

## A propos du polycalisme chez *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl.

PAR

Philippe WERNER, François CATZEFLIS et Daniel CHERIX

Institut de zoologie et d'écologie animale, Place du tunnel 19, CH-1005 Lausanne

### Summary

Implications and causes of polycalic organization are discussed with special reference to a previously studied system of *Formica exsecta*. Food resources in relation with a hard and often perturbed environment have been found to be the most determining factor in this case. It is suggested that the generally reduced sexual production may also be of some relevance. The authors wonder whether polycalism and monocalism could be viewed, to some extent, as K and r strategies, respectively.

### Introduction

Découvert par EBRARD en 1861, le phénomène du polycalisme désigne le regroupement de plusieurs fourmilières au sein d'une même société — une société de sociétés en quelque sorte. Une colonie polycalique se caractérise par l'absence de rapports hostiles entre les fourmilières qui la composent. Les échanges d'aliments, d'ouvrières, de couvain entre les nids ou/et l'exploitation d'un territoire en commun représentent autant de facteurs d'intégration sociale qui maintiennent l'unité de la colonie (PISARSKI, 1973 a). Le phénomène semble plus répandu que ne l'ont généralement supposé CHAUVIN (1969), BRIAN (1977) ou HÖLLDOBLER et WILSON (1977). Il concerne la plupart des espèces évoluées du genre *Formica* (MARIKOWSKY, 1962).

Il existe à propos du polycalisme plusieurs tentatives d'explications.

1. ROSENGREN (1969) met l'accent sur la concurrence interspécifique et les chances de survie face aux prédateurs (oiseaux et mammifères).
2. Pour PISARSKI (1973 b), le phénomène résulte de l'évolution naturelle de la colonie vers une organisation toujours plus stable : société monogyne (une reine, un nid), société polygyne monocalique (plusieurs reines, un nid), société polycalique (plusieurs reines, plusieurs nids).
3. CZECHOWSKI (1975, 1977) reprend la même idée, en insistant sur la relation entre les ressources alimentaires et le niveau des populations. Cette idée est aussi défendue par BARONI-URBANI (1979).

4. HÖLLDOBLER et WILSON (1977) considèrent le polycalisme comme une déviation, justifiée dans des conditions écologiques inhabituelles ; habitats restreints et instables pour les espèces « opportunistes », habitats vastes et stables, mais distribués en mosaïque pour les espèces « spécialistes ».

Ces explications ne sont pas nécessairement exclusives les unes des autres. Le présent travail tente de les concilier dans la compréhension d'un exemple particulier chez *Formica exsecta* NYL. A la lumière de cet exemple, implications et causes du polycalisme sont discutées dans un contexte plus général. Il s'agit dès lors d'apprécier dans quelle mesure les multiples facteurs impliqués s'inscrivent dans une stratégie écologique particulière que le polycalisme représenterait vis-à-vis du monocalisme.

### Description de l'exemple étudié

Une partie des résultats présentés ici se trouvent dans le travail de CHERIX et al. (sous presse) et nous nous permettons de résumer ces résultats en partie et de les compléter quelque peu. Le site est représenté par un pâturage homogène de 50 ha, parsemé de quelques grands sapins isolés et entouré de forêt, sur le versant sud du Jura (lieu-dit : le Bugnonet, commune de Bassins, VD, altitude 975 m, coordonnées : 46.27 N/ 6.14 E). La partie colonisée par *Formica exsecta* NYL. se limite à 14 ha, avec une densité de 16 nids/ha. Notre étude a porté sur une zone de 1.7 ha à haute densité (95 nids/ha). La carte des nids y fait clairement ressortir quatre secteurs A, B, C et D, chacun organisé autour d'un arbre (figure 1). Les fourmis semblent rechercher la proximité des arbres isolés pour y récolter le miellat des pucerons. Pour un maximum d'ensoleillement et un enneigement plus court, les nids se répartissent préférentiellement au sud de ces arbres, sauf dans le secteur C où domine l'ombre de la forêt.

Cependant, la distribution des nids en agrégats dépend avant tout de la structure sociale. Dans chaque secteur, nids temporaires et nids secondaires se répartissent autour des nids primaires plus grands, dont ils sont issus par bourgeonnement. La répartition des nids par classes de taille (figure 2) met en évidence une similitude entre les secteurs A et B, une abondance particulière de gros nids primaires dans le secteur C et une restriction aux nids moyens dans le petit secteur D. Une occupation temporaire, en été, explique la proportion importante de petits nids inhabités. Il apparaît également des nids primaires partiellement ou totalement abandonnés. Nous avons tenté de mettre en évidence les relations éventuelles entre les nids. La difficulté réside dans le fait que *F. exsecta* ne suit pas de véritables « chemins » dans ses déplacements et que l'herbe dissimule les ouvrières en chasse. Par conséquent, nous avons eu recours à quatre méthodes indirectes complémentaires.

1. Les marquages individuels ont montré que 3.5 % des ouvrières prélevées en surface d'un nid se retrouvent sur d'autres nids du même secteur. Cette intensité des relations a été établie sur quatre fourmilières du secteur B, en avril-mai 1978. Mais elle peut atteindre 50 % lors de l'abandon d'un nid détruit accidentellement. La moyenne de 3.5 % concorde avec les résultats d'autres auteurs : 2 à 4 % chez *Formica yessensis* FOREL (ITO et al., 1974), 2 % chez *Formica opaciventris* EMERY (SCHERBA, 1964).



Fig. 1 – Répartition des nids de *Formica exsecta* en quatre secteurs A, B, C et D dans la zone de 1.7 ha étudiée. Il s'agit des nids totalement habités (noirs), partiellement (centre noir) ou pas du tout (blancs) en mai 1978. Quatre classes de taille sont distinguées d'après le diamètre moyen: moins de 30 cm, 30-60 cm, 60-90 cm, plus de 90 cm.

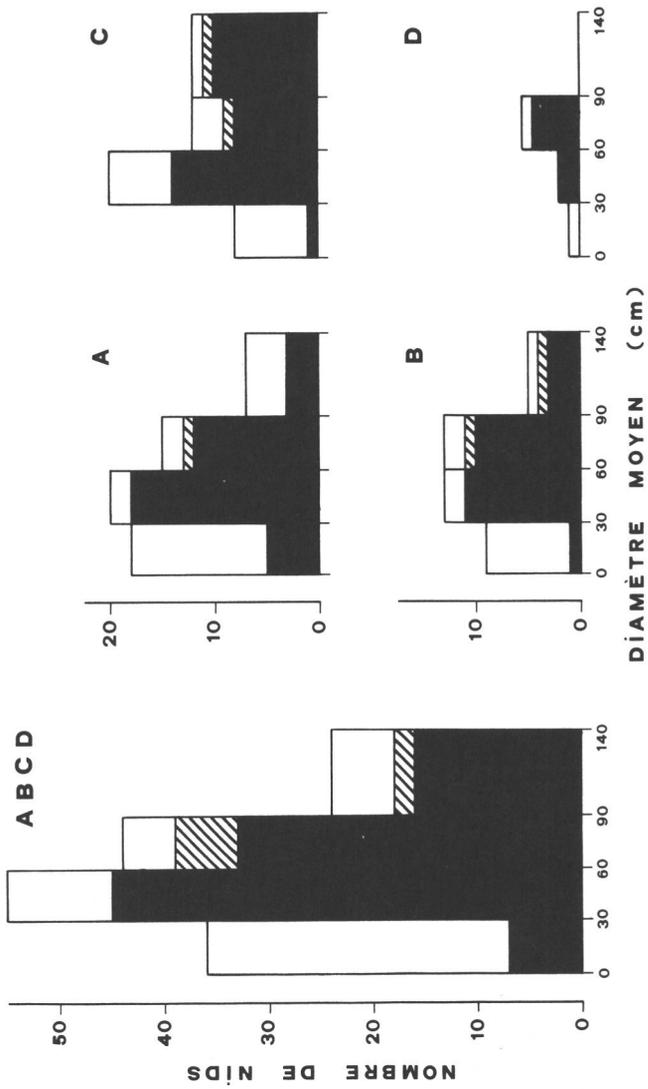


Fig. 2 — Distribution des nids par classes de taille, dans l'ensemble de la zone étudiée et dans les quatre secteurs A, B, C et D séparément. Nids habités totalement (noir), partiellement (hachuré) ou pas du tout (blanc) en mai 1978.

2. Un réseau de bandes désherbées a permis des relevés précis de la densité des fourmis autour des nids. Il apparaît nettement des zones de passage, larges d'environ 1 m et avec plus de 80 individus/m<sup>2</sup>, sur l'axe reliant certains nids.
3. Les relevés de densité effectués sur transects, en pleine saison, mettent en évidence une section de 20 à 40 m sans fourmi entre le secteur B et les secteurs voisins. Des relations entre secteurs paraissent donc fort improbables.
4. Les tests d'agressivité (RAIGNIER, 1948; B. PISARSKI, comm. pers.) établissent l'absence d'hostilité à l'intérieur des secteurs, ce qui confirme leur organisation individuelle en colonies polycaliques (PISARSKI, 1973 b). D'autre part, les secteurs se tolèrent entre eux, à l'exception du petit secteur D à comportement agressif. Quant aux rapports avec d'autres espèces de fourmis territoriales (*F. pratensis* RETZ., *F. sanguinea* LATR.) ils sont toujours hostiles. Enfin aucun nid isolé monocalique de *F. exsecta* n'a pu être découvert dans l'ensemble du pâturage par l'intermédiaire de ces tests d'agressivité.

Ces résultats (voir aussi CHERIX et al., sous presse) nous ont permis de conclure que le système étudié correspond à une « fédération » de quatre sociétés polycaliques distinctes, au sens de ZAKHAROV (1972).

## Discussion

### *Concurrence intraspécifique*

L'organisation polycalique implique des différences fondamentales par rapport au monocalisme. Vu la compétition qui existe entre elles, les fourmières monocaliques de *F. exsecta* ont des territoires bien définis, où la densité d'ouvrières se limite à 1 individu/m<sup>2</sup> en moyenne (PISARSKI, 1973 b). Par l'absence de rapports hostiles entre les nids, une colonie polycalique peut maintenir sur le territoire commun, hors des voies de communications une densité comprise entre 10 et 30 individus/m<sup>2</sup> (CHERIX et al., sous presse) et parfois beaucoup plus (PISARSKI, 1973 b).

ZAKHAROV (1972) a décrit l'évolution vers une « fédération » de colonies polycaliques chez *F. aquilonia* YARROW et *F. lugubris* ZETT. de la manière suivante : les échanges d'ouvrières et de nourriture entre nid principal et nids secondaires ont tendance à diminuer, puis à cesser complètement au bout d'un certain temps, aboutissant à la création de colonies antagonistes avec un territoire propre. Chez *F. lugubris*, la territorialité ne se développe pas toujours, en particulier lorsque la période d'activité et les ressources alimentaires sont réduites (CHERIX et GRIS, 1978).

*F. exsecta* suit le processus décrit par ZAKHAROV, sans manifestation de territorialité (PISARSKI, 1973 a). La tolérance semble jouer également entre colonies ou secteurs polycaliques. Le secteur D représente à cet égard une exception. D'après le nombre de nids (6), leur taille et l'âge de l'arbre qui influence leur répartition (environ 15 ans), il s'agit d'un secteur récemment différencié. Les arguments de ZAKHAROV ne peuvent guère justifier son agressivité. Si l'on admet comme HÖLLDOBLER et WILSON (1977) que

l'odeur est une discriminante de la colonie, alors l'existence d'un nombre restreint de reines de ce secteur impliquerait une spécificité odorifique plus grande.

### *Concurrence interspécifique*

Le développement d'une colonie polycalique par bourgeonnement exerce une pression systématique et constante, donc efficace, sur les autres espèces de fourmis. Les travaux de HIGASHI (1979) et de CHERIX et BOURNE (en préparation) montrent clairement l'influence des colonies polycaliques sur la densité et la diversité des autres espèces de fourmis. Certaines espèces, comme *Lasius niger* L. et *Lasius flavus* F., peuvent se maintenir par leurs mœurs souterraines et l'élevage de pucerons sur les racines (MARIKOWSKY, 1962), ce qui est le cas au Bugnonet. En tant qu'espèce territoriale, *F. pratensis* est réduite ici à deux fourmilières, dans l'espace entre les quatre secteurs (figure 1). De même, ROSENGREN (1969) mentionne l'exclusion de *Myrmica laevinodis* NYL. en 6 ans de développement d'une colonie de *F. uralensis* RUSZKI.

Cette faible diversité peut aussi résulter d'un habitat initialement pauvre en espèces (HÖLLDOBLER et WILSON, 1977). Les espèces polycaliques ne doivent-elles pas se spécialiser sur de tels habitats, afin d'éviter la concurrence au stade de la fondation d'une nouvelle colonie ? Ce stade est d'autant plus délicat que le polycalisme s'accompagne d'une diminution de la taille des reines et des ouvrières (GÖSSWALD, 1941 ; PISARSKI, 1973 b) et de leurs qualités combattives individuelles (ROSENGREN, 1969). C'est ainsi que ROSENGREN explique l'échec de cinq transplantations de *F. uralensis* sur six, en présence de *F. sanguinea*.

### *Prédation*

Dès la fin de l'automne, des dégâts sont occasionnés aux nids — surtout ceux des espèces du groupe *rufa* — par des oiseaux (pics, tétras) et des mammifères (blaireau, renard) en quête de fourmis ou de larves d'autres insectes. Les galeries creusées par les pics peuvent dépasser 60 cm de longueur dans les dômes de *F. lugubris*. Pour ROSENGREN (1969), la répartition de la population entre plusieurs nids dans une colonie polycalique augmente ses chances de survie face à ces prédateurs : les dommages subis par un nid, même importants, ne remettent guère en cause l'avenir de la colonie. L'idée d'un impact sérieux des prédateurs sur les populations de fourmis du groupe *rufa* a été défendue par KNEITZ (1965), invoquant autant la consommation directe que la perturbation des conditions d'hivernage. Plus récemment, DE BRUYN et al. (1972) ont montré que la consommation d'ouvrières de *F. rufa* par les pics ne dépasse pas la moyenne de 5 % des effectifs par hiver et que ce fait n'influence guère les populations de fourmis des bois. Par ailleurs, les dégâts des pics que nous avons recensés dans les fourmilières de *F. exsecta* (tableau 1) restent superficiels et n'atteignent pas le gros de la population de fourmis, hivernant entre 20 et 40 cm sous la surface du sol dans un nid moyen. Dans les exemples cités, l'influence de la prédation passe donc au second plan.

Date	Nombre de nids contrôlés	Nombre de nids avec dégâts	Nombre de dégâts	Nombre de dégâts par classe de prof.				Profondeur moyenne (cm)
				3-6	6-10	10-15	> 15	
26.12.77	122	34	57	29	12	14	2	6.4
04.04.78	122	50	83	42	21	13	7	7.3

Tableau 1 — Importance et évolution des dégâts de pics en hiver, sur les nids d'un diamètre supérieur à 20 cm.

### Approvisionnement

Le polycalisme permet une utilisation plus complète et plus systématique des ressources alimentaires, particularité qui revêt toute sa signification dans un environnement défavorable. Il suffit pour cela de se rappeler les densités d'ouvrières que PISARSKI (1973 b) obtient sur les territoires des sociétés monocaliques ou polycaliques de *F. exsecta*. Dans le Jura une super-colonie de *F. lugubris* (CHERIX, sous presse) paraît exercer sur les ressources alimentaires de son territoire une pression telle qu'elle pourrait même expliquer la faible densité de l'avifaune, principalement insectivore (CATZEFLIS, 1979).

Un système polycalique réagit avec plus de plasticité face aux variations des possibilités trophiques (CZECHOWSKI, 1975). Le bourgeonnement constituerait une solution avantageuse au problème de transport de la nourriture, posé par l'extension du territoire d'approvisionnement, en cas de surpopulation des nids. Dans cet ordre d'idée, la proportion élevée de gros nids dans le secteur C résulterait de ressources alimentaires accrues par la proximité de la forêt (figure 1).

### Environnement

La possibilité de construire un nid par étapes, en plusieurs saisons, à partir d'un petit nid temporaire, s'accorde bien avec une saison d'activité courte, ce qui correspond sous nos régions à un climat rigoureux. Cette multiplication par bourgeonnement peut aussi conduire à de véritables migrations, lorsque les conditions du milieu s'altèrent. Cette tendance à migrer a déjà été relevée chez *F. exsecta* par DOBRZANSKA (1973).

Dans le cas qui nous occupe, le secteur C de notre système présente ainsi les signes d'un déplacement progressif, probablement sous l'effet d'ombrage croissant de la forêt. Dans les grandes lignes, on rencontre successivement en s'éloignant de la lisière : des nids primaires abandonnés, des nids primaires habités et des nids récents, plus petits.

La plasticité écologique d'un système polycalique se manifeste aussi dans l'éclatement des nids importants en nids plus petits et plus serrés, lorsque les conditions se dégradent, par exemple comme conséquence des difficultés d'approvisionnement chez *F. pressilabris* NYL. (CZECHOWSKI, 1975), par excès d'ombrage chez *F. exsecta* (PISARSKI, 1972), suite aux coupes de bois chez *F. polyctena* (CEUSTERS, 1980). La même impression se dégage des inventaires de *F. lugubris* dans les Pyrénées (TOROSSIAN, 1977); la proportion de grands nids est plus faible, mais la densité globale des nids plus élevée, dans la forêt dégradée par les activités humaines.

Le polycalisme paraît souvent lié à deux caractéristiques de l'environnement : climat rude ou milieu perturbé. Par exemple, *F. rufa* forme plus de colonies polycaliques dans la taïga, au nord de son aire de répartition (MARIKOWSKY, 1962). Par une telle structure sociale, la densité de *F. lugubris* augmente avec l'altitude dans le Jura (CHERIX et BURGAT, 1979), parallèlement à une réduction du nombre des autres espèces (CHERIX et HIGASHI, 1979).

En ce qui concerne les perturbations du milieu, elles peuvent avoir de multiples origines. A côté des coupes de bois (CEUSTERS loc. cit.) et des activités touristiques (TOROSSIAN loc. cit.) en forêt, il faut citer le pâturage et l'embroussalement en prairie dans le cas de *F. exsecta* et *F. pressilabris* (CZECHOWSKI, 1975 ; DOBRZANSKA, 1973), les inondations sporadiques en zones humides (ROSENGREN, 1969). Le pâturage bovin représente la perturbation la plus importante à Bassins ; piétinement, dégâts aux nids, consommation des plantes-hôtes des pucerons.

### *Polygynie*

A part quelques exceptions citées par PISARSKI (1973 a), les colonies polycaliques sont constituées de fourmilières polygynes. Ainsi nous avons trouvé 9 reines hors de l'excavation d'un nid primaire dans le secteur C.

Par rapport à la reine unique des sociétés monogynes, les reines des sociétés polygynes présentent une taille, une fécondité et une longévité souvent réduites. GÖSSWALD (1941) donne des ordres de grandeur pour *F. rufa* (monogyne et oligogyne) et *F. polyctena* (polygyne) (tableau 2). La polygynie

	<i>F. rufa</i> (monogyne)	<i>F. rufa</i> (oligogyne)	<i>F. polyctena</i> (polygyne)
Nombre de reines par nids	1	10	200-5000
Nombre d'ovarioles par ovaires	110-135	80-85	55-60
Production d'œufs/jour/reine	300	30	10
Production d'ouvrières/année	36 000	80 000	24.10 <sup>4</sup> -20.10 <sup>5</sup>

Tableau 2 — Différences au niveau des reines entre formes monogynes, oligogynes et polygynes chez les fourmis des bois (d'après GÖSSWALD, 1941).

permet néanmoins une production d'ouvrières par nid plus élevée, et surtout plus rapide en cas de soudaine disponibilité de nourriture : par exemple, les fluctuations irrégulières des populations de pucerons qui constituent l'essentiel du régime alimentaire de *F. lugubris* dans le Jura (CHERIX, sous presse). La polygynie représente, d'autre part, une sécurité supplémentaire face aux dégâts des prédateurs, des espèces concurrentes ou de l'environnement. Elle permet aussi un apport constant de jeunes reines (CZECHOWSKI, 1975). L'influence du nombre de reines sur la diversité génétique fait encore l'objet de controverses (HAMILTON, 1974 ; BRIAN, 1977). Le problème est compliqué par la tolérance de reines non fécondées et l'éventualité de fécondations multiples (SCHMIDT, 1974). Néanmoins, en présence de plusieurs reproductrices, la possibilité d'expression d'une mutation favorable est réduite (BUSCHINGER, 1974).

## Reproduction

Chez les espèces polygynes, une faible proportion d'individus sexués effectue un vol de dispersion (BUSCHINGER, 1974 ; BRIAN, 1977). En l'absence de vol chez *F. polyctena*, les reines sont fécondées au nid (ERHARDT, 1970), par des mâles souvent aptères (SCHMIDT, 1974). Sur trois années d'observations de *F. exsecta* au Bugnonet, nous n'avons à aucun moment observé de larves, de pupes ou d'adultes de sexués.

SCHMIDT (1974) décrit la formation des sexués chez *F. polyctena* de la manière suivante : tandis que les œufs d'été donnent naissance à des ouvrières, les sexués résultent des œufs d'hiver contenant plus de réserves, à condition toutefois que les jeunes larves soient spécialement alimentées en protéines et lipides par de jeunes ouvrières ayant hiverné. Les sexués exigent environ cinq fois la quantité de nourriture des ouvrières. Il importe donc que la fourmilière soit très peuplée et reçoive un approvisionnement riche et abondant, aussi bien en automne, pour les jeunes nourrices, qu'au printemps pour les sexués. Vu le coût énergétique des sexués, l'alternative « économique » du bourgeonnement pour une colonie polycalique ne tendrait-elle pas, dans une certaine mesure, à remplacer la reproduction sexuée, en particulier dans les régions à courte période de végétation ?

## Dynamique des colonies polycaliques

En regard des colonies monocaliques, les colonies polycaliques sont défavorisées dans leur multiplication. En effet, la production de sexués pour les vols de dispersion semble limitée et les reines, au point de vue taille, réserves, fécondité et qualités combattives, sont mal équipées pour des fondations indépendantes. Passé le stade de fondation, la colonie polycalique s'étend lentement et progressivement par bourgeonnement. Au Bugnonet, l'intensité réduite des relations, de même que les faibles taux de croissance, de renouvellement et d'abandon des nids, semblent indiquer que le système étudié a atteint un état d'équilibre, en rapport éventuel avec les possibilités trophiques du milieu. En l'absence de perturbations majeures, un tel système atteint une grande longévité. L'existence des secteurs A et B pourrait remonter à une centaine d'années, âge approximatif des arbres isolés dont les fourmis dépendent en grande partie pour leur approvisionnement en miellat.

La dissémination sexuée difficile des colonies polycaliques et la stabilité atteinte après un certain temps de croissance expliquent peut-être pourquoi de vastes zones, pourtant propices, restent inoccupées.

## Conclusion

Le polycalisme ne peut s'expliquer, à notre avis, que par le concours de plusieurs facteurs, dont l'importance relative dépend de l'espèce. Pour *F. exsecta*, les facteurs alimentaires (CZECHOWSKI, 1975, 1977), dans le contexte d'un environnement peu clément et perturbé par la pâture, jouent un rôle prépondérant. Dans ces conditions difficiles, le polycalisme nous paraît être également une manière de réaliser l'« économie » au moins partielle de la reproduction sexuée. Quant à la prédation (ROSENGREN, 1979), elle ne revêt

ici qu'un aspect secondaire. Tous ces facteurs s'accordent bien avec l'hypothèse de PISARSKI (1973 b), selon laquelle le polycalisme résulte de l'évolution de la colonie vers une organisation toujours plus stable. Il est, par contre, difficile d'admettre comme HÖLLDOBLER et WILSON (1977), que la sélection naturelle favorise la monogynie et les fondations indépendantes, pour de simples raisons de charge énergétique représentée par les reines supplémentaires ou de dispersion peu efficace liée au bourgeonnement. Considérées comme individus, les sociétés polycaliques se caractérisent par un faible taux de multiplication. Vu leur étendue, elles sont lentes à se développer, mais font preuve d'une grande plasticité face aux perturbations du milieu, de l'approvisionnement et des prédateurs. A ce titre, elles s'adaptent bien à un environnement caractérisé par un climat rude et atteignent souvent une grande longévité. Une fois passé le stade initial délicat, elles exercent une concurrence soutenue et efficace à l'encontre des autres espèces. Ces caractères permettent de reconnaître une stratégie de type «*K*» (PIANKA, 1974).

En comparaison et brièvement, les sociétés monocaliques se distinguent par un taux de multiplication généralement plus élevé. Mais leur sensibilité supérieure aux perturbations de l'environnement et à la concurrence s'accompagne d'un taux de mortalité également plus important. Ce sont plutôt les caractères d'une stratégie de type «*r*». On retrouve ainsi, dans une certaine mesure, au niveau des sociétés de fourmis, la distinction reconnue entre sélection «*K*» et «*r*» au niveau des espèces animales ou végétales (PIANKA, 1974 ; FORCE, 1974). Or ces deux stratégies ont leurs propres avantages évolutifs et coexistent dans la nature, avec tous les intermédiaires possibles. Ainsi BUSCHINGER (1974) a établi que parmi 91 espèces médioeuropéennes, 46 sont monogynes (donc généralement monocaliques) et 45 sont polygynes facultatives ou obligatoires (dont une partie sont souvent polycaliques).

## Remerciements

Les auteurs remercient le professeur P. Vogel (Lausanne) et le Dr C. Baroni-Urbani (Bâle) pour toutes les remarques constructives exprimées au cours de la rédaction de ce travail.

## Bibliographie

- BARONI-URBANI, C., 1979. Territoriality in social insects. In H.R. HERMANN (Ed.) «*Social Insects*», vol I : 91-120. Academic Press Inc., Londres et New York.
- BRIAN, M.V., 1977. *Ants*. Collins, Londres, 223 p.
- BRUYN, G.J. de, GOOSEN-DE ROO L., HUBREGTSE-VAN DEN BERG A.I.M. and FEIJEN, H.R., 1972. Predation of ants by woodpeckers. *Ekol. Polska* 20 : 83-91.
- BUSCHINGER, A., 1974. Monogynie und Polygynie in Insektensozietaeten. In G.H. SCHMIDT (Ed.) «*Sozialpolymorphismus bei Insekten*» p. 862-896. Wiss. Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart.
- CATZEFLIS, F., 1979. Etude qualitative et quantitative de l'avifaune de la pessière jurassienne du Chalet à Roch, Vaud. *Nos Oiseaux* 35 : 75-84.
- CEUSTERS, R., 1980. Données démographiques de diverses colonies polycaliques de *Formica polyctena* Först. *CR sect. fr. UIEIS*, Lausanne 7-8 sept. 1979 : 31-60.

- CHAUVIN, R., 1969. Le monde des fourmis. Plon, Paris, 289 p.
- CHERIX, D., sous presse. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. Ins. Soc.
- 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.
- CHERIX, D. et GRIS, G., 1978. Relations et agressivité chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura (Hymenoptera, Formicidae). *Proc. VIIIth Meeting Soc. Ins. section PES*, 4-9 Sept., Pulawy : 7-12.
- CHERIX, D. et HIGASHI, S., 1979. Distribution verticale des fourmis dans le Jura vaudois et recensement préliminaire des bourdons (Hymenoptera, Formicidae et Apidae). *Bull. Soc. Vaud. Sc. nat.*, 74 : 315-324.
- CHERIX, D., WERNER, P. et CATZEFLIS, F., sous presse. Organisation spatiale d'un système polycalique chez *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Bull. Soc. Ent. Suisse*.
- CZECHOWSKI, W., 1975. Bionomics of *Formica (Coptoformica) pressilabris* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Zool. Varsovie* 33 : 103-125.
- CZECHOWSKI, W., 1977. Polikaliczne kolonie mrowek. *Przeg. Zool.* 21 : 284-298.
- DOBZANSKA, J., 1973. Ethological studies on polycalic colonies of the ant *Formica exsecta* Nyl. *Acta Neurobiol. Exp. Varsovie* 33 : 597-622.
- EBRARD, E., 1861. Nouvelles observations sur les fourmis. *Bibl. Univers. Rev. Genève*, 466 p.
- EHRHARDT, H.J., 1970. Die Bedeutung von Königinnen mit steter arrhenotoker Partenogenese für die Männchenerzeugung in der Staaten von *Formica polyctena* Förster (Hymenoptera, Formicidae). Inaug. Diss. Würzburg, 106 p.
- GÖSSWALD, K., 1941. Rassenstudien an der Roten Waldameise *Formica rufa* L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage. *Z. angew. Ent.* 28 : 62-124.
- HAMILTON, W.D., 1974. Evolution sozialer Verhaltensweisen bei sozialen Insekten. In G.H. SCHMIDT (Ed.) « Sozialpolymorphismus bei Insekten », p. 60-109. Wiss. Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart.
- HIGASHI, S. and YAMAUCHI, K., 1979. Influence of a supercolonial ant *Formica (Formica) yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari coast. *Jap. J. Ecol.* 29 : 257-264.
- HÖLDOBLER, B. and WILSON, E.O., 1977. The number of queens : an important trait in ant evolution. *Naturwiss.* 64 : 8-15.
- ITO, M. and IMAMURA, S., 1974. Observations on the nuptial flight and internidal relationship in a polydomous ant, *Formica (Formica) yessensis* Forel. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Zool.* 19 : 681-694.
- KNEITZ, G., 1965. Zum Verlauf der Einwirkung von Spechten auf ungeschützte Waldameisen-populationen. *Collana Verde* 16 : 187-218.
- MARIKOWSKY, P.I., 1962. On intraspecific relations of *Formica rufa* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Ent. Rev.* 41 : 47-51.
- PIANKA, E.R., 1974. Evolutionary ecology. Harper and Row, New York, 356 p.
- PISARSKI, B., 1972. La structure des colonies polycaliques de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. *Ekol. Polska* 20 : 111-116.
- PISARSKI, B., 1973 a. Les principes d'organisation des colonies polycaliques des fourmis. *Proc. VIIth Congr. IUSSI, Londres*, 311-316.

- PISARSKI, B., 1973 b. Struktura społeczna *Formica (C.) exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae) i jej wpływ na morfologię, ekologię i etologię gatunku. Polska Akad. Nauk. Varsovie, 134 p.
- RAIGNIER, A., 1948. L'économie thermique d'une colonie polycalique de la fourmi des bois. *La Cellule* 51 :279-367.
- ROSENGREN, R., 1969. Notes regarding the growth of a polycalic nest system in *Formica uralensis* Ruzsky. *Notul. Ent.*, Helsinki 49 :211-230.
- SCHERBA, G., 1964. Analysis of inter-nest movement by workers of the ant *Formica opaciventris* Emery. *Anim. Behav.* 12 :508-512.
- SCHMIDT, G. H., 1974. Steuerung der Kastenbildung und Geschlechtsregulation im Waldameisnestaat. In G.H. SCHMIDT (Ed.) «Sozial polymorphismus bei Insekten», p. 404-512. Wiss. Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart.
- TOROSSIAN, C., 1977. Les fourmis rousses des bois (*Formica rufa*), indicateurs biologiques de dégradation des forêts de montagne des Pyrénées Orientales. *Bull. Ecol.* 8 :333-348.
- ZAKHAROV, A. A., 1972. Vnutrividoye otnosenija murav'ev. Moskva, 216 p.