

Données démographiques de diverses colonies polycaliques de *Formica polyctena* Foerst.

PAR

Robert CEUSTERS

Katholieke Universiteit Leuven, Systematiek en Ecologie der Dieren,
Naamsestraat 59 B-3000 Leuven

Summary

Four polycalic colonies of *Formica polyctena* FÖRST, numbering 20 up to 130 nests, have been studied in four Belgian biotopes, differing in geographic situation, vegetation and evolution of plant growth. Two of these biotopes are situated in the Belgian Ardennes, in the neighbourhood of Bertrix (Luchi and Bertrix), one is bordering the High Moors (Vliegevenn) and the last one lies near Godinne sur Meuse (Godinne).

Over decades the age, spatial distribution, size and form of the nests was investigated. The diversity of nest forms is moulded into a systematically conceived frame on a qualitative base. The "nest size" and the "height index" both describe the nest form on a quantitative base. By means of these three features the external structure of all nests is determined so that a statistical investigation of the relation between biotope and nest structure could be made.

The biotope differences are neatly expressed in several ecological parameters.

Godinne is a variable coppice with the natural plant association *Quercus roboris-Betuletum*, and artificial plantations of *Pinus sylvestris* and recently of *Picea abies*. The insolation is variable, the annual turnover of individual nests is high, namely 29%. In a first period the average annual mortality and birth rates are in equilibrium at 23%, in a second period the 23% mortality rate surpasses the birth rate of 14% and the colony is in decline. The reason is to be found in the disturbance of the environment by the new plantations. The average longevity of 4 years is low. The survivorship curves show that the half live of the nests in the first period is 3 years and the potential longevity 23 years; in the second period the half live drops to 2 years and the potential longevity amounts only to 14 years. In the first period of colony growth the spatial distribution is contagious around several centres of expansion; in the second period of decline it becomes random and even regular. The average nest volume of 522 dm³ is low. The nest form is predominantly hemispherical with a large proportion of bell-shaped nests.

Luchi and Bertrix are stable biotopes with high trees of *Picea abies*. The annual turnover of individual nests is much lower than in Godinne, i.e. 22 and 19% respectively. The mortality rate is 14% for both, almost in equilibrium

with birth rates of 12 and 11 %. The average ecological longevity of the nests is 7 years, much longer than in Godinne. The survivorship curves show a half live of 4 years and a potential longevity of 21 years. The spatial distribution of the nests is random to regular. Luchi has an even insolation among the well spread trees. The average nest volume is high and amounts to 1026 dm³. The nest form is predominantly of the high conical type. The biotope of Bertrix has extensive ecotones with good insolation. The average nest volume is 921 dm³ and the nest form is partly conical and partly sphero-conical. A part of Bertrix shows environmental circumstances as in Luchi. Huge conical nests with an average nest volume of 2224 dm³ are found.

Vliegevenn is an unstable biotope with high trees of *Picea abies*. The cutting of large parcels of the forest creates ecotones, which are invaded by the graminaceous *Molinia coerulea*. Annual turnover of individual nests is high, i.e. 25 %. A mortality rate of 19 % exceeds a birth rate of 13 % during the period of observation. The average ecological longevity amounts to 5 years. A half live of 3 years and a potential longevity of 14 years are found. The spatial distribution of the nests is random to regular. The average nest volume of 840 dm³ and the large proportion of sphero-conical nests beside the conical nests are comparable with the results found in the biotope of Bertrix.

The understanding of environmental influences on the flourishing or the decline of the colonies of *Formica polyctena* is essential when the use of the ants in biological control of pests is envisaged.

Introduction

Le fait que les fourmis des bois du groupe *rufa* se répandent en Europe entre 40 et 70 degrés de latitude nord implique qu'elles peuvent vivre dans des circonstances diverses concernant l'ensoleillement, la température et le caractère du sol et de la végétation.

Nous avons étudié pendant plusieurs années quatre colonies polycaliques de *Formica polyctena* FÖRST, dans des biotopes différents de la Belgique Méridionale, tous situés à peu près à 50 degrés de latitude.

Biotopes

1. Godinne : Bois de Godinne « Le Stokisse »

La colonie se trouve sur le massif anticlinal de Godinne, entre 260 et 280 m d'altitude. Le Burnotien typique, c'est-à-dire l'Emsien avec grès rouge et pou-dingue à ciment rouge, affleure abondamment. Les alluvations anciennes recouvrant ce sous-sol sont toutefois d'une plus grande importance pour les couches superficielles que le sous-sol lui-même. La désagrégation des roches emsiennes (grès, schistes et poudingues rouges) donne un sol argilo-siliceux à réaction acide.

La végétation naturelle se situe dans l'alliance *Quercion robori-petraeae*, plus précisément dans l'association *Querco roboris-Betuletum*. Le biotope

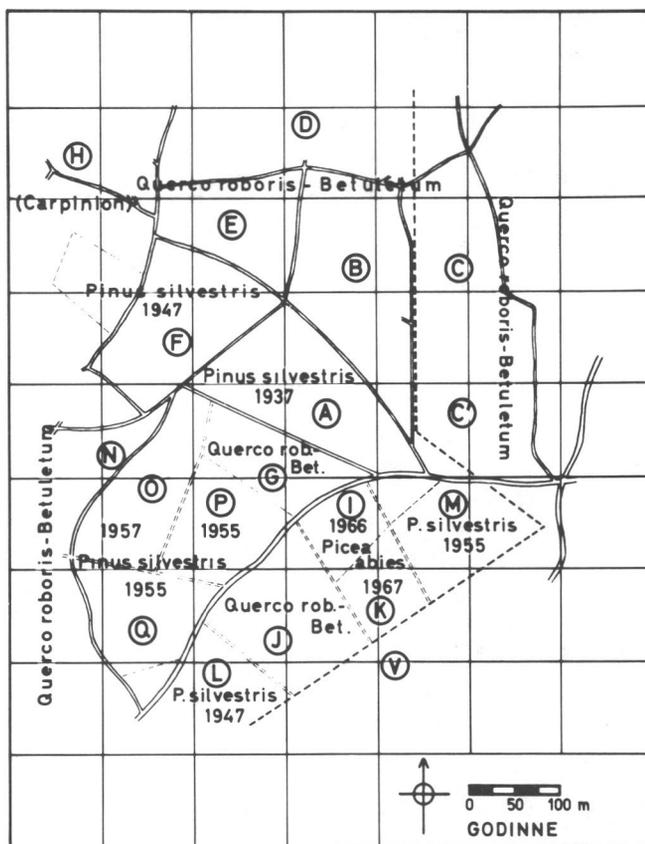


Fig. 1 — Carte du biotope de Godinne. La végétation dominante et les années de plantation de pins et de sapins sont indiquées.

est instable à cause de la taille cyclique du chêne et du bouleau et l'implantation de parcelles de *Pinus silvestris* et plus récemment même de *Picea abies*. (Voir figure 1).

2. Luchi: «Forêt de Luchi»

La colonie se trouve dans l'aire d'affleurement du Gedinnien supérieur caractérisé par des schistes micacés. L'altitude est de 465 m. L'association phytosociologique naturelle est le *Luzulo-Fagetum typicum*, la hêtraie à luzule typique. Dans les zones humides, cette hêtraie est remplacée par le *Luzulo-Fagetum caricetosum*, une hêtraie subhumide à laïches et deschampsie cespiteuse. Dans les bas-fonds tourbeux, on trouve l'aulnaie oligotrophe à sphaignes, le *Carici elongatae-Alnetum*.

Dans le biotope de Luchi la végétation naturelle a été remplacée par des plantations artificielles de *Picea abies*. La colonie se trouve dans une forêt d'épicéa avec des arbres pour la plupart de 25 à 30 m de hauteur. La taille

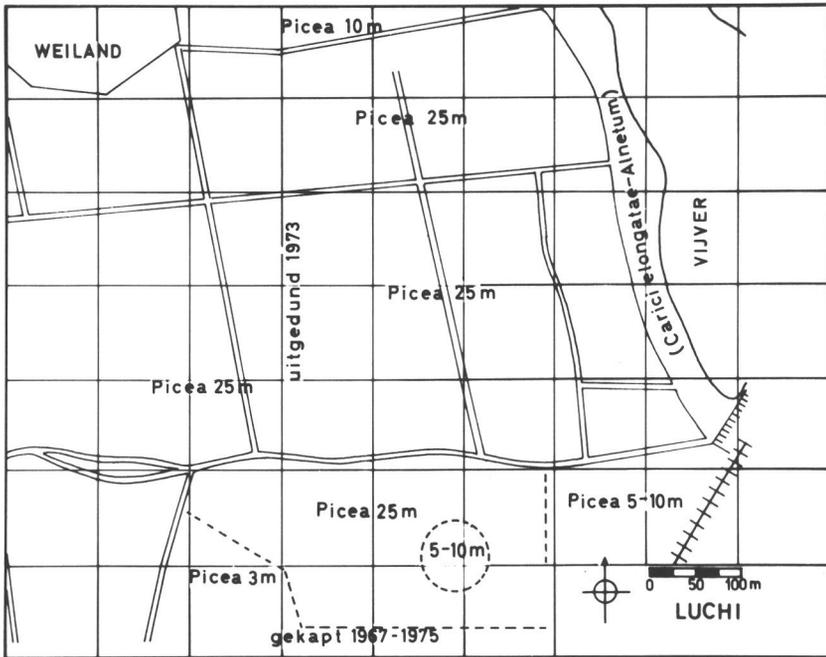


Fig. 2 — Carte du biotope de Luchi. La hauteur des sapins est mesurée dans l'année 1975. (gekapt = abattu; uitgedund = éclairci; vijver = étang; weiland = prairie).

d'arbres mûrs est régulière, ce qui donne un biotope assez stable. (Voir figure 2).

3. *Bertrix*: « Bois de la Haie-Chêne Fleurette »

La colonie se trouve dans l'aire des quartzophyllades du Siegemien inférieur à une altitude de 380 à 420 m. La forêt naturelle des plateaux et du haut des versants est la hêtraie à luzule et myrtille, le *Luzulo-Fagetum Vaccinietosum*. Sur la partie colluvionnée des pentes, on trouve aussi le *Luzulo-Fagetum typicum* et même, occasionnellement, un type plus riche à *Milium effusum*, le *Luzulo-Fagetum milietosum*. Comme à Luchi ces associations naturelles ont été remplacées par des plantations d'épicéa. Les parcelles où se trouvent les nids sont de différents âges. Une route asphaltée à travers la forêt crée un écotone qui influence la répartition et la forme des nids. (Voir figure 3).

4. « Vliegevenn » ou « Moxheuse Fagne » à la bordure des Hautes Fagnes entre Eupen et Malmédy

Le biotope est situé à la bordure des Hautes Fagnes à une altitude de 480 à 500 m. Le sous-sol des Hautes Fagnes et de sa périphérie immédiate est constitué par le Cambrien, terrain primaire formé principalement d'ardoises ou phyllades alternant avec des bancs de quartzite foncé, fréquemment tra-

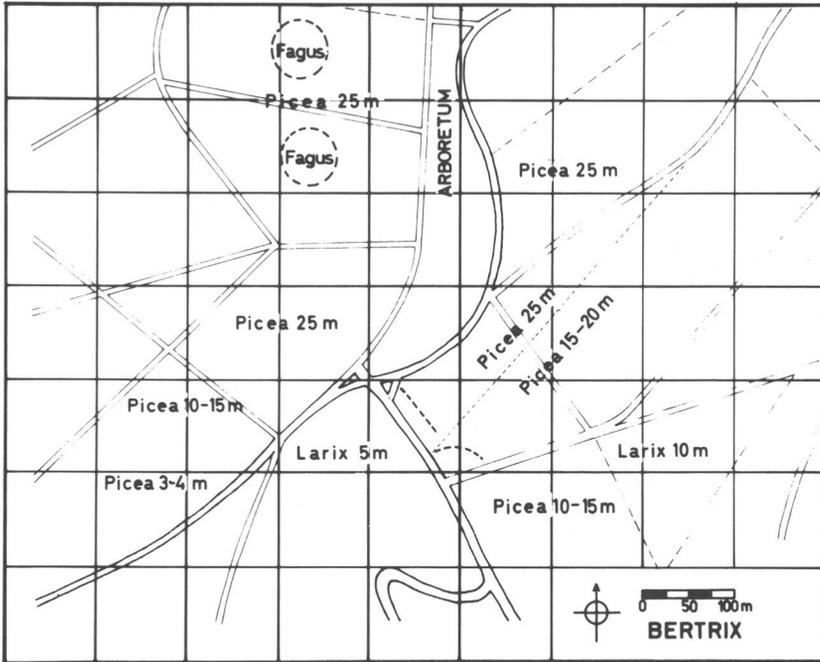


Fig. 3 — Carte du biotope de Bertrix. La hauteur des arbres est mesurée dans l'année 1975.

versés par des veines de quartz blanc, très dur. Comme terrain primaire on trouve aussi le Dévonien inférieur formé de roches quartzueuses ou schisteuses. Le Poudingue de Malmédy et les Silex crétacés des Hautes Fagnes représentent des terrains secondaires.

Le *Sphagnetum* ou la sphaigne caractérise la Fagne humide et dans les dépressions du Haut Plateau la tourbe continue à se former. Dès 1850 pourtant jusqu'à maintenant deux tiers de la Fagne ont été plantés d'épicéa qui assèche et tarit le terrain. Les endroits drainés et asséchés par les sapins sont envahis par la graminée autoritaire *Molinia coerulea* qui forme le *Molinietum*.

La colonie se trouve sur un terrain dont des parcelles entières d'épicéa sont récemment dénudées d'arbres, ce qui provoque la croissance rapide de la *Molinia* à partir des coupe-feu. Plusieurs nids se trouvent dans une situation instable (voir figure 4).

Etude écologique

Les paramètres écologiques évalués comportent l'évolution des nids dans le temps, la répartition des nids sur le terrain, la forme, la grandeur et la hauteur des nids.

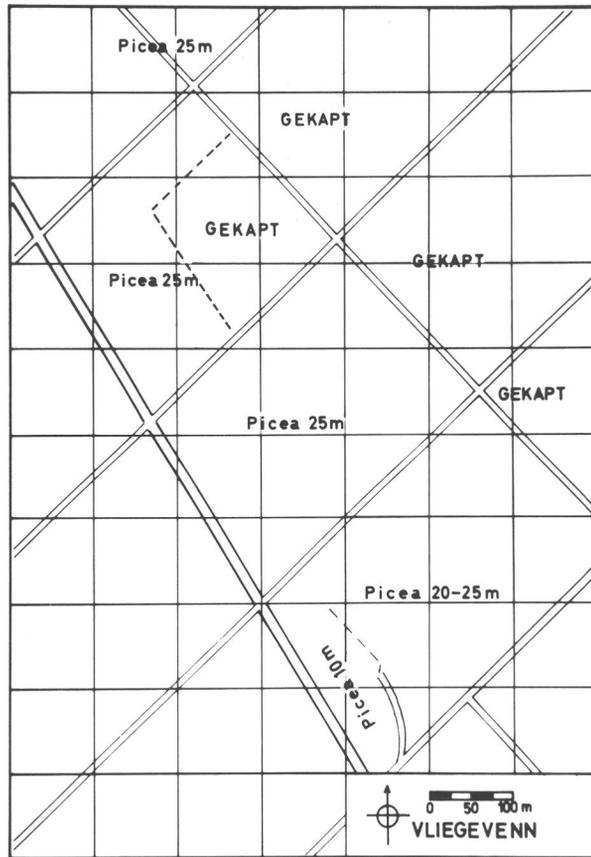


Fig. 4 — Carte du biotope de Vliegevenn. La hauteur des sapins est mesurée dans l'année 1975. Les parcelles dénudées d'arbres sont envahies par la graminée *Molinia caerulea*. (gekapt = abattu).

Le temps

En traitant les nids d'une colonie comme des individus il est possible de faire une estimation de la production des colonies durant des années pour les quatre biotopes différents.

Les paramètres de temps sont calculés selon PETRUCIEWICZ & MACFADYEN (1970). Les composants du calcul sont :

- 1) la période des années consécutives (T);
- 2) le nombre des nids individuels de la colonie qui ont existé durant la période (v);
- 3) le nombre des nouveaux nids nés durant la période (v_f);
- 4) le nombre des nids abandonnés ou morts durant la période (v_E);
- 5) le nombre des individus-années, qui est la moyenne annuelle des nids existants multipliée par la période d'observation ($\bar{N}T$).

Les tableaux des observations (tableaux 1 à 5) sont organisés de telle manière que le nombre des nouveaux nids (v_r) d'une année déterminée prend la tête d'une colonne, nombre qui diminue durant les années suivantes avec la mort de certains nids de cette cohorte. Les différentes sommes sont lisibles dans les marges du tableau.

Il faut mentionner qu'on ne connaît pas l'année de naissance des nids du début des observations (N_0); c'est la première colonne du tableau. Le nombre des nids qui ont existé durant la période T est alors : $v = N_0 + v_r$.

Parmi les possibles paramètres écologiques, on a retenu les suivants :

1) $\Phi_N = \frac{v}{NT} = \frac{1}{\bar{t}}$: la fraction du nombre moyen des individus échangés par unité de temps (une année). v représente le nombre des individus qui ont existé à n'importe quel moment de la période T ; le paramètre donne alors le taux total de renouvellement annuel des individus (en pour cent : $\Phi_N \times 100$) ;

2) $\bar{t} = \frac{NT}{v} = \frac{1}{\Phi_N}$: l'inverse de Φ_N donne la durée moyenne de présence des nids dans la colonie durant la période d'observation T ;

3) $\bar{t} = \frac{NT}{E}$: la longévité écologique moyenne des individus ;

4) $m = \frac{E}{NT} = \frac{1}{\bar{t}}$: la fraction du nombre moyen des individus échangés par unité de temps (une année) partant des nids éliminés durant la période T.

C'est le taux spécifique de renouvellement annuel ou le taux de mortalité annuelle (en pour cent $m \times 100$) ;

5) $b = \frac{r}{NT}$: la fraction du nombre moyen des individus échangés par unité de temps partant des nids nés dans la période T. C'est le taux de natalité annuelle (en pour cent $b \times 100$) ;

Dans le tableau 6 les paramètres écologiques des divers biotopes sont représentés. Le caractère instable du biotope de Godinne provoque un échange de nids élevé, 29 %, dans les deux périodes. Les nids se multiplient par scission, la rapidité de cette multiplication a pour conséquence que les nids restent de petite taille (voir plus loin). Dans la première période de 1943 à 1954 il y a un accroissement de nids, dont le maximum est trouvé en 1947. En 1954 le nombre des nids retombe sur la quantité initiale de 1943. La natalité et la mortalité sont hautes, 23 %, et elles sont en équilibre. La longévité écologique de 4 années est plutôt courte.

Dans la deuxième période la natalité de 14 % ne marche plus du même pas que la mortalité de 23 %. Des 130 nids de 1947 il n'en reste que 6 en 1978. Notre opinion est que la taille poussée du chêne et du bouleau et les plantations consécutives de pins et de sapins ont profondément perturbé le biotope.

Luchi et Bertrix par contre sont des biotopes stables. La longévité écologique moyenne est plus élevée, 7 années, la mortalité et la natalité sont quasiment en équilibre, 14 % contre 12 %.

Vliegevenn souffre d'une taille trop brusque des sapins. La longévité écologique est de 5 années et la mortalité de 19 % surpasse pour l'instant la natalité

Tableau 1 — *GODINNE 1943-1954. Evolution dans le temps de la colonie de Formica polyctena. Les têtes des colonnes dans le corps du tableau, à l'exception de la première, donnent le nombre des nouveaux nids de chaque année, nombre qui diminue avec la disparition de certains nids. Dans les marges de droite on trouve le nombre annuel des nids existants (N), le nombre annuel des nouveaux nids (v_r) et le nombre annuel des nids éliminés (v_E). Dans la marge d'en bas on trouve les sommes pour la période entière: le nombre des nids individuels qui ont existé (v), la somme totale des nids existants (N), le nombre des nouveaux nids (v_r) et le nombre des nids éliminés (v_E).*

1943	52												52			
1944	50	15											65	15	2	
1945	38	10	60										108	60	17	
1946	31	8	42	12									93	12	27	
1947	27	7	38	9	49								130	49	12	
1948	24	6	29	6	31	5							101	5	34	
1949	21	4	24	4	24	2	0						79	0	22	
1950	21	4	24	4	24	2	0	16					95	16	0	
1951	18	3	21	4	15	2	0	5	19				87	19	27	
1952	11	3	18	3	12	2	0	4	10	9			72	9	24	
1953	8	3	14	1	8	1	0	4	7	6	16		68	16	20	
1954	5	2	10	0	5	1	0	3	3	4	7	13	53	13	28	
													266	1003	214	213
													v	N	v_r	v_E

Tableau 2 — GODINNE 1966-1978. Evolution dans le temps de la colonie de *Formica polyctena*. Les têtes des colonnes dans le corps du tableau, à l'exception de la première, donnent le nombre des nouveaux nids de chaque année, nombre qui diminue avec la disparition de certains nids. Dans les marges de droite on trouve le nombre annuel des nids existants (N), le nombre annuel des nouveaux nids (v_r) et le nombre annuel des nids éliminés (v_E). Dans la marge d'en bas on trouve les sommes pour la période entière : le nombre des nids individuels qui ont existé (v), la somme totale des nids existants (N), le nombre des nouveaux nids (v_r) et le nombre des nids éliminés (v_E).

1966	22														22			
1967	12	9													21	9	10	
1968	10	6	3												19	3	5	
1969	10	5	3	0											18	0	1	
1970	7	2	3	0	3										15	3	6	
1971	7	2	3	0	1	3									16	3	2	
1972	6	2	3	0	1	3	0								15	0	1	
1973	5	2	2	0	0	1	0	0							10	0	5	
1974	5	1	1	0	0	0	0	0	0						7	0	3	
1975	5	1	1	0	0	0	0	0	0	2					9	2	0	
1976	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0				4	0	3	
1977	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0			4	0	0	
1978	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		6	2	0	
															44	166	22	36
															v	N	v_r	v_E

Tableau 3 — LUCHI 1967-1978. Evolution dans le temps de la colonie de *Formica polyctena*. Les têtes des colonnes dans le corps du tableau, à l'exception de la première, donnent le nombre des nouveaux nids de chaque année, nombre qui diminue avec la disparition de certains nids. Dans les marges de droite on trouve le nombre annuel des nids existants (N), le nombre annuel des nouveaux nids (v_r) et le nombre annuel des nids éliminés (v_E). Dans la marge d'en bas on trouve les sommes pour la période entière : le nombre des nids individuels qui ont existé (v), la somme totale des nids existants (N), le nombre des nouveaux nids (v_r) et le nombre des nids éliminés (v_E).

1967	44												44			
1968	41	8											49	8	3	
1969	36	8	0										44	0	5	
1970	32	6	0	6									44	6	6	
1971	27	6	0	5	4								42	4	6	
1972	22	3	0	5	3	10							43	10	9	
1973	16	3	0	3	3	9	5						39	5	9	
1974	15	2	0	2	3	8	4	4					38	4	5	
1975	12	2	0	2	2	8	3	2	8				39	8	7	
1976	11	2	0	2	2	8	2	2	7	0			36	0	3	
1977	8	2	0	2	2	7	1	2	7	0	6		37	6	5	
1978	8	2	0	2	2	7	1	1	6	0	3	3	35	3	5	
													98	490	54	63
													v	N	v_r	v_E

Tableau 4 — BERTRIX 1967-1978. Evolution dans le temps de la colonie de *Formica polyctena*. Les têtes des colonnes dans le corps du tableau, à l'exception de la première, donnent le nombre des nouveaux nids de chaque année, nombre qui diminue avec la disparition de certains nids. Dans les marges de droite on trouve le nombre annuels des nids existants (N), le nombre annuel des nouveaux nids (v_r) et le nombre annuel des nids éliminés (v_E). Dans la marge d'en bas on trouve les sommes pour la période entière: le nombre des nids individuels qui ont existé (v), la somme totale des nids existants (N), le nombre des nouveaux nids (v_r) et le nombre des nids éliminés (v_E).

1967	38												38			
1968	35	8											43	8	3	
1969	32	6	2										40	2	5	
1970	29	6	2	6									43	6	3	
1971	26	6	2	4	8								46	8	5	
1972	19	4	2	4	7	2							38	2	10	
1973	16	3	1	4	4	2	1						31	1	8	
1974	11	2	1	3	3	2	1	5					28	5	8	
1975	8	1	1	2	3	2	1	5	11				34	11	5	
1976	5	0	0	1	3	1	0	4	5	2			21	2	15	
1977	5	0	0	1	3	1	0	4	5	2	1		22	1	0	
1978	5	0	0	1	3	1	0	4	5	2	1	2	24	2	0	
													86	408	48	62
													v	N	v_r	v_E

Tableau 5 — *VLIEGEVENN 1967-1978. Evolution dans le temps de la colonie de Formica polyctena. Les têtes des colonnes dans le corps du tableau, à l'exception de la première, donnent le nombre des nouveaux nids de chaque année, nombre qui diminue avec la disparition de certains nids. Dans les marges de droite on trouve le nombre annuel des nids existants (N), le nombre annuel de nouveaux nids (v_r) et le nombre annuel des nids éliminés (v_E). Dans la marge d'en bas on trouve les sommes pour la période entière : le nombre des nids individuels qui ont existé (v), la somme totale des nids existants (N), le nombre des nouveaux nids (v_r) et le nombre des nids éliminés (v_E).*

1967	36												36			
1968	26	6											32	6	10	
1969	23	5	0										28	0	4	
1970	19	5	0	5									29	5	4	
1971	17	5	0	5	4								31	4	2	
1972	16	5	0	2	1	0							24	0	7	
1973	12	4	0	2	1	0	5						24	5	5	
1974	9	1	0	2	1	0	5	6					24	6	6	
1975	7	1	0	2	1	0	5	6	2				24	2	2	
1976	5	1	0	1	1	0	3	5	2	3			21	3	6	
1977	4	1	0	1	0	0	2	1	2	3	3		17	3	7	
1978	4	1	0	1	0	0	2	1	2	3	3	2	19	2	0	
													72	309	36	53
													v	N	v_r	v_E

Tableau 6 — Paramètres écologiques de diverses colonies polycaliques de Formica polyctena.

	GODINNE 1943-1954	GODINNE 1966-1978	LUCHI 1967-1978	BERTRIX 1967-1978	VLIEGEVENN 1967-1978
T	11	12	11	11	11
\bar{N}	83.58	12.77	40.83	34.00	25.75
v	266	44	98	86	72
v_r	214	22	54	48	36
v_E	213	36	63	62	53
$\Phi_N \times 100$	28.93	28.71	21.82	19.15	25.42
\bar{t}	3.46	3.48	4.58	5.22	3.93
\bar{t}	4.32	4.26	7.13	7.24	5.34
m x 100	23.17	23.49	14.03	13.80	18.71
b x 100	23.28	14.36	12.02	10.69	12.71

de 13 %. L'échange de nids de 25 % est comparable au 29 % de Godinne tandis que Luchi et Bertrix ne montrent qu'un échange total de 22 % et de 19 %.

Les paramètres écologiques calculés jusqu'ici sont des valeurs moyennes qui, statistiquement parlant, ne sont valables que pour l'intervalle de temps considéré, c'est-à-dire l'unité de temps d'une année. Une courbe exponentielle de survie, $Y = ae^{bX}$, donne le degré instantané de mortalité. Une telle courbe est calculée moyennant des nids dont l'origine est connue et dont l'histoire est suivie pendant des années. C'est la somme de quelques cohortes de nouveaux nids (tableau 7). Sur ces courbes (figure 5), on peut lire la demi-vie des nids

Tableau 7 — Courbes exponentielles de survie des cohortes de nouveaux nids, $Y = ae^{bX}$.

$\frac{N}{AGE}$	GODINNE 1944-1948	GODINNE 1967-1971	LUCHI 1968-1973	BERTRIX 1968-1972	VLIEGEVENN 1968-1972
0	141	18	33	32	26
1	94	13	29	27	22
2	78	10	25	23	18
3	66	5	22	21	12
4	51	5	16	16	11
5	45	4	15		
6	37	3			
7		2			
r^2	0.9776	0.9695	0.9730	0.9770	0.9654
a	125.4183	16.9494	34.0292	32.1482	26.8367
b	-0.2111	-0.3031	-0.1673	-0.1638	-0.2327
$Y = a/2, X =$	2.73	2.09	4.33	4.26	3.12
$Y = 1, X =$	22.88	9.34	21.09	21.19	14.14

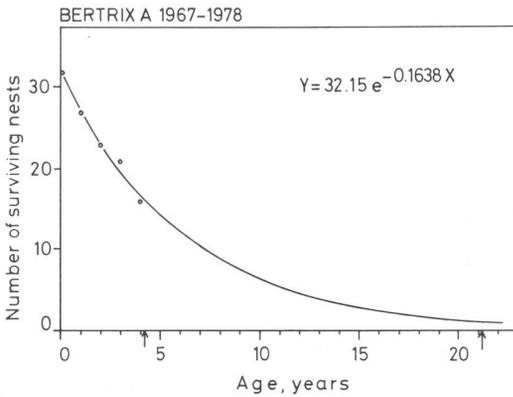
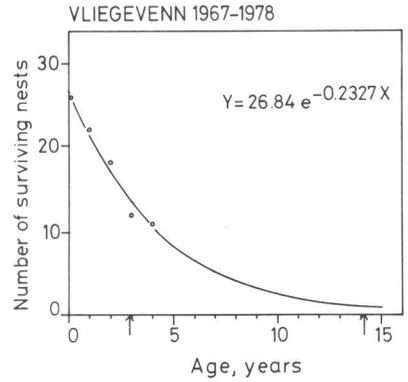
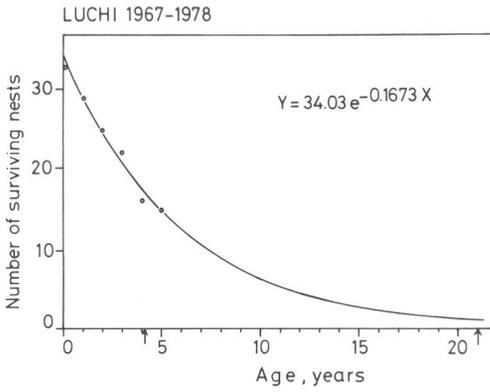
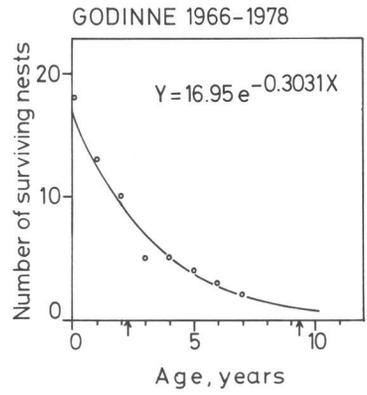
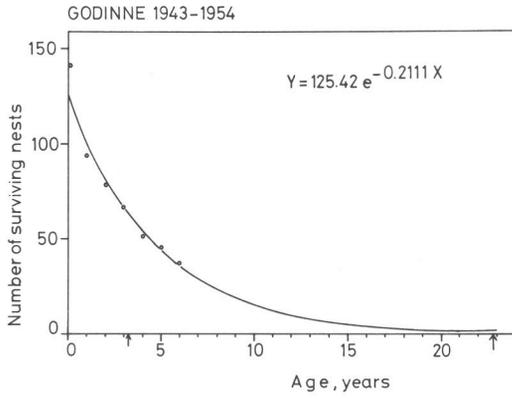


Fig. 5 — Courbes exponentielles de survie de la somme des cohortes de nouveaux nids dans les diverses colonies polycaliques de *Formica polyctena*. Les flèches sur l'abscisse indiquent la demie vie de la cohorte et la longévité potentielle du dernier nid. (Number of surviving nests = nombre des nids survivants : age, years = âge, années).

dans la colonie (première flèche), c'est-à-dire le temps où la moitié des nids du début et la longévité potentielle du dernier nid de la cohorte seront morts (deuxième flèche).

La longue série d'observations de Godinne montre que la valeur de longévité estimée dans la première période suit de près la valeur observée. On attend qu'un nid atteindra l'âge de 23 ans et l'observation donne un nid de 21 ans et un nid de 28 ans. Il faut dire que ces nids âgés se trouvent dans un endroit du biotope non perturbé pendant des années.

Les courbes de survie doivent être considérées sous la restriction que le biotope évoluera selon les conditions de la période d'observation. La première et la seconde période de Godinne diffèrent considérablement. Dans la deuxième période l'espérance de vie a diminué fortement ; elle est de 9 années. Les biotopes stables de Luchi et de Bertrix donnent une espérance de vie de 21 années. Pour le biotope instable de Vliegevenn, cette espérance est de 14 années.

Répartition spatiale des nids

Pour la répartition spatiale des nids dans le biotope on emploie la méthode de la distribution des distances entre chaque nid individuel et son n-ième plus proche voisin, n allant dans cette étude de 1 à 10 (MORISITA, 1954 et THOMPSON, 1956).

Les distributions des distances observées sont comparées avec les fréquences attendues pour une population de même densité et répartie au hasard. On emploie la fonction de distribution au hasard :

$$F(\omega_n) : 1! - e^{-\lambda\omega_n} - \frac{\lambda\omega_n e^{-\lambda\omega_n}}{1!} - \dots - \frac{(\lambda\omega_n)^{n-1} e^{-\lambda\omega_n}}{(n-1)!}$$

$\omega_n = r_n^2$ c'est-à-dire le carré de la distance entre un nid et son n-ième voisin ; λ : le nombre moyen des individus par surface de cercle avec l'unité de calcul (hm) comme rayon. En prenant m pour la densité des nids par ha, on obtient $\lambda = \pi m$.

La fonction exprime avec quelle probabilité on peut attendre qu'au moins n nids seront trouvés dans un cercle de surface $\pi \omega_n$ avec n'importe quel nid comme centre. Au moyen de cette fonction on calcule des classes de probabilité égale de telle manière que les fréquences correspondantes, estimées ainsi qu'observées, sont au moins plus grandes que 5 en vue d'un test de conformité (χ^2). Si le résultat du test n'est pas significatif les nids sont répartis au hasard, si le test est significatif la distribution des fréquences observées indi-

Tableau 8 — Nids de *Formica polyctena* par hectare.

GODINNE	1945	6.1	BERTRIX	1967	4.6
	1947	6.3		1974	2.6
	1954	3.5	VLIEGEVENN	1967	1.5
	1967	3.3		1974	1.2
LUCHI	1967	2.0			
	1974	1.9			

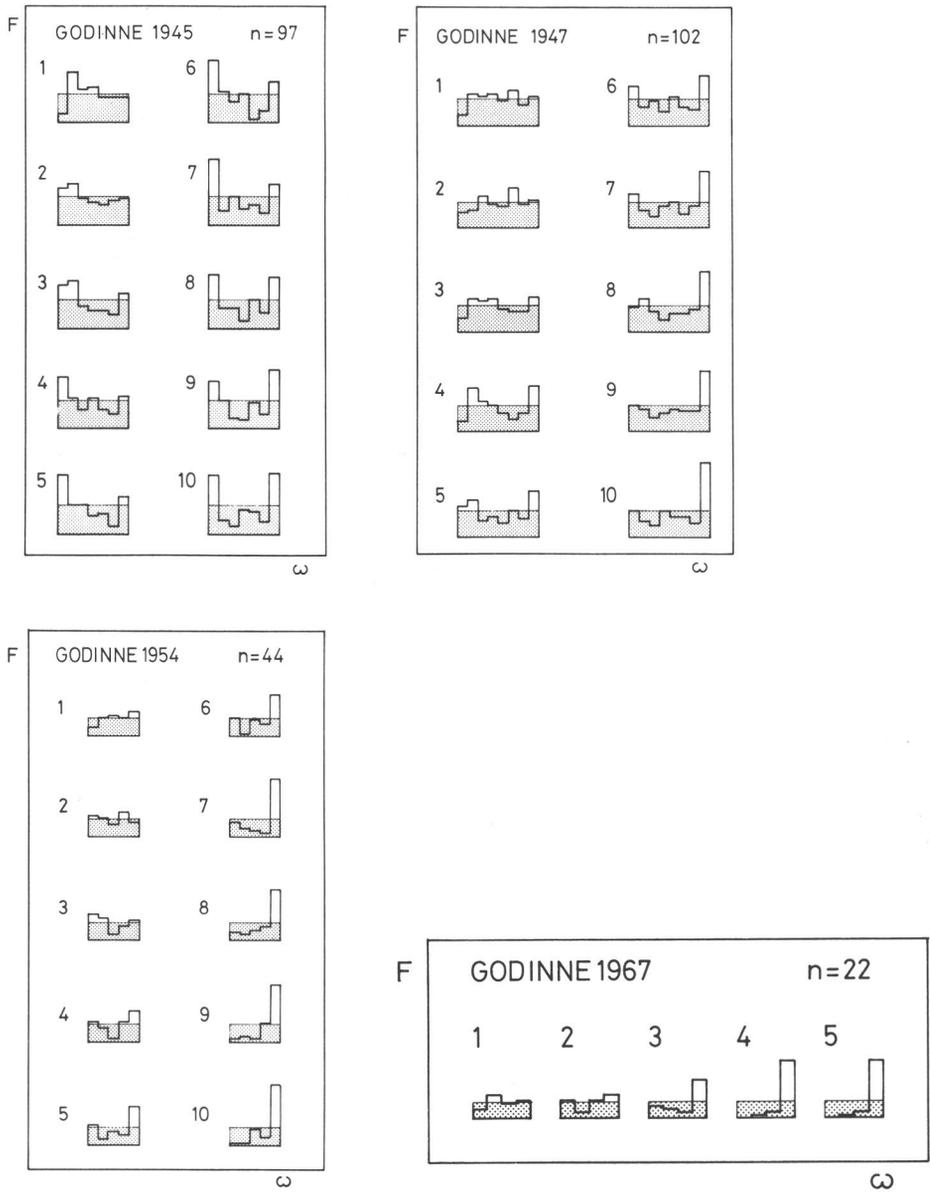


Fig. 6 — Histogrammes des fréquences (F) pour des classes d'égal probabilité attendue de ω_n (voir texte). Les fréquences attendues sont pointillées, les fréquences observées sont en ligne pleine.

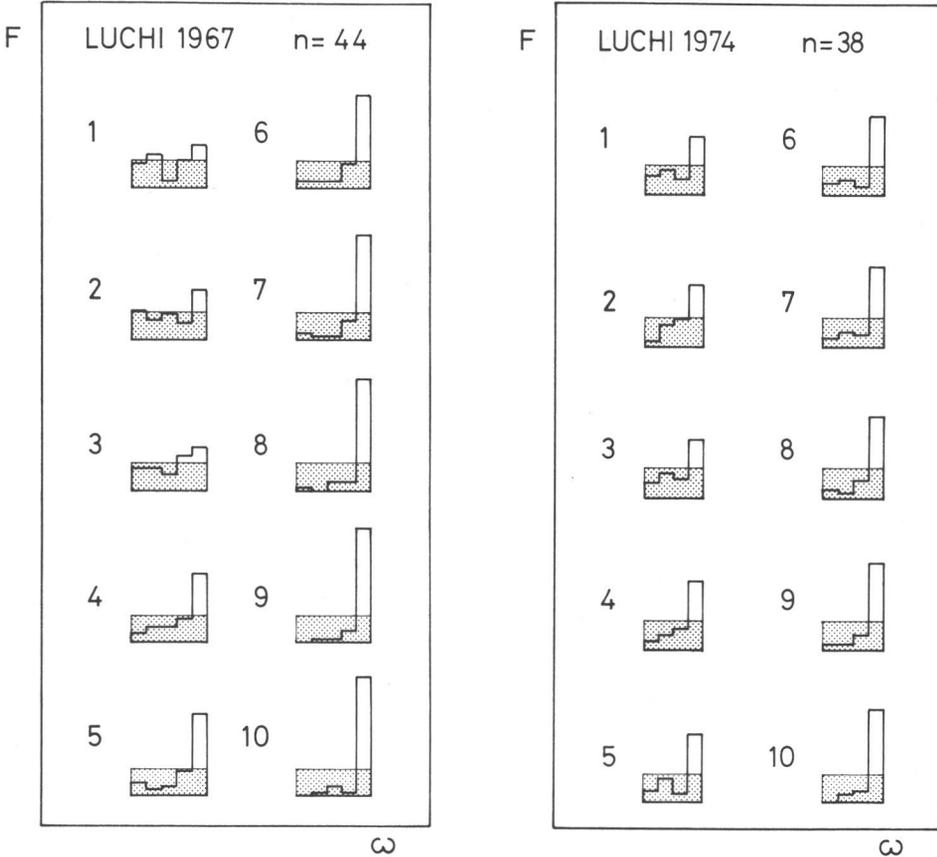


Fig. 7 — Histogrammes des fréquences (F) pour des classes d'égal probabilité attendue de ω_n (voir texte). Les fréquences attendues sont pointillées, les fréquences observées sont en ligne pleine.

quera une répartition contagieuse ou régulière (CAMPBELL & CLARKE, 1971).

Pour chaque biotope la répartition des nids de deux ou quatre années est étudiée. Le tableau 8 donne les densités des nids par hectare, le tableau 9 donne les moyennes des distances observées pour les 10 plus proches voisins. Les figures de 6 à 8 donnent les histogrammes des fréquences pour les classes de ω_n , pointillées pour les fréquences attendues, en ligne pleine pour les fréquences observées. L'échelle de l'abscisse (ω_n) est transformée afin que les distributions soient rectangulaires. Le tableau 10 donne les résultats des tests de conformité (ns : non significatif, s : significatif avec $p < 0.05$).

Les résultats montrent que la répartition des nids de Godinne en 1945 est au hasard jusqu'au deuxième voisin, qu'elle est pour la plupart des nids contagieuse du troisième au septième voisin, et qu'elle est partiellement contagieuse et partiellement régulière dès le huitième voisin. Cela veut dire que les nids sont nettement répartis en groupes de 4 à 8.

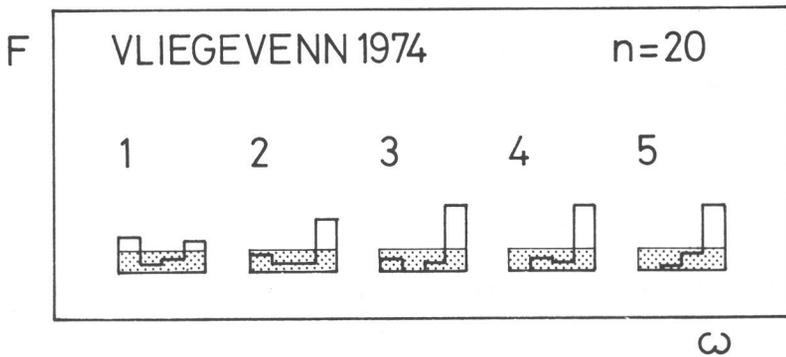
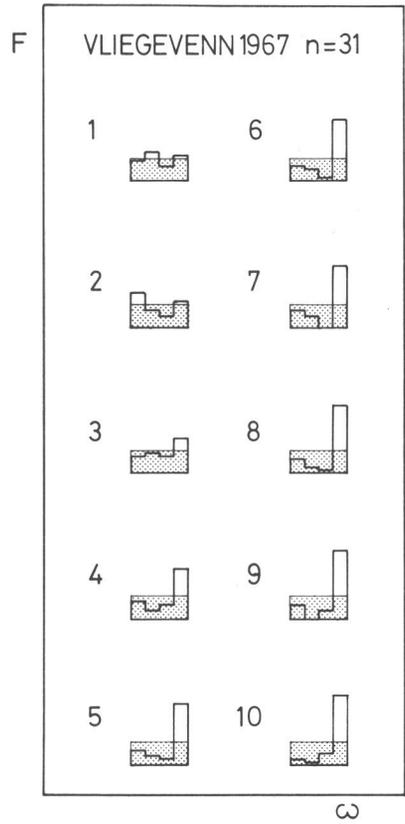
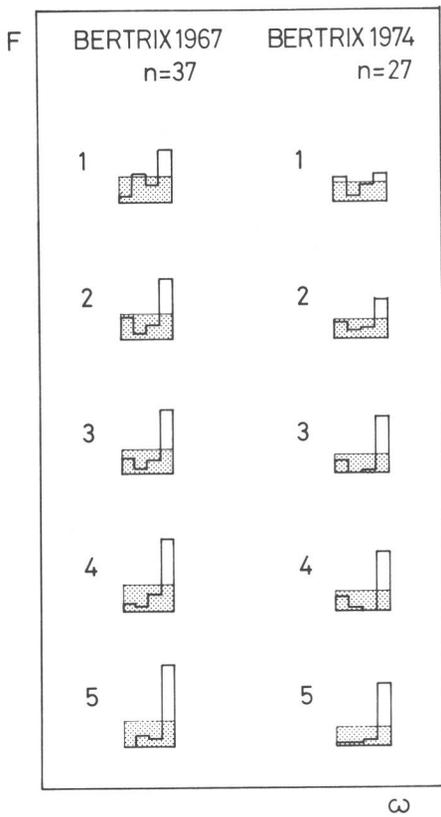


Fig. 8 — Histogrammes des fréquences (F) pour des classes d'égalité probabilité attendue de ω_n (voir texte). Les fréquences attendues sont pointillées, les fréquences observées sont en ligne pleine.

Tableau 9 — Les moyennes des distances observées (en m) entre chaque nid individuel et son n-ième plus proche voisin.

Voisin		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
GODINNE	1945	21	30	39	45	50	56	61	68	73	77
	1947	22	32	41	49	54	60	66	71	76	81
	1954	30	41	51	65	76	88	99	109	120	128
	1967	32	50	70	90	100	115	134	152	177	197
LUCHI	1967	42	61	77	95	112	126	145	159	173	187
	1974	51	74	87	106	119	137	147	161	174	186
BERTRIX	1967	34	54	69	90	110	139	153	165	176	187
	1974	44	68	101	123	156	174	189	228	260	270
VLIEGEVENN	1967	42	64	90	120	147	176	186	201	211	226
	1974	53	91	117	177	213	233	274	310	323	343

Tableau 10 — Tests de conformité (X^2) entre les fréquences attendues et observées pour la distribution des distances entre chaque nid individuel et son n-ième plus proche voisin (ns : non significatif, s : significatif avec $p < 0.05$).

Voisin		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
GODINNE	1945	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s	s
	1947	ns	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s
	1954	ns	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s
	1967	ns	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s
LUCHI	1967	ns	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s
	1974	s	s	s	s	s	s	s	s	s	s
BERTRIX	1967	s	s	s	s	s					
	1974	ns	s	s	s	s					
VLIEGEVENN	1967	ns	ns	ns	s	s	s	s	s	s	s
	1974	ns	ns	s	s	s					

En 1945 la colonie de Godinne est en expansion. La fondation de nouveaux nids par scission explique ce groupement autour de plusieurs centres d'expansion. En 1947 la colonie atteint son plus grand nombre de nids. La répartition est au hasard jusqu'au troisième voisin et dès lors elle devient de plus en plus régulière. La colonie occupe tout le terrain.

La détérioration ultérieure du biotope fait diminuer le nombre des nids qui cherchent les coupe-feu à ensoleillement favorable. En 1954 et 1967 la répartition est au hasard jusqu'au troisième voisin et elle devient dès lors régulière.

La répartition des nids dans les autres biotopes est au hasard pour le premier, le deuxième ou le troisième voisin et puis elle devient régulière. La signification est que deux, trois ou quatre nids se trouvent plus ou moins en groupe et qu'ils sont pour le reste bien dispersés sur le terrain. Le biotope stable de

Luchi montre une occupation régulière de tout le terrain. Entre les grands sapins épars l'ensoleillement est aussi bien qu'au bord des chemins. A Bertrix les nids sont attirés par les routes forestières le long desquelles ils sont dispersés régulièrement. A Vliegvenn la plupart des nids sont régulièrement répartis le long des coupe-feu.

En général les nids de *Formica polyctena* ont tendance à occuper leur biotope d'une manière partiellement aléatoire, partiellement régulière. Dans des périodes d'accroissement rapide de nouveaux nids on peut néanmoins attendre une répartition contagieuse qui disparaîtra par la suite.

La grandeur, l'indice de hauteur et la forme des nids

Définitions

Le nid épigé peut être décrit univoquement par sa grandeur, son indice de hauteur et sa forme. Ces paramètres sont définis partant du diamètre, de la hauteur et d'une section verticale du nid. La section verticale est construite au moyen de mesures et de prises photographiques.

L'indice de hauteur (hI) est la hauteur (h) du nid divisée par le rayon (r); ses valeurs sont réparties autour de 1, entre 0 et 2; il donne le degré d'escarpement du nid.

La grandeur (G) du nid est définie par la racine carrée de la surface (S) de la section verticale. Il serait peut-être préférable de définir la grandeur du nid par la racine cubique du volume. Cette valeur est toujours plus grande que celle de la racine carrée, en moyenne 5,5 % pour tous les nids observés. Parce que la section verticale du nid donne aussi la forme, nous avons choisi la racine carrée de la section. La surface de la section et le volume du nid sont calculés par intégration. La meilleure unité de calcul pour des constructions de la taille d'un nid de fourmis des bois est à notre avis le dm. La définition de la grandeur est conçue pour des raisons de statistique. Les grandeurs des nids sont réparties normalement, ce qui n'est pas le cas pour les surfaces et les volumes.

La forme des nids est de caractère nominal. Dans la littérature on ne trouve nulle part une classification univoque qui essaie de systématiser la diversité de la forme du nid chez les fourmis des bois.

Cette forme est déterminée par deux attributs de nature géométrique: le nid épigé a l'aspect ou d'un hémisphère ou d'un cône, ce qui donne les éléments de forme « hémisphérique » ou « conique ». Ces deux éléments caractérisent le type du nid. A la hauteur du sol la coupole peut s'arrêter nettement ou elle se prolonge dans un bord qui donne au nid la forme d'une cloche. C'est un troisième élément de forme, supplémentaire et indépendant. Un nid conique ou hémisphérique se caractérise dès lors par une forme « normale » (n) ou une forme en « cloche » (k).

Partant de ces éléments on peut construire un cadre systématique dans lequel rentrent toutes les formes observées. Il y a des nids de type pur, c'est-à-dire « hémisphérique » ou « conique » et des nids de type composé c'est-à-dire « sphéro-conique ». Selon l'indice de hauteur la forme est basse, de moyenne hauteur ou haute. Nous avons numéroté les formes dans un ordre logique allant de « hémisphérique » à « conique ».

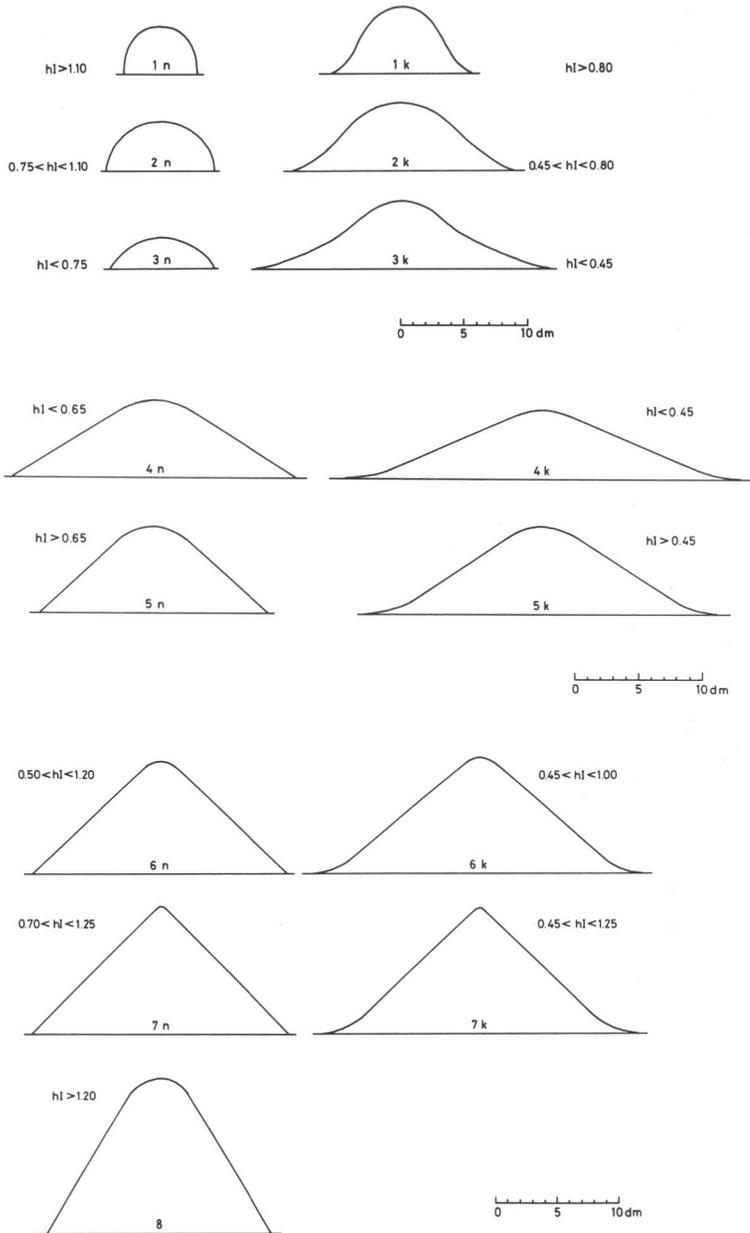


Fig. 9 — Représentation graphique à échelle du système de 15 formes de nid dans lequel toutes les formes de nid observées chez *Formica polyctena* sont classifiées (voir texte). Les sections sont construites en tenant compte de la grandeur moyenne et de l'indice de hauteur moyen de tous les nids ressortissants à chaque forme. Les limites de l'indice de hauteur (hI) de chaque forme sont indiquées. (1 à 8 : les 8 types de forme ; n : forme normale ; k : forme en cloche).

1. Forme hémisphérique haute : le nid a la forme d'un hémisphère élevé.
2. Forme hémisphérique : le nid a la forme d'un hémisphère normal.
3. Forme hémisphérique basse : le nid a la forme d'un segment sphérique ou il est hémisphéroïdal.
4. Forme sphéro-conique basse : le sommet du nid a l'aspect d'un segment sphérique, mais ses pentes sont raides comme celles d'un cône bas.
5. Forme sphéro-conique : le sommet du nid est hémisphérique mais ses pentes continuent en ligne raide comme celles d'un cône.
6. Forme conique tronquée : le nid a la forme d'un cône à sommet arrondi.
7. Forme conique pointue : le nid a la forme d'un cône parfait, même le sommet est assez pointu.

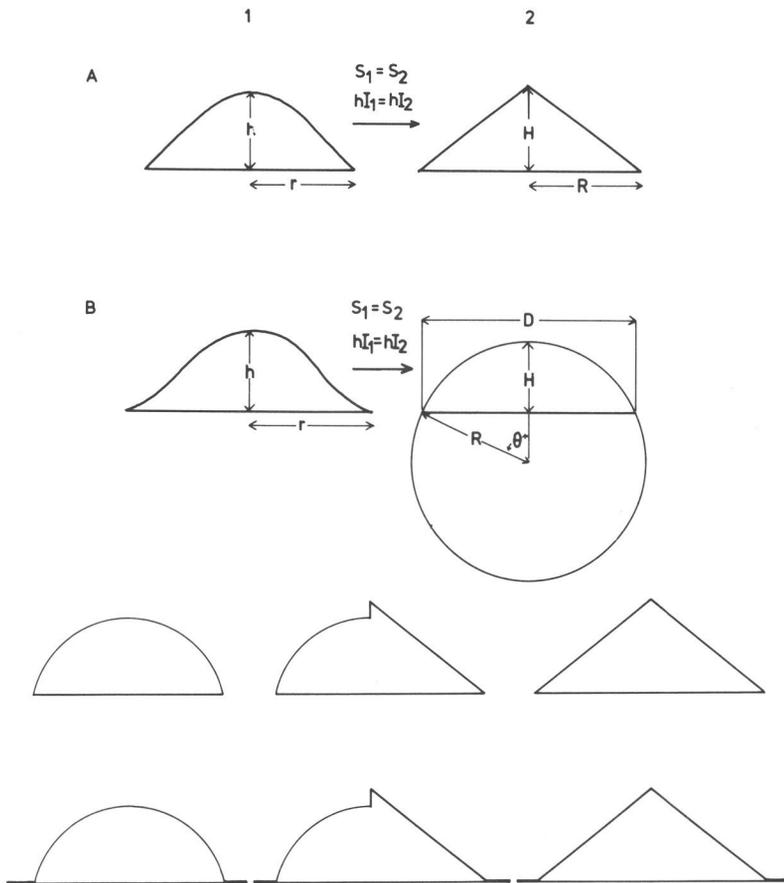


Fig. 10 — Transformation de la section verticale d'un nid en un triangle (A) ou en un segment de cercle (B) ou en une combinaison des deux, de telle manière que la surface (S) de la section et l'indice de hauteur (hI) originaux sont maintenus. La représentation graphique à échelle sur la carte du biotope donne ainsi des informations sur la forme, la grandeur et la hauteur des nids.

8. Forme conique tronquée haute : les pentes du nid sont celles d'un cône élevé, mais le sommet est fortement arrondi. Cette forme est rare (6 fois sur 770 observations de forme) et la forme en cloche n'est pas trouvée. Ces 6 nids se trouvent dans des bois denses d'épicéa avec des arbres de 5 à 10 m de hauteur. L'ensoleillement dans ces bois est pauvre.

Le système élaboré de 15 formes de nids nous permet de classifier les formes observées d'une manière univoque. La figure 9 donne les différentes formes. Dans la représentation on a tenu compte de la grandeur moyenne et de l'indice de hauteur moyen de tous les nids classifiés sous chaque forme.

Cette diversité de formes n'est pas représentable graphiquement comme telle. La section verticale peut néanmoins être transformée en un segment de cercle ou à un triangle ou à une combinaison des deux, de telle manière que la surface de la section et l'indice de hauteur originaux sont maintenus (figure 10). Les figures 11 à 14 donnent les cartes des biotopes pour l'année 1967.



Fig. 11 — Carte des nids de la colonie polycalique de *Formica polyctena* dans le biotope de Godinne en 1967.

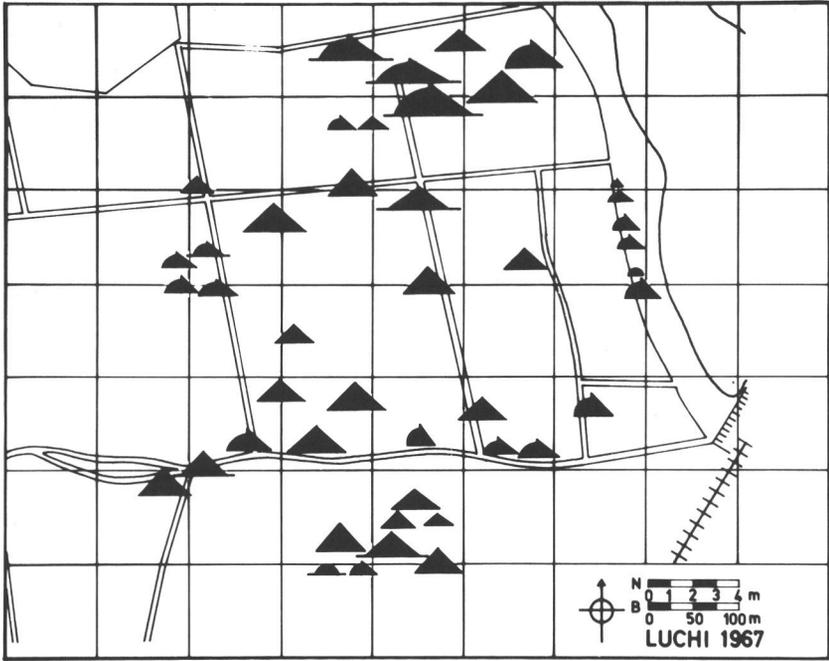


Fig. 12 — Carte des nids de la colonie polycalique de *Formica polyctena* dans le biotope de Luchi en 1967.

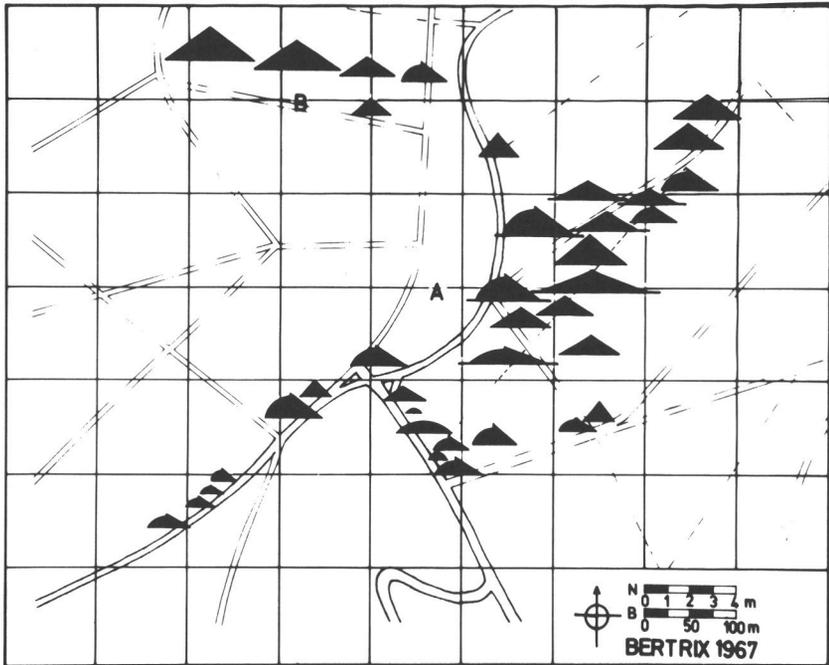


Fig. 13 — Carte des nids de la colonie polycalique de *Formica polyctena* dans le biotope de Bertrix (A et B) en 1967.

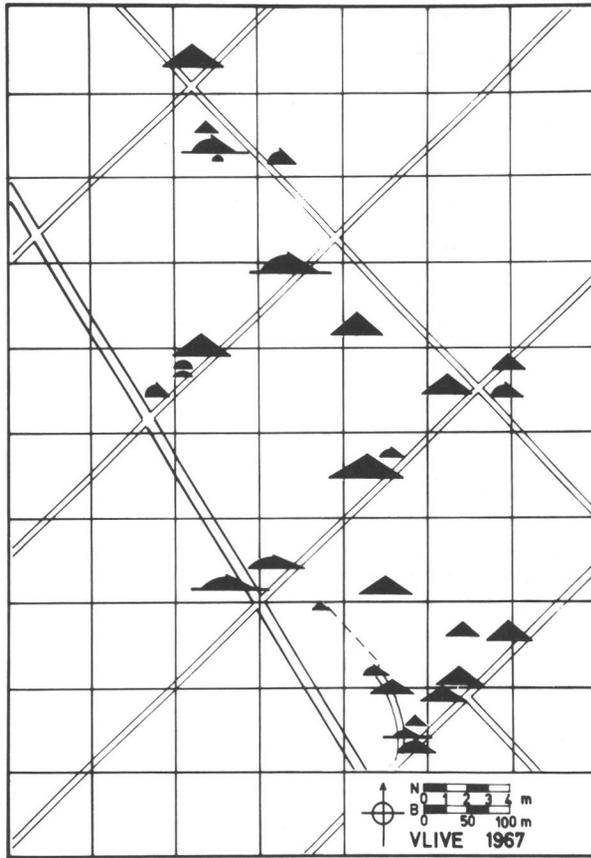


Fig. 14 — Carte des nids de la colonie polycalique de *Formica polyctena* dans le biotope de Vliegevenn en 1967.

L'influence du biotope sur les nids

Nous avons fait les sommes des formes de nids des années 1966 à 1975 pour les quatre biotopes étudiés. Bertrix est divisé en A et B ; B est une petite partie du biotope bien caractéristique avec des sapins de 30 m régulièrement dispersés. Le tableau 11 donne la répartition des fréquences observées sous chaque forme. Les histogrammes de cette répartition (figure 15) nous montrent que Godinne possède surtout des nids de forme hémisphérique et que la forme en cloche est trouvée pour la moitié des nids. A Luchi par contre la plus grande partie des nids sont coniques et la forme en cloche est peu représentée. Bertrix A et Vliegevenn prennent une position intermédiaire, les nids sphéro-coniques dominent et la forme en cloche est peu représentée.

Ainsi le caractère du biotope s'exprime dans la forme des nids. L'analyse des fréquences donne des différences hautement significatives. Comme par la forme les divers biotopes se caractérisent par la grandeur et l'indice de hau-

Tableau 11 — Répartition des fréquences de nids de *Formica polyctena* trouvées pour chaque forme dans les biotopes de Godinne, Luchi, Bertrix A, Vliegevenn et Bertrix B. (T: type; E: élément de forme; n: forme normale; k: forme en cloche).

		GODINNE			LUCI			BERTRIX A			VLIEGEVENN			BERTRIX B		
T	E	n	k		n	k		n	k		n	k		n	k	
		1		11	7	18	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
2		18	18	36	15	2	17	13	7	20	7	0	7	1	2	3
3		12	14	26	0	0	0	9	2	11	1	0	1	0	0	0
4		13	3	16	27	0	27	21	2	23	21	0	21	6	0	6
5		9	5	14	66	15	81	64	13	77	58	9	67	18	0	18
6		4	0	4	88	20	108	34	6	40	48	3	51	21	0	21
7		0	0	0	39	8	47	0	0	0	1	0	1	2	0	2
8		0	0	0	(3)	0	(3)	(3)	0	(3)	0	0	0	0	0	0
		67	47	114	235	46	281	141	30	171	136	12	148	48	2	50

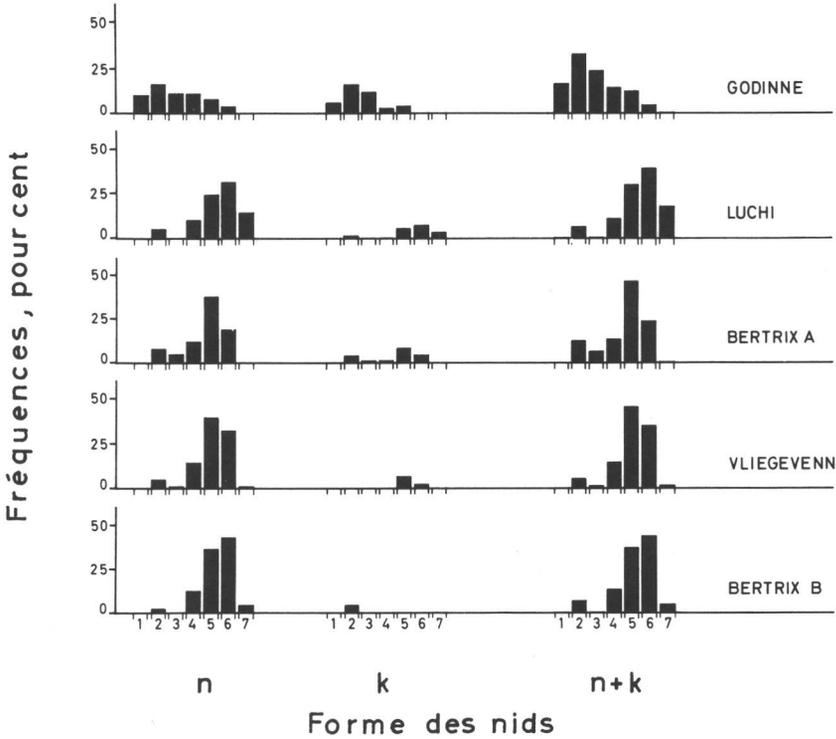


Fig. 15 — Histogrammes de la distribution des fréquences des nids de *Formica polyctena* sous chaque forme du système exposé dans le texte. (1 à 7 : les types de forme; n : forme normale; k : forme en cloche; n + k : la somme des formes normales et des formes en cloche).

teur de leurs nids. La figure 16 montre la corrélation des grandeurs et des indices de hauteur pour la somme de tous les nids dans les biotopes. Les diagrammes détaillés sont dans les figures 17 et 18.

Godinne a en général des petits nids de hauteur variable, Luchi a des nids grands et hauts, Bertrix A et Vliegevenn prennent de nouveau la position intermédiaire. Bertrix B a de très grands nids.

Les volumes moyens des nids épiqués pour les biotopes au cours des années sont les suivants :

	Nombre d'observations	Volume moyen en dm ³
GODINNE	114	522
LUCHI	285	1026
BERTRIX A	175	921
BERTRIX B	50	2224
VLIEGEVENN	150	849

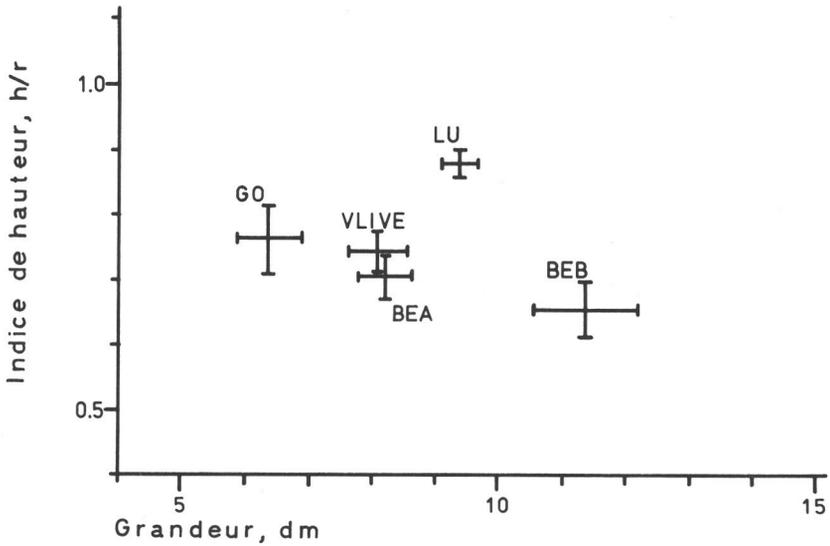


Fig. 16 — Corrélation de la grandeur et de l'indice de hauteur des nids de *Formica polyctena* dans les biotopes de Godinne (GO), Luchi (LU), Bertrix A (BEA), Bertrix B (BEB) et Vliegenn (VLIVE). Les moyennes avec leurs limites de confiance sont indiquées.

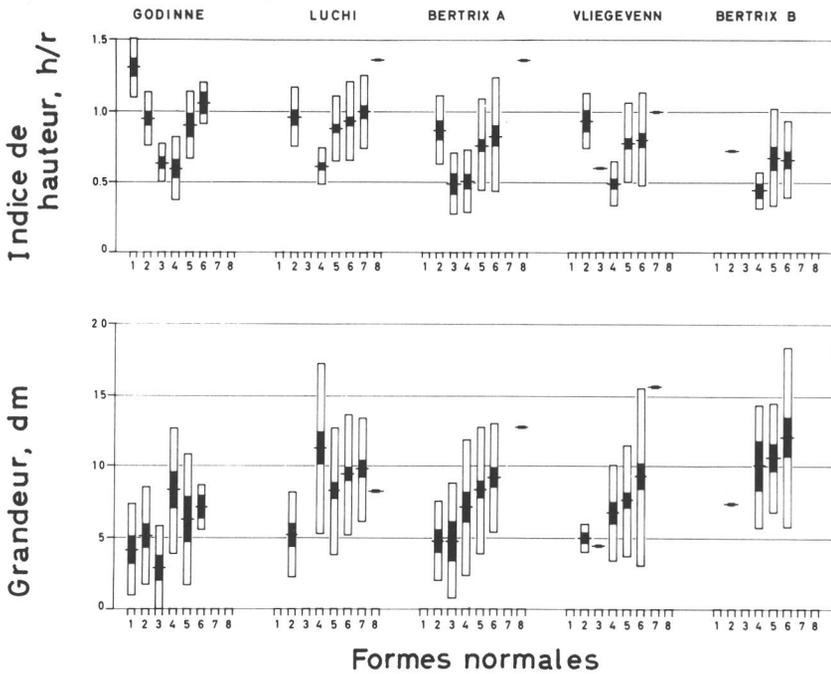
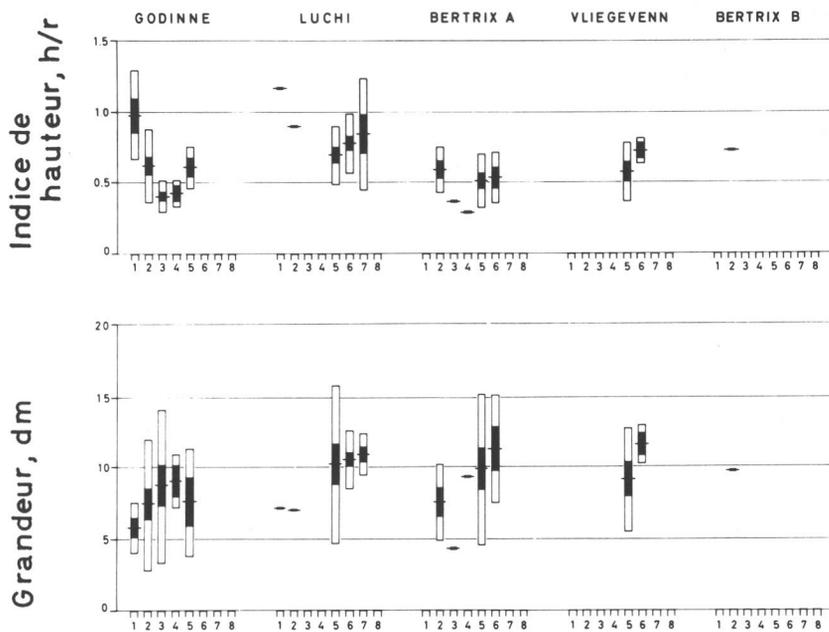


Fig. 17 — Diagramme en barres de la grandeur et de l'indice de hauteur des nids de *Formica polyctena* pour les huit formes normales dans les diverses colonies. Sont indiquées: les moyennes (petites lignes horizontales), l'intervalle de confiance des moyennes (barre noire) et l'intervalle de confiance des observations (barre noire + barres blanches). Quand les fréquences d'observation sont trop peu nombreuses on donne seulement la moyenne.



Formes en cloche

Fig. 18 — Diagramme en barres de la grandeur et de l'indice de hauteur des nids de *Formica polyctena* pour les sept formes en cloche dans les diverses colonies. Sont indiquées: les moyennes (petites lignes horizontales), l'intervalle de confiance des moyennes (barre noire) et l'intervalle de confiance des observations (barre noire + barres blanches). Quand les fréquences d'observation sont trop peu nombreuses on donne seulement la moyenne.

Il est illustratif de noter que le plus grand nid trouvé à Bertrix B a un volume de 6030 dm³ et que dans l'année 1967, à titre d'exemple, le volume total des nids dans les colonies représente 9 m³ à Godinne, 46 m³ à Luchi, 45 m³ à Bertrix A et 27 m³ à Vliegveenn.

Conclusions

La strate arborescente des biotopes de *Formica polyctena* FÖRST. fournit aux fourmis le matériel pour la construction du nid, l'ensoleillement nécessaire pour la régulation de la température et la nourriture présente sous la forme des Aphidides et des phytophages liés à la végétation.

Les différences des biotopes sont exprimées dans divers paramètres écologiques.

A Godinne l'ensoleillement est très variable à cause de la taille du bouleau et du chêne et des implantations de pins, qui après quelques années sont telle-

ment denses que les nids ne survivent que sur les bords. L'échange des nids est par conséquence élevé, l'espérance de vie est courte, les nids restent petits et prennent surtout la forme hémisphérique. Les parties plus stables du biotope donnent des nids âgés, de grande taille et de forme hémisphérique en forme de cloche.

Luchi est un biotope stable de grands sapins épars, l'ensoleillement est uniforme et venant d'en haut ; les nids ont une vie longue, ils sont grands et pour la plus grande partie de forme conique.

Bertrix B est comparable à Luchi.

Bertrix A et Vliegevenn sont des bois de sapins qui montrent des écotones à ensoleillement élevé. Les nids sont en moyenne grands et de forme sphéro-conique. La taille des sapins à Vliegevenn rend le biotope instable et par suite la longévité diminue.

L'étude de la longévité, de la forme, de la grandeur et la hauteur des nids permet de constater une corrélation univoque entre ces données mesurables et le biotope. La connaissance de cette corrélation est indispensable pour l'utilisation des fourmis dans la défense des forêts.

Bibliographie

- BRIAN, M. V. (Ed.), 1978. Production ecology of ants and termites. Cambridge University Press, London. 410 p.
- CAMPBELL, D.J. and CLARKE, D.J., 1971. Nearest neighbour tests of significance for non-randomness in the spatial distribution of singing crickets (*Teleogryllus commodus* Walker). *Anim. Behav.* 19 : 750-756.
- FRANCOEUR, A. and PEPIN, D., 1978. Productivité de la fourmi *Formica dakotensis* dans la peissière tourbeuse. 2. Variations annuelles de la densité des colonies, de l'occupation des nids et de la répartition spatiale. *Ins. Soc.* 25 : 13-20.
- MORISITA, M., 1954. Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci. Kyushu U. Series E (Biol.)* 1 : 187-197.
- PETRUSEWICZ, K. and MACFADYEN, A., 1970. Productivity of terrestrial animals. Principles and methods. I.B.P. Handbook 13, Blackwell, Oxford.
- PIELOU, E.C., 1977. Mathematical ecology. Wiley, London.
- RAIGNIER, A., 1948. L'économie thermique d'une colonie polycalique de la fourmi des bois (*Formica rufa polycytena* Först.). *La Cellule* 51 : 281-368.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1971. Ecological methods. Chapman and Hall, London. 391 p.
- THOMPSON, H.R., 1956. Distribution of distance to n-th neighbor in a population of randomly distributed individuals. *Ecology* 37 : 391-394.