autres grandes espèces, y compris les Fourmis des bois.

3. - Malgré la rareté de leurs interactions agressives directes, une forte compétition passive, indirecte, existe entre les deux «soumissives» (les *Serviformica*), qui occupent sensiblement la même niche trophique. L'espèce la plus abondante en un point donné tendra en effet à monopoliser les ressources résiduelles, laissées par les *Formica* «rouges». Il n'y a pas dans ce cas exclusion directe de l'espèce la moins performante (*F. picea* en l'occurrence) du domaine commun, mais néanmoins difficulté à son maintien à moyen terme.

4. - La compétition interspécifique explique également en partie, les espèces présentes atteignant d'assez fortes densités, que des *Formica* existant dans d'autres tourbières n'aient pas été trouvées: c'est le cas de *F. fusca*, qui serait en concurrence directe avec *F. lemani*, et de *F. pratensis*, qui serait en concurrence directe avec les autres Fourmis des bois.

Leur potentialité à s'établir est néanmoins réelle, car des femelles désailées de ces espèces ont été trouvées à plusieurs reprises.

Evolution possible

D'après ce qui vient d'être dit, on conçoit aisément que l'équilibre que représente la situation actuelle des six espèces n'est pas forcément stable.

Concrètement, les observations et tests sus-mentionnés laissent prévoir trois changements à moyen terme :

1. - La très forte densité de *F. lemani* en haut-marais menace la population résiduelle de *F. picea* d'élimination pure et simple.
2. - L'augmentation de *F. sanguinea* dans les landes boisées menace, à un peu plus long terme, les sociétés, déjà peu nombreuses, de *F. truncorum*.
3. - Probablement à plus long terme encore, l'augmentation de *F. lugubris* à la Tourbière du Cachot menace la population centrale de *F. rufa*.

Or, les trois espèces les plus offensives sont aussi les plus banales, les moins liées aux tourbières naturelles: les trois processus en cours risquent donc d'aboutir à une baisse de richesse spécifiques qualitative autant que quantitative.

Même en cas de régénération des biotopes, la recolonisation par les espèces les plus sensibles risque d'être problématique, de par les densités atteintes entre-temps par les concurrentes eurytopes. Un exemple: la Tourbière de Bellelay (BE) où ne nichent que *F. fusca*, *F. lemani*, *F. sanguinea* et *F. lugubris*, et ce malgré une bonne régénération sur plusieurs parcelles.

Au contraire, dans une tourbière au passé moins agité, comme la Sagne de la Burtignière (VD), *F. sanguinea* n'existe pas, alors que *F. truncorum* et surtout *F. picea* sont très prospères; en effet, le Haut- Marais central étant dépourvu

d'arbres, *F. lemani* n'y pénètre pour ainsi dire pas, bien qu'abondante dans la Pine-raie qui l'entoure. On voit ainsi qu'une certaine zonation existe bel et bien dans une station à peu près préservée, exempte de morcellement (le Haut-Marais central du Cachot n'a que de trop faibles étendues sans arbres).

Mesures de gestion possibles

En vue de préserver la diversité spécifique dans les trois tourbières en question ici - étant admis que ce but est justifié - on peut envisager trois types de mesures :

1. - Favoriser la régénération des Sphaignes pour avantager indirectement *F. picea* face à *F. lemani*, et assurer au moins son maintien relictuel.
2. - Couvrir les dômes de *F. truncorum* et de *F. rufa* de pyramides de protection de type «U 10» (GÖSSWALD, 1989), ce qui les favoriserait indirectement face à leurs concurrentes *F. lugubris* et *F. sanguinea*.
3. - Enfin, lutter activement contre les colonies les plus menaçantes de *F. sanguinea* en y prélevant périodiquement tout ou partie des cocons: c'est là une mesure résolument interventionniste, mais à rapprocher, par exemple, de la destruction des pontes de Goélands dans certaines réserves ornithologiques.

CONCLUSION

Les tests en confinement et les observations de terrain relatés ici confirment une forte intolérance interspécifique entre les six espèces nicheuses du genre *Formica*. Elles dénotent aussi une nette hiérarchie sur ce point, très semblable à celles mises en évidence par d'autres auteurs (MABELIS, 1984; ROSENGREN, 1986; SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN, 1988). En particulier, la position dominante des sociétés adultes de Fourmis des bois n'est guère contestable, et modèle sans doute la structure des peuplements des autres espèces à la Tourbière

du Cachot, sinon dans les deux autres stations. Là, le rôle potentiellement néfaste de *F. sanguinea*, du point de vue de la diversité spécifique, n'a pas été confirmé par des observations directes.

Globalement, la compétition revêt sans doute une importance au moins aussi grande, pour rendre compte des distributions des espèces observées dans ces stations, que la distribution des microbiotopes. De plus, le mode de vie social des Fourmis les rend moins dépendantes des contraintes de leur milieu que beaucoup d'Invertébrés solitaires. A cela s'ajoute une part d'aléatoire dans la colonisation des sites, due au mode de dissémination par des femelles fondatrices isolées. Autant de facteurs qui expliquent que les Fourmis ne font pas des bio-indicateurs au sens courant du terme, comme par exemple les Araignées ou les Carabes (MULHAUSER, 1989).

On ne peut cependant négliger les relations - au moins indirectes - entre des biotopes et leurs peuplements en Fourmis. C'est à notre avis la dimension réduite des biotopes en mosaïque étudiés ici qui est responsable de l'absence d'une zonation mieux marquée. L'existence de plusieurs espèces plus ou moins typhophiles (au moins quatre, dont deux ont été trouvées nicheuses ici) et non présentes partout permet, dans le cas d'un genre aussi varié que *Formica*, d'obtenir d'utiles renseignements complémentaires sur l'état actuel, voire l'historique d'une tourbière donnée, comme on l'a vu à propos de Bellelay.

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. Nous remercions encore Pascal Stucki pour la traduction allemande du résumé.

BIBLIOGRAPHIE

- BERNARD, F. 1968. Les Fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. *Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen*. Masson. Paris.
- CHERIX, D. & BOURNE, J.D. 1981. A field study on a supercolony of the red wood-ant *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory Arthropods (Spiders, Harvestmen and Ants). *Revue suisse Zool.* 87 (4) : 955-973.
- CHERIX, D., CHAUTEMS, D., FLETCHER, D.J.C., FORTELIUS, W., GRIS, G., KELLER, L., PASSERA, L., ROSEN-GREN, R., VARGO, E.L. & WALTER, F. 1991. Alternative reproductive strategies in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera Formicidae). *Ethol., Ecol. Evol.* (no spécial) : 61-66.
- COLLINGWOOD, C.A. 1979. The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entom. Scand. 8. Scandinavian Press Ltd.. Klampenborg* (DK).
- DAJOZ, R. 1985. Précis d'éologie (5^e édition) Dunod Université. Paris.
- FOREL, A. 1920. Les Fourmis de la Suisse (seconde édition revue et corrigée). *Le Flambeau. La Chaux-de-Fonds*.
- GÖSSWALD, K. 1990. Die Waldameise, Band 2. Aula-Verlag. Wiesbaden.
- KUTTER, H. 1977. Hymenoptera Formicidae. *Insecta helvetica, Fauna vol. 6. Schweiz. Ent. Ges. Zürich*.
- LE MOLI, F., MORI, A. & PARMIGIANI, S. 1984. Studies on interspecific aggression among red wood-ant species, *Formica rufa* L. versus *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera, Formicidae). *Monit. zool. ital.* 18 : 41-51.
- MABELIS, A.A. 1984. Interference between wood-ants and other ant species (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands J. Zool.* 34 : 1-20.
- MULHAUSER, G. 1989. Contribution à l'écologie des milieux tourbeux secondaires et de leurs communautés d'Arthropodes épigés (Vallée des Ponts-de-Martel, Jura Neuchâtelois). *Travail de licence. Institut de Zoologie. Université de Neuchâtel.* (non publié).
- REZNIKOVA, L. 1983. Interspecific communications between ants. *Behaviour* 80 : 84-85.
- ROSENGREN, R. 1986. Competition and coexistence in an insular ant community - a manipulation experiment (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zool. Fenn.* 23 : 297-302.
- ROSENGREN, R. & PAMILO, P. 1983. The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Ent. Fenn.* 42 : 65 -77.
- SAVOLAINEN, R. & VEPSÄLÄINEN, K. 1988. A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51 : 135 -155.
- VERNIER, R. 1992. Recherche écofaunistique sur les Fourmis du genre *Formica* L. de la Tourbière du Cachot (Jura neuchâtelois) et haut-marais voisins (Hymenoptera, Formicidae). I. Liste des espèces nicheuses et leurs biotopes préférentiels. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 115 : 61-82.