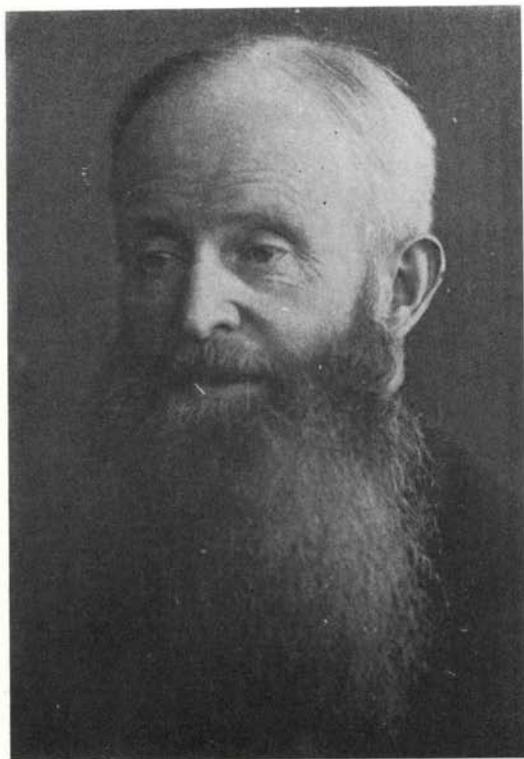


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.2 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL,
DIEPENBEEK BELGIQUE 19-22 Sept.1984



Erich WASMANN

Actes Coll. Insectes Soc., 2, 303-318 (1985)

**RYTHMES D'ACTIVITE DE QUELQUES ESPECES DE FOURMIS
EN REGION MEDITERRANEENNE
(Hym., Formicidae)**

par
Christian DELALANDE

Laboratoire d'Ethologie et Psychophysiologie
Faculté des Sciences, Parc de Grandmont
F-37200 TOURS

Résumé : Les rythmes d'activité des espèces de fourmis dominantes ont été étudiés dans 4 sites du Luberon (près d'Apt) en Juillet 1984. L'activité de récolte est strictement diurne pour Cataglyphis cursor alors qu'elle s'arrête aux heures les plus chaudes pour les autres espèces. Les stratégies de récolte de ces espèces sont différentes. Les Pheidole pallidula sont très concentrées sur les quadrats où se trouve de la nourriture qu'ils soient en zone ombragée ou ensoleillée. L'indice de chevauchement pour les espèces prises 2 à 2 est plus élevé sur les zones ombragées que sur les zones ensoleillées.

Mots-clés : Formicidae, Messor, Cataglyphis, Camponotus, rythmes d'activité, région méditerranéenne, stratégies de récolte.

Summary : ACTIVITY RYTHMS OF SOME SPECIES OF ANTS IN THE MEDITERRANEAN REGION.

Activity rythms have been studied in 4 places of Luberon (near Apt-Vaucluse) for the dominant species in July 1984. The searching activity is strictly diurnal for Cataglyphis cursor whereas it is interrupted during the hottest hours of the day for other species. Foraging strategies are different for the various dominant species. Pheidole pallidula can concentrate on some places indifferently shaded or sunny, where food can be found. An overlapping index was calculated for each couple of 2 species : it is more important in shaded zones.

Key-words : Formicidae, Messor, Cataglyphis, Pheidole, Camponotus, activity rythms, mediterranean region, food-collection, strategies.

INTRODUCTION

=====

Ce travail, réalisé en Juillet 1984, a pour but d'étudier le rythme d'activité d'espèces de fourmis méditerranéennes, le chevauchement entre les aires de récolte de ces espèces, leur répartition sur l'aire de récolte compte-tenu des surfaces ombragées et ensoleillées.

Les 4 sites étudiés se situent à proximité d'APT, au pied du Luberon (Vaucluse, altitude 600 m).

1 - DESCRIPTION DES SITES

Les sites 1 et 2 ont été délimités sur d'anciens champs de lavande bordés de chênes verts et de genévriers. On y trouve principalement Messor structor, Cataglyphis cursor, Camponotus aethiops, Pheidole pallidula.

Les sites 3 et 4 sont choisis dans une zone plus aride, non cultivée, où l'on rencontre aussi des chênes verts et des genévriers ; ces sites sont bordés par un taillis irrégulier. On y trouve Messor capitatus, en plus des espèces signalées pour les sites 1 et 2.

Ces diverses espèces sont très connues dans cette région, qui a été étudiée par Bernard (1983). Dans le nord du Vaucluse, cet auteur a noté que Pheidole pallidula est l'espèce dominante (16 %). Bernard précise que l'aridité du Vaucluse se confirme par l'abondance de Cataglyphis cursor (moyenne des nids : 5,6 %).

2 - MATÉRIEL MÉTHODES

Des distributeurs de graines et de jaunes d'oeufs sont placés sur l'aire de récolte : sur les sorties les plus actives, on place un boîtier, percé d'un orifice, à travers lequel passent les fourmis.

Dans chaque distributeur et dans chaque boîtier, une cellule photoélectrique, reliée à un enregistreur graphique permet de comptabiliser en continu l'activité des fourmis (Delalande et Lenoir, 1984). On effectue 2 jours d'enregistrement en continu par site. Les distributeurs de jaunes d'oeufs et de graines sont approvisionnés régulièrement. Les premiers sont exploités par Pheidole pallidula, dont les orifices du nid sont diffus et pour lesquelles on ne peut mesurer directement l'activité, les graines sont récoltées par les Messor.

Des quadrats d'un mètre carré (100 en moyenne, par site) sont délimités et numérotés.

Données recueillies

- fréquences des passages des fourmis dans les distributeurs et les boîtiers : sorties du nid et distributeurs de graines pour les Messor, sorties du nid pour les Cataglyphis, distributeurs de jaunes d'oeufs par les Pheidole, sorties du nid pour les Camponotus (dans ce dernier cas, l'étude a été limitée aux sites 1 et 2).

- nombre d'individus de chaque espèce présents par quadrat (relevés instantanés à divers moments de la journée).

- température du sol : sur l'aire ombragée
sur l'aire ensoleillée.

Calcul du chevauchement entre aires de récoltes de 2 espèces

Pour 2 espèces A et B, on calculera le chevauchement à partir de la formule :

$$C = \frac{nA + nB}{NA + NB}$$

nA : nombre d'individus de l'espèce A présents sur l'aire commune à A et B

nB : nombre d'individus de l'espèce B présents sur l'aire commune à A et B

NA : nombre total d'individus A présents sur l'aire de récolte

NB : nombre total d'individus B présents sur l'aire de récolte.

Cet indice varie de 0 (exclusion totale) à 1 (chevauchement complet).

On effectue 3 relevés par sites : à 16, 17, 18 heures sur 2 jours sur l'aire ombragée et 3 relevés à 9, 10, 11 heures sur 2 jours sur l'aire ensoleillée.

Nous obtenons ainsi 2 valeurs de chevauchement entre 2 espèces A et B pour un site :

$$\text{Chevauchement sur l'aire ensoleillée : } C_e = \frac{neA + neB}{NeA + NeB}$$

$$\text{Chevauchement sur l'aire ombragée : } C_o = \frac{noA + noB}{NoA + NoB}$$

3- RÉSULTATS

L'heure indiquée sur les graphiques est l'heure officielle (en avance de 2 H. sur l'heure solaire).

. Activité sur les sites 1 et 2 (voir fig.1)

On observe un pic d'activité très important pour Messor structor entre 19 H. et 2 H. du matin. Il existe un 2ème pic de 8 H. à 10 H. le matin. Les Pheidole sont actives de 17 H. à 7 H., tandis que les Cataglyphis sont diurnes. Les Camponotus

FIG 1 : MEDIANE DES PASSAGES AUX BOITIERS ET
DISTRIBUTEURS DES 4 ESPECES POUR LES
SITES 1 ET 2

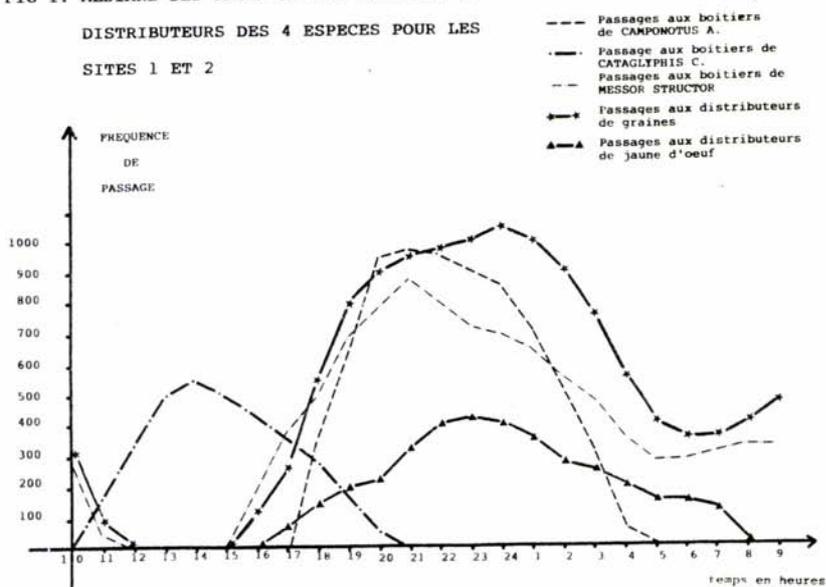
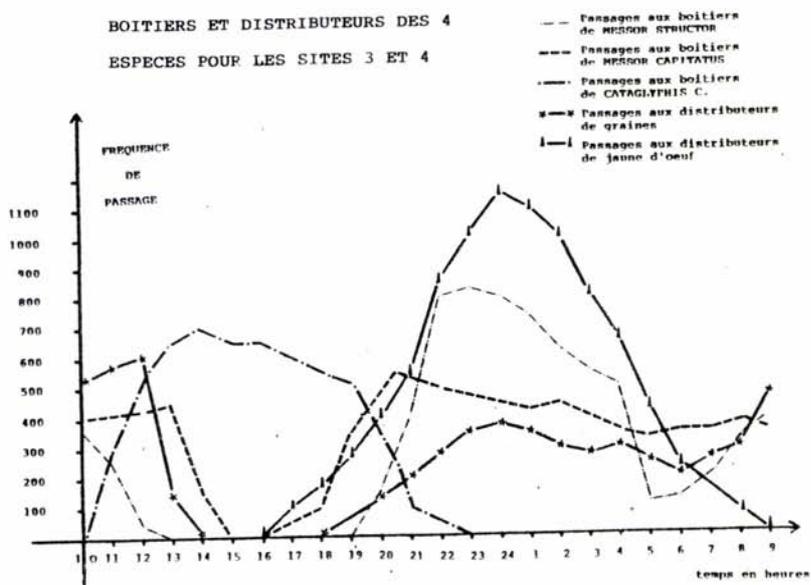


FIG 2 : MEDIANE DES PASSAGES AUX
BOITIERS ET DISTRIBUTEURS DES 4
ESPECES POUR LES SITES 3 ET 4



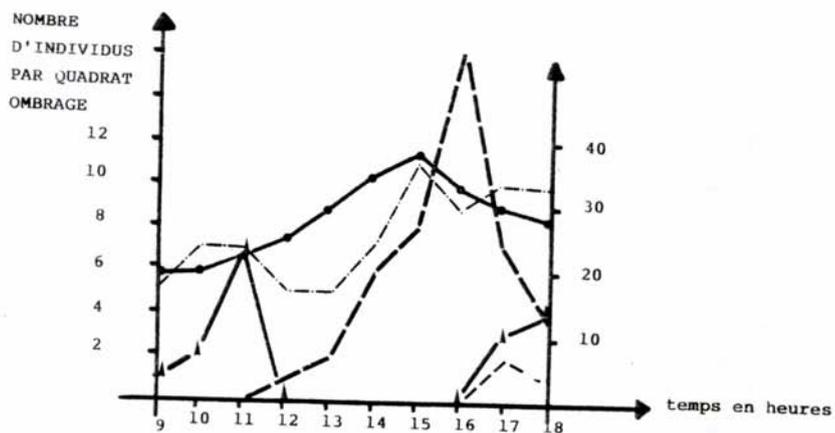


FIG 3: ACTIVITE SUR L'AIRE OMBRAGEE
POUR LES SITES 1 ET 2

--- MESSOR STRUCTOR
 --- CATAGLYPHIS C.
 ▲ PHEIDOLE P.
 --- CAMPONOTUS A.
 ● TEMPERATURE AU SOL
 SUR L'AIRE ENSOLEILLEE

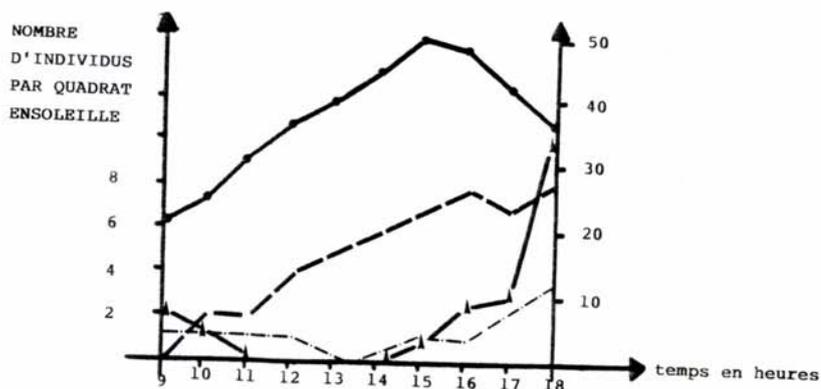


FIG 4: ACTIVITE SUR L'AIRE ENSOLEILLEE
POUR LES SITES 1 ET 2

sont actives de 17 H. à 5 H.. Il y a donc une désynchronisation très nette entre les Cataglyphis strictement diurnes et les autres espèces étudiées actives en fin de journée et nocturnes.

. Activité sur les sites 3 et 4 (voir fig. 2)

On retrouve la même organisation générale. Les Pheidole semblent plus actives pour ces 2 sites (moyenne de 1100 passages pour les sites 3 et 4, 400 pour les sites 1 et 2 au pic d'activité) ; les Messor Capitatus ont une période d'arrêt d'activité plus courte (2 heures) que les Messor structor (6 heures) mais toujours situées aux heures les plus chaudes de la journée.

. Nombre d'individus par quadrat ombragé et ensoleillé sur les sites 1 et 2 (fig. 3 & 4) : on a compté le nombre de fourmis de chaque espèce sur la totalité de l'aire ombragée et de l'aire ensoleillée et divisé ce nombre par la surface totale de l'aire étudiée.

Il apparaît que les Messor et Camponotus ont une préférence pour l'aire ombragée. Les Cataglyphis sont plus nombreuses par quadrat ombragé que par quadrat ensoleillé à 16 heures, et absentes sur l'aire ombragée jusqu'à 11 heures. Les Pheidole sont plus nombreuses sur l'aire ombragée que sur l'aire ensoleillée le matin et le phénomène est inversé l'après-midi.

. Nombre d'individus par quadrat ombragé et ensoleillé pour les sites 3 et 4 (Fig.5 et 6).

L'observation précédente, se confirme pour les sites 3 et 4. Les Messor structor et capitatus ont une préférence pour l'aire ombragée ; les Cataglyphis ont une préférence pour l'aire ensoleillée où elles seront les seules fourmis présentes entre 13 H. et 14 H.

. Chevauchement entre aires des différentes espèces et densité des espèces pour les sites 1 et 2 (tableaux 1 et 2)

Cataglyphis connaît un chevauchement élevé avec les 2 autres espèces M. structor et Camponotus dont le régime alimentaire est différent : Cataglyphis récolte des cadavres d'insectes, Messor des graines et Camponotus est omnivore.

Si l'on prend en compte les stratégies de récolte de ces 2 espèces, on s'aperçoit que les Cataglyphis ont une vitesse de déplacement rapide, comparée à celle des Pheidole, mais possèdent une densité beaucoup plus faible (1 à 2 Cataglyphis pour 120 à 240 Pheidole). Cataglyphis a une stratégie de récolte individuelle occupant la totalité de l'aire ; Pheidole a un recrutement de masse et se concentre dans certaines zones.

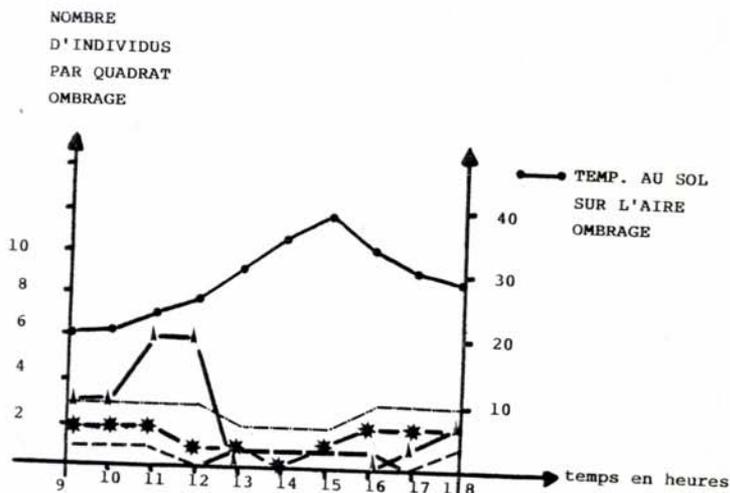


FIG 5: ACTIVITE SUR L'AIRE OMBREEE
POUR LES SITES 3 ET 4

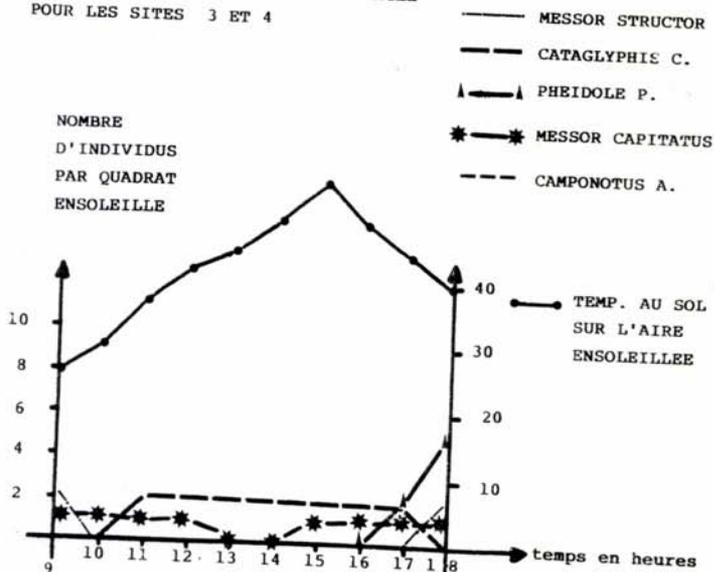


FIG 6: ACTIVITE SUR L'AIRE ENSOLEIL-
LEE POUR LES SITES 3 ET 4

Co	Messor structor	Camponotus aethiops	Cataglyphis cursor
Camponotus aethiops	0,24 0,01		
Cataglyphis cursor	0,49 0,02	0,35 0,03	
Pheidole pallidula	0,23 0,01	0,28 0,23	0,23 0,02

Tableau 1

1 a : Moyenne et écart-type des chevauchements entre aires des différentes espèces sur les sites 1 et 2 sur l'aire ombragée (nombre des relevés = 12).

Ce	Messor structor	Camponotus aethiops	Cataglyphis cursor
Camponotus aethiops	0,15 0,03		
Cataglyphis cursor	0,27 0,05	0,15 0,03	
Pheidole pallidula	0,21 0,03	0,20 0,18	0,22 0,02

1 b : Moyenné et écart-type des chevauchements entre aires des différentes espèces sur les sites 1 et 2 sur l'aire ensoleillée (nombre de relevés = 12).

	Messor structor	Camponotus aethiops	Cataglyphis cursor	Pheidole pallidula
Aire ombragée	40 4	27 1,5	1,7 0,54	240 24,8
Aire ensoleillée	35 2,3	20 1,8	1,1 0,35	124 8,3

Tableau 2 : Moyenne et écart-type des densités (nombre de fourmis pour chaque m² occupé par l'espèce) pour les sites 1 et 2 (nombre de relevés = 12).

Co	Messor capitatus	Messor structor	Camponotus aethiops	Cataglyphis cursor
Messor structor	0,14 0,02			
Camponotus aethiops	0,08 0,01	0,20 0,02		
Cataglyphis cursor	0,32 0,03	0,45 0,3	0,26 0,02	
Pheidole pallidula	0,06 0,01	0,09 0,01	0,15 0,01	0,18 0,01

Tableau 3

3a : Moyenne et écart-type des chevauchements entre aires de récolte des espèces des sites 3 et 4 sur l'aire ombragée (nombre d'observations = 12)

Ce	Messor capitatus	Messor structor	Camponotus aethiops	Cataglyphis cursor
Messor structor	0,10 0,01			
Camponotus aethiops	0,02 0,01	0 0		
Cataglyphis cursor	0,26 0,02	0,20 0,02	0,17 0,01	
Pheidole pallidula	0 0,01	0,02 0,01	0 0	0,06 0,01

3b : Moyenne et écart-type des chevauchements entre aires de récolte des espèces des sites 3 et 4 sur l'aire ensoleillée

. Chevauchement entre aires de plusieurs espèces et densité de ces espèces pour les sites 3 et 4 (tableaux 3 et 4)

Ces indices de chevauchement entre espèces sont plus faibles pour les sites 3 et 4 que pour les sites 1 et 2 surtout pour la zone ensoleillée. Des espèces ont entre elles des probabilités de rencontre très faibles ou nulles ; ceci tient à la fois à la répartition des nids des différentes espèces sur l'aire de récolte et au nombre de nids en effectifs de chaque espèce présent sur l'aire de récolte. Nous totalisons respectivement 4, 5, 3, 2 nids de Pheidole pallidula pour les sites 1 à 4 ; 6, 9, 3, 3 nids de Cataglyphis pour ces mêmes sites.

Ces indices de chevauchement et densité sont plus faibles pour l'aire ensoleillée que pour l'aire ombragée.

Les nids de Messor structor, M. capitatus et Camponotus sont situés le plus souvent en bordure de champ à proximité des taillis ou zones boisées tandis que les nids de Cataglyphis semblent davantage exposés au soleil. Ce phénomène est à rapprocher des travaux de Du Merle et Coll. (1978) qui ont observé une migration d'un certain nombre de colonies de la clairière vers la lisière, de cette dernière vers la forêt, tantôt en sens inverse. Ces échanges sont principalement liés aux différentes sources de nourriture et sont au maximum au milieu de l'été.

	<u>Messor capitatus</u>	<u>Messor structor</u>	<u>Camponotus aethiops</u>	<u>Cataglyphis cursor</u>	<u>Pheidole pallidula</u>
Aire ombragée	42 3,5	40 3,1	20,3 2	2,5 0,8	322 29,1
Aire ensoleillée	32 3	30,5 2,4	17 1,8	1 0,3	130 8,6

Tableau 4 : Moyenne et écart-type des densités (nombre de fourmis pour chaque m² occupé par l'espèce) sur les sites 3 et 4 pour les aires ombragées et ensoleillées.
(nombre de relevés = 12)

4 - DISCUSSION

. Stratégies de récolte

Une différence dans le régime alimentaire peut expliquer l'absence de compétition entre M. structor (granivores) et Camponotus (omnivores). Pondicq (1983) note que Cataglyphis cursor et Camponotus sont en compétition dans la prédation des insectes, mais la succession dans les temps évite les comportements agressifs, car les rencontres sont rares. La répartition de l'activité des espèces dans le temps réduit la compétition (Briese, Macauley, 1977, 1980).

On observe sur les 4 sites une variabilité importante de l'activité de récolte pour les Pheidole d'un jour à l'autre. Les Pheidole entrent en activité lorsqu'elles découvrent une source de nourriture de taille importante.

Pondicq (1983) observe que si Tetramorium ou Pheidole découvre un appât, elles utilisent un recrutement de masse, et chassent les Cataglyphis cursor en les attaquant, en leur mordant les pattes et les antennes.

Si les Cataglyphis sont peut présentes sur les distributeurs de jaunes d'oeufs ; elles récoltent principalement des insectes morts. Les Messor ont un recrutement de groupe et s'orientent vers les distributeurs de graines lorsqu'ils viennent à être découverts.

La compétition intraspécifique s'observe chez M. structor pour l'exploitation des distributeurs de graines.

Oster et Wilson (1978) estiment que plus la taille de l'item augmente, plus augmente la probabilité de compétition entre espèces. En effet, ils tiennent compte de la durée de récolte durant laquelle les fourrageuses sont exposées à la compétition intra et interspécifique.

Pour Briese (1974), malgré l'avantage de la taille, la fourmi solitaire Camponotus est chassée des sources de nourriture par Iridomyrmex, plus agressive et qui récoltent en groupe : ces 2 espèces ont une période d'activité commune et récoltent sur les mêmes aires.

Pour Traniello (1983) l'organisation sociale de la récolte chez 2 espèces : Monomorium minimum et Lasius neoniger est différente : recrutement de petits groupes et transport collectif chez Lasius, recrutement de masse et découpage des proies en petits items chez Monomorium : Lasius ne peut découper rapidement la proie, Monomorium ne peut déplacer la proie.

Certains auteurs estiment que des différences dans les modalités de récoltes permettent à des espèces de cohabiter en un même biotope.

Cammaerts (1980) observe que Myrmica rubra et Myrmica scabrinodis cohabitent en même lieu. Elle pose la question du partage du terrain et des sources de nourriture en termes de stratégies comportementales pour ces espèces placées en situation de compétition : ces deux espèces ont un même rythme d'activité ; l'auteur observe une différence dans le système de recrutement des 2 espèces ; chez Myrmica scabrinodis, le recrutement de groupe est de courte durée et reste localisé au nid, avec émission de la glande à poison. Chez M. rubra les fourmis recrutées suivent en groupe sur l'aire de récolte, la recruteuse qui émet le contenu de la glande de Dufour.

. Répartition spatiale des nids

=====

La vitesse de déplacement des fourmis, le chevauchement entre aire de récolte des espèces, la densité des espèces sur l'aire de récolte, compte-tenu de l'heure de la journée permettent d'estimer les probabilités de rencontre entre les espèces. On peut supposer que l'augmentation de l'activité sur les zones d'ombre augmente la probabilité des rencontres entre espèces sur ces zones.

La répartition de l'espace entre espèces peut réduire les agressions entre individus d'espèces différentes. Hölldobler et Lumsden (1980) observent que Oecophylla longinoda, fourmi dominante dans les forêts africaines tolère quelques espèces différentes sur les arbres qu'elle occupe, mais chasse les fourmis de la même espèce. Pour ces auteurs, il existe des différences importantes entre espèces dans l'utilisation du territoire.

En effet, selon que les items, sont en tas ou dispersés, prévisibles ou imprévisibles, nous aurons affaire à des stratégies de récolte et à une occupation du territoire différentes.

On observe chez les Macrotermitinae (Lepage, 1981) un déplacement de l'aire de récolte selon les cycles journaliers et saisonniers et l'ajustement de la récolte selon les besoins de la colonie. Horn (1968) a montré que chez Euphagus cyanocephalus, lorsque les items alimentaires sont répartis uniformément et constamment renouvelés, il est plus dangereux d'avoir une défense efficace sur une portion de territoire fréquenté sur une période de temps assez brève que de récolter sur une aire plus vaste.

Brown et Coll (1979) ont observé une répartition plus complexe de l'espace chez Pogonomyrmex barbatus et rugosus. Ils observent en effet des colonies, dont la permanence est maintenue par la production de phéromones de recrutement, des repères chimiques et visuels. Les colonies voisines ne se croisent pas. Lorsque les colonies sont en contact, des attaques massives entre colonies ont lieu.

. Association entre espèces

=====

Room (1971, 1975) a montré que certaines espèces sont associées positivement ou négativement, les interactions entre espèces peuvent certes modifier la répartition des colonies.

Briese (1974) a montré que chez 2 espèces de Pheidole qui sont morphologiquement similaires et chez lesquelles il existe des similitudes de comportement, on trouve une compétition importante entre elles.

. Influence de la température sur l'activité

=====

De nombreux auteurs ont montré l'influence de la température sur l'activité ; Bernard (1983) observe une augmentation de la vitesse de déplacement avec une augmentation de la température. Delye (1968) note une corrélation entre le log du taux de respiration et la température ambiante entre 15° C et 31° C.

Pour Traniello (1983), la température est un des facteurs déterminant le choix des items alimentaires ; si on impose un item alimentaire de 6mg après avoir offert un item de 32 mg à des Formica schaufussi, celles-ci acceptent le 2ème item à des températures élevées et rejettent l'item à des températures basses. On peut interpréter ces faits à la lumière de la théorie de l'optimum ; le taux métabolique de la fourrageuse croît comme la température ambiante croît, donc la dépense de recherche croît avec la température. On peut supposer qu'avec une augmentation de la température ambiante, il existe des risques de dessiccation.

5 - CONCLUSIONS

=====

Pour les 4 espèces étudiées, les résultats nous indiquent que ce n'est pas tant l'opposition aire ensoleillée - aire ombragée qui conditionne l'activité des différentes espèces que la température au sol ; il existe des phénomènes de seuil liés à la température qui déterminent l'activité pour chaque espèce. Cataglyphis cursor est une espèce diurne occupant la totalité de l'aire de récolte (zones ensoleillée et ombragée). La stratégie de récolte de cette espèce, qui allie une vitesse de déplacement rapide et une densité de fourmis faible au m² contraste avec celle de Pheidole pallidula, principalement nocturne, dont l'apparition sur l'aire de récolte est bien localisée, avec une densité au m² élevée et présentant une chute d'activité sur les zones ensoleillée et ombragée aux heures les plus chaudes ; Messor structor occupe durant la journée la zone ombragée lorsque Messor capitatus est présente sur l'aire de récolte qui occupe les zones ombragée et ensoleillée (sites 3 & 4). Messor structor en l'absence de Messor capitatus occupe la totalité de l'aire avec une

préférence pour la zone ombragée (sites 1 & 2). Ces deux espèces présentent un arrêt d'activité sur la zone ensoleillée aux heures les plus chaudes. Pour les 5 espèces étudiées, la densité au m² est toujours plus élevée sur l'aire ombragée que l'aire ensoleillée.

Les relevés du nombre de fourmis de chaque espèce permettant de calculer le chevauchement entre ces espèces ont été effectués aux heures de la journée où toutes les espèces étaient actives. Toutefois il conviendrait de prendre en compte dans le calcul des indices Co et Ce le chevauchement global entre toutes les espèces en présence, la densité des nids de chacune des espèces, les variations de ces indices durant la journée.

Perspectives : Champagne et Coll. (1983) dans l'étude des stratégies en vue d'une exploration optimale du milieu insistent sur la prise en compte des différents comportements en relation avec l'écologie des espèces, la population du nid, la polycalie, l'agressivité, la vitesse des fourmis, la permanence des sources, le régime alimentaire.

Des études récentes ont montré que la répartition des tâches varie selon l'heure de la journée, la saison et la nature de l'item alimentaire.

Itzkowitz et Halley (1983) observent que chez Pheidole fallax, lorsque l'échantillon de nourriture est important, des soldats sont recrutés et sont capables de protéger la nourriture contre des espèces compétitrices.

Gordon (1983) a montré que le taux de recrutement chez Pogonomyrmex barbatus varie selon l'heure de la journée. Le recrutement est corrélé positivement avec le nombre de fourmis à défendre, les nids à explorer, mais n'est pas corrélé avec le nombre de fourmis qui récoltent.

Cet aspect pourrait faire l'objet d'une prochaine étude, selon trois orientations : la répartition des tâches dans la colonie, le niveau d'activité individuel et le rythme d'activité de la colonie.

RÉFÉRENCES

- BERNARD F., 1983 - Les Fourmis et leur milieu en France méditerranéenne. Encyclopédie entomologique, 45, Lechevalier, Paris, 149 p.
- BRIESE D.T., 1974 - Ecological studies in an ant community in a semi-arid habitat. PhD Thesis, Aust. Nat. University Canberra.
- BRIESE D.T., MACAULEY B.J., 1977 - Physical structure of an ant community in semi-arid Australia. Austr. J. Ecol., 2; 107-120.
- BRIESE D.T., MACAULEY B.J., 1980 - Temporal structure of an ant community in semi-arid Australia. Austr. J. Ecol., 5, 121-134.
- BROWN J.H., REICHMAN O.J., DAVIDSON D.W., 1979 - An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants. Amer. Zool., 19, 1129-1143.
- CAMMAERTS M.C., 1980 - Systèmes d'approvisionnement chez Myrmica scabrinodis (Formicidae). Insectes Sociaux., 27, 328-342.
- CHAMPAGNE J.C., DENEUBOURG J.L., VERHAEGHE J.C., PASTEELS J.M., 1983 - Techniques d'étude des séquences comportementales appliquées à l'analyse du recrutement alimentaire chez les fourmis. Actes Coll. Insect. Soc., 1, 31-37.
- DELALANDE C., LENOIR A., 1984 - Exploitation de sources de nourriture par Messor structor. Interaction avec d'autres espèces de fourmis. Actes Coll. Insectes Soc., 1, 49-57.
- DELYE G., 1968 - Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des fourmis du Sahara. Thèse Doc. Etat, Univers. Aix-Marseille, 155 p.
- DU MERLE P., JOURDHEUIL P., MARRO J.P., MAZET R., 1978 - Evolution saisonnière de la myrmécofaune et de son activité prédatrice dans un milieu forestier : les interactions clairières-lisière-forêt. Ann. Soc. Ent. Fr. (NS), 14, 141-157.
- GORDON D.M., 1983 - Daily rhythms in social activities of the harvester ant Pogonomyrmex badius. Psyche, 90, 413-423.
- HCLLDOBLER B., LUMSDEN C.J., 1980 - Territorial strategies in ants. Science, 210, 732-739.

- HORNS S., 1968 - The adaptive significance of colonial nesting in the Breiver's blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology*, 49, 682-694.
- ITZKOWITZ M., HALEY M., 1983 - The food retrieval tactics of ant *Pheidole fallax* Mayr. *Insectes Soc.*, 30, 317-322.
- LEPAGE, 1981 - l'Impact des populations récoltantes de *Macrotermes* dans un écosystème semi-aride : l'activité de récolte et son déterminisme. *Insectes Soc.*, 28, 297-308.
- OSTER G.F., WILSON E.O., 1978 - Caste and ecology in the social insects. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- PONDICQ N., 1983 - Etude des territoires chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. D.E.A. d'Ecologie Tours, 39 p.
- ROOM P.M., 1971 - The relative distribution of ant species in Ghana's Cocoa farms. *J. Anim. Ecol.*, 40, 733-751.
- ROOM P.M., 1975 - Diversity and organization of the ground foraging ant faunas of forest grassland and the crops in Papua New Guinea. *Austr. J. Zool.* 23, 71-89.
- TRANIELLO J.F.A., 1983 - Social organization and foraging success in *Lasius neoniger* : behavioral and ecological aspects of recruitment communication. *Oecologia*, 59, 94-100.