

UNIVERSITÉ PAUL SABATIER
TOULOUSE III
LABORATOIRE ÉVOLUTION ET DIVERSITÉ BIOLOGIQUE
Équipe Biologie des Interactions

Diversité de la myrmécofaune des Causses aveyronnais – Comparaison de différentes méthodes d'échantillonnage

Sarah GROC

Mémoire de DESUPS
(Diplôme d'Études Supérieures de l'Université Paul Sabatier)
Année 2005-2006

Sous la co-direction du Pr. Alain Dejean et du Dr. Jérôme Orivel

Présenté et soutenu publiquement le 11 Mai 2006, salle P4, bâtiment 4TP4,
devant un jury composé de :

M. DEJEAN Alain, Professeur, Université Paul Sabatier	Président du jury
M. SUZZONI Jean-Pierre, Professeur, Université Paul Sabatier	Examineur
M. CÉRÉGHINO Régis, Professeur, Université Paul Sabatier	Examineur
M. LENOIR Alain, Professeur, Université François Rabelais	Examineur
M. ORIVEL Jérôme, Chargé de Recherche – CNRS, UPS	Examineur

SOMMAIRE

INTRODUCTION	2
MATÉRIEL ET MÉTHODES	5
Sites d'étude	5
Méthodes d'échantillonnage	5
Analyses statistiques	8
RÉSULTATS	11
1) Comparaison de l'efficacité des quatre méthodes d'échantillonnage utilisées	11
Efficacité de l'échantillonnage de la myrmécofaune des trois milieux étudiés	11
Comparaison de l'efficacité des quatre méthodes d'échantillonnage utilisées	13
Relation entre la taille des individus récoltés et le nombre d'espèces obtenues pour chaque méthode	15
Recherche de la combinaison optimale de méthodes d'échantillonnage en fonction du milieu	17
2) Comparaison des trois milieux échantillonnés : les communautés de fourmis de chaque milieu sont elles différentes ?	19
Comparaison de la diversité des espèces de fourmis entre le causse, la chênaie et la pinède ...	20
Comparaison des communautés de fourmis du causse, de la chênaie et de la pinède	20
DISCUSSION	27
Comparaison de l'efficacité des quatre méthodes d'échantillonnage utilisées	27
Comparaison des trois milieux échantillonnés : les communautés de fourmis de chaque milieu sont elles différentes ?	29
Conclusion et perspectives	31
REMERCIEMENTS	32
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	33

INTRODUCTION

A l'heure actuelle, la conservation et la gestion de la biodiversité sont des préoccupations mondiales. Cependant, afin d'appréhender au mieux ces enjeux, il est avant tout indispensable de mettre en place et de posséder des mesures fiables, reproductibles et peu onéreuses sur différents organismes cibles. Parmi les organismes susceptibles de fournir de telles informations, les fourmis constituent de très bons candidats en raison à la fois de leur abondance et de leur rôle prépondérant dans la grande majorité des écosystèmes (impacts sur l'aération, le drainage et le renouvellement du sol, la dispersion des graines, le recyclage des nutriments, etc.), de leur diversité, et de leur sensibilité aux changements environnementaux ainsi qu'à la fragmentation des habitats (Basset et al., 1998 ; Kim, 1993 ; Kremen et al., 1993 ; Miller, 1993).

En milieu tropical, les fourmis sont des composantes majeures des communautés d'espèces. Du fait des interactions qu'elles entretiennent avec de nombreux organismes (plantes, champignons, animaux en particulier les insectes) comme la prédation, le mutualisme, le parasitisme, etc., elles structurent leur environnement tout en affectant les communautés des autres organismes vivants (Folgarait, 1998 ; Lawton, 1994). De plus, la diversité des habitats depuis le sol jusqu'à la canopée, associée à des conditions microclimatiques et physiques différentes, induisent l'existence de communautés de fourmis distinctes. Ainsi, beaucoup d'espèces de fourmis vivant au sol ne se retrouvent pas dans la canopée des forêts tropicales (Brühl et al., 1998 ; Longino & Nadkarni, 1990 ; Yanoviak & Kaspari, 2000). Il y a en effet une stratification verticale de la faune qui contribue au maintien d'une importante diversité dans ces habitats (Benson & Harada, 1988 ; Brühl et al., 1998). D'autres caractéristiques permettent de distinguer les communautés des fourmis du sol de celles de la canopée. Ainsi, la diversité spécifique est plus importante au sol que dans la canopée, où se trouvent des espèces dites dominantes dont les territoires sont distribués en mosaïque (Adams, 1994 ; Blackburn et al., 1990 ; Dejean & Corbara, 2003 ; Majer, 1976 ; Tobin, 1997). Ces espèces dominantes s'excluent mutuellement, mais tolèrent sur leur territoire tout un cortège d'espèces dites non dominantes. A l'inverse, les communautés de fourmis terrioles se composent de quelques fourmis numériquement dominantes non territoriales et d'un grand nombre d'espèces rares, les aires de chasse se recoupant d'une espèce à l'autre (Andersen, 2000 ; Ward, 2000).

D'un point de vue méthodologique, du fait de l'importante richesse spécifique des fourmis et de leur ubiquité, ainsi que des différences dans les communautés en fonction des microhabitats, il existe de nombreuses techniques pour leur collecte. Sous les tropiques, cela inclut l'échantillonnage à partir de la litière et/ou du sol par l'utilisation d'une variété de types d'extracteurs (Berlèse, Winkler), l'utilisation de pitfall pour collecter les fourmis de la surface du sol, d'appâts pour attirer

différentes variétés de guildes fourrageuses, la fumigation de la canopée, le battage de la végétation, la récolte manuelle et bien d'autres encore (Andersen, 1983, 1991 ; Brinkman et al., 2001 ; Greenslade, 1973, 1985 ; Lobry de Bruyn, 1993 ; Longino et al., 2002 ; Majer, 1978 ; Majer et al., 1984). L'utilité de ces techniques variées dépend entièrement des questions auxquelles on cherche à répondre. De plus, le type de méthode utilisé influe considérablement sur la nature des résultats et chacune apporte des informations bioécologiques différentes sur les espèces (Casevitz-Weulersse, 1990). Combiner différents types de méthodes d'échantillonnage donne donc l'information la plus complète sur la richesse des espèces de fourmis terrioles et leurs densités (Andersen, 1997 ; Bestelmeyer et al., 2000 ; Delabie et al., 2000b ; Fisher et al., 2000). L'information recherchée permet de déterminer quelle combinaison de techniques est la plus rentable : par exemple, en milieu tropical, l'utilisation des appâts et des pitfall pour les microhabitats ouverts, de la méthode Winkler pour les fourmis vivant dans la litière et la récolte manuelle (ou échantillonnage direct) constituent une combinaison de techniques idéale pour une estimation de la biodiversité (Bestelmeyer et al., 2000). Cette combinaison de méthodes devrait garantir, d'une part, la comparabilité des échantillons et d'autre part, une représentation complète de la myrmécofaune. Dans une étude massive menée dans une région de forêt atlantique au Brésil dont le but était de comparer l'efficacité en capture d'espèces de 17 méthodes d'échantillonnage de fourmis différentes, Delabie et al. (2000a) ont montré que la combinaison du pitfall et de l'échantillonnage de la litière foliaire par l'extracteur Winkler capturait 50 % de la richesse spécifique totale trouvée.

Si la majorité des travaux existants sur la diversité des communautés de fourmis concernent les milieux tropicaux, les communautés de milieux tempérés n'ont été que peu étudiées jusqu'à présent. La méthodologie appliquée en milieu tropical est-elle aussi valable pour les milieux tempérés dans lesquels de telles combinaisons ont rarement été appliquées, surtout celle combinant la méthode Winkler, les pitfall, les appâts et la récolte manuelle ? Après s'être intéressés aux biais des extracteurs de litière et des pièges de type pitfall lors de l'échantillonnage de la myrmécofaune du Sud du Plateau Cumberland (Nord des États-Unis), Martelli et al. (2004) recommandent l'utilisation de ces deux méthodes pour les études des myrmécofaunes des forêts tempérées.

La plupart des travaux sur la composition des espèces se focalisent sur le rôle que joue la compétition interspécifique dans l'arrangement des espèces à travers le paysage. Par exemple, dans beaucoup de communautés d'espèces de fourmis de milieu tempéré, une hiérarchie régulière, composée uniquement de dominants et de subordonnés, est apparente (Andersen, 1992 ; Savolainen, 1990 ; Savolainen & Vepsäläinen, 1988). La (les) espèce(s) dominante(s) forme(nt) souvent de larges colonies, sont agressivement territoriales et recrutent activement en nombre vers la nourriture contrairement aux espèces subordonnées, qui forment souvent des colonies plus

petites, sont de faibles recruteurs, et se trouvent à la périphérie des territoires contrôlés par les dominants. La diversité et la densité de fourmis sont souvent basses autour de cette (ces) espèce(s) dominante(s). Cette caractéristique est exceptionnellement prononcée dans les habitats boréaux et nord tempérés, dans les déserts arides et les massifs arbustifs d'Australie, ainsi que dans les communautés simples (Hölldobler & Wilson, 1990).

L'objectif de la première partie sera de comparer l'efficacité de quatre méthodes d'échantillonnage (Winkler, pitfall, appâts et récolte manuelle) utilisées dans trois milieux tempérés (la chênaie, la pinède et le causse au sens strict) et de déterminer la combinaison de méthodes idéale pour l'échantillonnage de ces types de milieux. Cette partie se décomposera en quatre sous-parties : (1) l'efficacité de l'échantillonnage de la myrmécofaune des trois milieux étudiés, (2) comparaison de l'efficacité de chaque méthode d'échantillonnage en fonction du milieu, (3) la relation entre la taille des individus récoltés dans les échantillons et le nombre d'espèces obtenues pour chaque méthode, et (4) la recherche de la combinaison optimale de ces méthodes pour maximiser l'estimation de la diversité des fourmis terricoles du causse aveyronnais. La deuxième partie consistera à étudier et à comparer les communautés de fourmis de ces trois milieux à travers l'étude de la biodiversité de chacun d'eux.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sites d'étude

Les Grands Causses, situés dans le Sud-Ouest de la France au Sud du Massif Central, sont de vastes plateaux calcaires secs et arides datant du Jurassique entaillés par de profonds canyons (système karstique). Leur altitude varie entre 600 et 1000m (altitude moyenne de 800m). La géologie du causse *sensu stricto* est typique de la région : dolomies et calcaires dolomitiques. Ces plateaux sont peu peuplés, désertiques et de climat rude (hivers rigoureux soumis à des basses voire très basses températures et étés très secs avec une forte amplitude thermique, les températures pouvant être très élevées en journée). Ainsi, la végétation qui se développe sur le causse est adaptée à la sécheresse. Les Grands Causses offrent de vastes peuplements de pins sylvestres, notamment dans leur zone orientale et septentrionale, mais se composent aussi de pelouses à caractère steppique. Dans les versants, la dominance du pin sylvestre est moins nette : les chênes pubescents colonisent spontanément les versants les mieux exposés.

Les échantillonnages de fourmis ont été effectués aux alentours de la commune de Saint-Léons du Lézou, dans les Causses aveyronnais situés au Sud du Massif Central, dans le Sud-Ouest de la France. Trois types de milieux typiques de cette zone tempérée ont été échantillonnés : une chênaie (44°13'N, 02°58'E), une pinède (44°11'N, 03°00'E) et un causse au sens strict (44°13'N, 03°01'E), tous situés sur la commune de Saint-Léons. Le sol sur lequel est implantée la pinède échantillonnée est lui aussi composé de calcaire et de dolomies. La chênaie, quant à elle, pousse sur du grès et des marnes subordonnées. La couche de litière au niveau de la chênaie et de la pinède est épaisse mais elle est beaucoup plus limitée dans le causse. Le causse et la chênaie échantillonnés sont séparés par une distance de 2,175km, la chênaie et la pinède de 4,30km et le causse et la pinède de 4,50km (cette distance a été mesurée à partir d'un point central dans chaque parcelle d'étude). L'arbre dominant de la chênaie est *Quercus pubescens*, celui de la pinède est *Pinus sylvestris* et la pelouse typique des causses regroupe quelques espèces d'arbustes et de plantes herbacées tels que l'amélanchier, le buis, le genévrier commun et le brome érigé.

La période d'échantillonnage s'est étalée sur une semaine en Mai 2005.

Méthodes d'échantillonnage

Quatre méthodes d'échantillonnage ont été appliquées à ces milieux : la méthode Winkler (récolte par extraction des individus à partir de la litière foliaire), le piège de type pitfall, les appâts et la récolte manuelle, comme dans la description d'Agosti & Alonso (2000) et de Bestelmeyer et al. (2000).

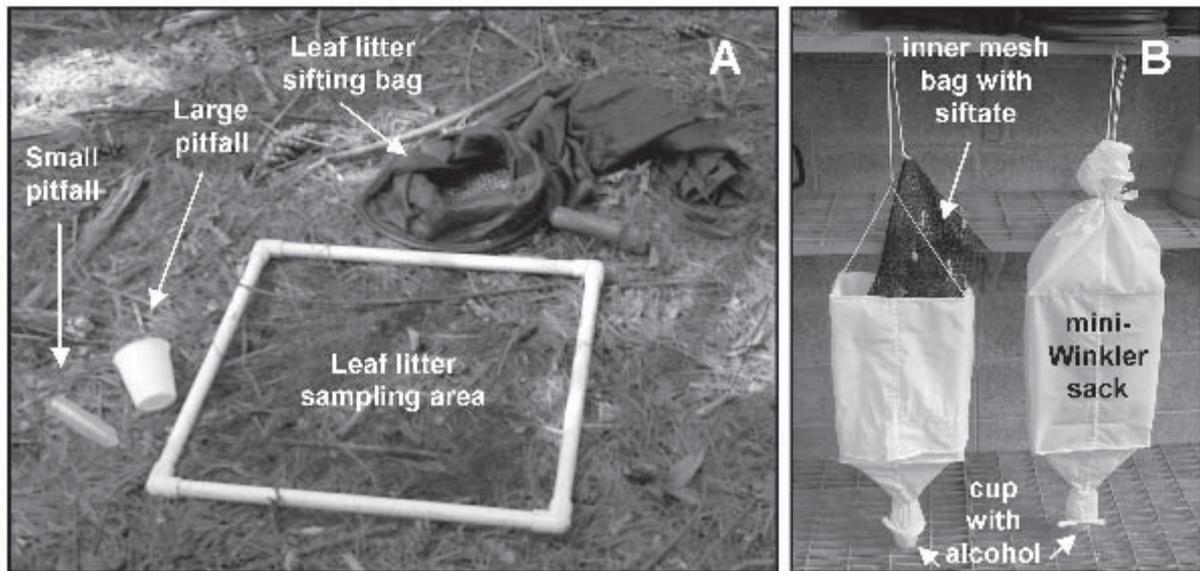


Figure 1 :Équipement utilisé pour l'échantillonnage des fourmis du sol et vivant dans la litière : A pièges pitfall et l'équipement pour prélever la litière ; B l'appareillage Winkler pour extraire les fourmis de la litière (d'après Bestelmeyer et al., 2000).

L'aire totale d'échantillonnage de chaque milieu atteignait environ 1,88hectare. Cette aire était divisée en 6 transects de 125m de long et de 25m de large. Chaque transect était ensuite divisé en cinq parcelles carrées de 25m de côté où chaque méthode d'échantillonnage a été appliquée. Ainsi, pour chaque milieu, nous avons obtenu 30 échantillons de chaque méthode (figure 2).

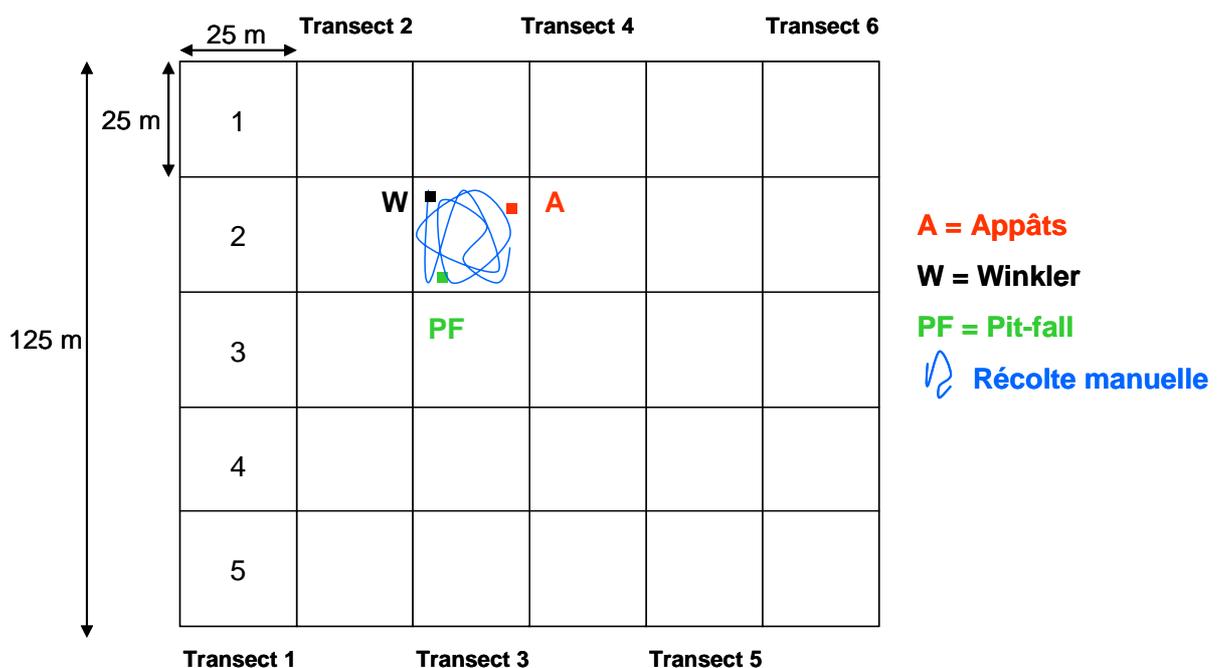


Figure 2 : Protocole expérimental pour chaque milieu échantillonné.

Le protocole standard pour échantillonner la diversité de fourmis récemment proposé, connu sous le nom « the Ants of the Leaf Litter (ALL) Protocol » (Agosti & Alonso, 2000 ; Fisher et al., 2000), suggère un minimum de 20 points d'échantillonnage séparés de 10m d'intervalle pour capturer au moins 70 % de la myrmécofaune d'un site.

Au sein d'une même parcelle, les différents types de pièges ont été placés de telle sorte qu'ils n'interfèrent pas les uns avec les autres et ainsi ne faussent pas les résultats.

Récolte manuelle

Les observateurs marchaient aléatoirement dans chaque parcelle en utilisant une paire de pinces souples et un aspirateur buccal pour collecter les fourmis rencontrées. Nous avons également récolté les fourmis arboricoles, celles trouvées sous les pierres et celles vivant dans le sol ou dans le bois mort au sol.

Appâts

Les appâts utilisés étaient ceux décrits par Brinkman et al. (2001). Des morceaux de sardines à l'huile étaient déposés sur un carré de papier absorbant à même le sol pendant trois heures.

Pitfall

La végétation autour du pitfall n'a pas été dégagée. Des gobelets en plastiques, enterrés entièrement dans le sol jusqu'à la surface, ont fait offices de pièges. Ce sont majoritairement des fourmis fourrageuses mobiles à la surface du sol qui sont ainsi piégées. Le diamètre des pitfall utilisés était de 75mm (diamètre recommandé par Bestelmeyer et al. (2000) pour optimiser l'efficacité du piège). Chaque pitfall était rempli à 5 % d'eau savonneuse, qui, en principe, n'est ni attractive, ni répulsive pour les fourmis. Après 24h d'échantillonnage continu, les pièges ont été enlevés et les fourmis récoltées.

Winkler

Dans chaque parcelle, la litière d'un quadrat de 1m² était passée au tamis et récupérée dans un sac numéroté pour une extraction ultérieure en laboratoire. Dans le laboratoire, chaque échantillon de litière était ensuite placé dans un sac maille suspendu pendant 24 heures dans une enceinte de coton, afin de séparer les fourmis du matériel végétal. Au bout d'une certaine période, les fourmis du sol migrent dans la litière qui s'assèche (comportement en réponse à la perturbation de leur habitat) et sont collectés dans un petit récipient partiellement rempli d'alcool suspendu en bas du sac (Bestelmeyer et al., 2000). La méthode Winkler est hautement recommandée pour la réalisation des inventaires de faunes du sol des habitats forestiers où la litière est abondante (Nadkarni & Longino, 1990 ; Olson, 1991 ; Fisher, 1996, 1999).

Tous les échantillons de fourmis collectés avec toutes les méthodes d'échantillonnage ont été conservés dans de l'alcool 80 %. Les fourmis ont été montées afin de constituer une collection de référence, puis identifiées jusqu'à l'espèce par le systématicien J.H.C. Delabie du Laboratoire de Myrmécologie du centre de recherches sur le cacao, au Brésil (Bahia), alors Professeur Visiteur à l'Université Paul Sabatier.

Analyses statistiques

Comparaison de l'efficacité des quatre méthodes d'échantillonnage utilisées

La richesse spécifique (nombre d'espèces collectées) et l'occurrence des espèces (nombre de fois qu'une espèce donnée a été récoltée dans tous les échantillons d'une même méthode) ont été comparées entre les milieux et les méthodes d'échantillonnage. Afin d'estimer et de comparer l'efficacité des méthodes d'échantillonnage utilisées, les courbes de raréfaction (nombre cumulé d'espèces ou S obs en fonction du nombre d'occurrences de chaque espèce) pour chaque méthode, chaque milieu et pour toutes les méthodes combinées ont été construites. Comme la comparaison des méthodes d'échantillonnage sur la base du nombre d'échantillon a peu de sens (chaque méthode n'ayant pas la même probabilité de capture) et que le nombre d'individus n'est pas une valeur fiable dans le cas d'études sur les fourmis (données facilement faussées si la récolte se fait près d'un nid ou d'une piste), il vaut mieux ne tenir compte que des occurrences des espèces. Les matrices des occurrences (présence-absence) des espèces en fonction du milieu et des méthodes d'échantillonnage ont été traitées avec le programme EstimateS et ont permis la construction de ces courbes. Le programme construit ces courbes avec un intervalle de confiance de 95 % en utilisant les formules analytiques de Colwell et Mao (2004). Sachant que la forme de ces courbes est influencée par l'ordre dans lequel chaque échantillon est ajouté au total (Colwell, 2000 ; Colwell & Coddington, 1994 ; Longino 2000), l'ordre des échantillons a été tiré au hasard 500 fois avec le programme EstimateS pour produire des courbes lisses et régulières (Colwell, 2000, Version 7.1, <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>).

De plus, les différences entre les distributions des tailles des individus récoltés en fonction de la méthode d'échantillonnage ont été testées à l'aide d'un test de χ^2 .

Comparaison des trois milieux échantillonnés : les communautés de fourmis de chaque milieu sont elles différentes ?

De plus, la similarité des milieux échantillonnés a été calculée à l'aide de plusieurs indices de similarité : Jaccard, Sorensen et Sorensen modifié. Les indices de similarité permettent de

quantifier les différences existant entre plusieurs communautés d'espèces. Cependant, certains considèrent uniquement les espèces de chaque milieu ainsi que les espèces communes à ces milieux (Jaccard et Sorensen) alors que d'autres prennent également en compte l'abondance totale des communautés (Sorensen modifié). Ce dernier indice se rapproche donc davantage de la véritable similarité des communautés que les deux autres.

Les données issues des échantillons d'espèces de fourmis ont été traitées par la méthode des réseaux de neurones :

- Exploration des données par la méthode des réseaux de neurones

Dans le but d'étudier la myrmécofaune des milieux échantillonnés en fonction du milieu et de la méthode d'échantillonnage, la méthode des cartes auto-organisatrices de Kohonen ou Self-Organizing maps, SOM, réseaux de neurones non supervisés, (Kohonen, 1982) a été privilégiée. Cette méthode permet d'obtenir une cartographie en 2D de l'ensemble des variables tout en préservant l'information typologique sur les relations qui existent entre elles (Arab et al., 2004). La projection bidimensionnelle de jeux de données importants, dans lesquels les individus sont caractérisés par des variables qualitatives et quantitatives, facilite l'interprétation d'ordination et de classification, en comparaison aux autres méthodes descriptives multidimensionnelles telles que ACP et AFC (Giraudel & Lek, 2001; Leflaive et al., 2005).

- Principe des réseaux de neurones

L'algorithme de Kohonen (SOM) a été utilisé pour classifier les échantillons d'espèces de fourmis grâce à la somtoolbox (version 2) pour Matlab® (<http://www.cis.hut.fi/projects/somtoolbox/>, Vesanto et al., 1999). L'algorithme SOM est une méthode d'ordination par apprentissage qui permet d'obtenir une représentation en deux dimensions à partir d'un jeu de données multidimensionnelles. Les données projetées non linéairement sur une grille rectangulaire constituée d'hexagones, la carte de Kohonen (Giraudel & Lek, 2001) sont soumises à une contrainte de préservation de leur typologie d'entrée.

La carte auto-organisatrice est formée de deux couches : une couche d'entrée et une couche de sortie. La couche d'entrée est constituée par les objets (individus) du jeu de données dont l'ensemble est soumis à un processus d'apprentissage permettant de déterminer le meilleur neurone de la couche de sortie pour chacun des objets, sur la base de la distance Euclidienne entre échantillons. La couche de sortie est ainsi constituée par les D neurones (hexagones) et donne une représentation ordonnée de la distribution des échantillons du jeu de données. A la fin du processus

d'apprentissage, chaque échantillon se retrouve ainsi placé dans un neurone de la carte et les neurones voisins représentent des groupes avec des individus proches.

Afin de déterminer des groupes de neurones sur la carte, l'algorithme de la U-matrix (unified distance matrix algorithm ; Ultsch, 1993 ; Ultsch & Siemon, 1990), qui calcule la similarité des vecteurs poids des neurones, a été utilisé. Cet algorithme permet de calculer les distances entre les neurones voisins de la carte et de créer des limites effectives entre les neurones adjacents les plus distants, et ainsi de matérialiser les frontières entre chaque cluster.

- Utilisation dans le cas des jeux de données issus des échantillons de fourmis récoltés

La couche d'entrée est constituée de 33 noeuds (un par espèce de fourmis) connectés aux 273 échantillons, et la couche supérieure se compose de 80 neurones (matérialisés par des cellules hexagonales) organisés en une grille de 10 lignes et 8 colonnes. Le nombre approximatif de cellules hexagonales de la couche supérieure est défini par l'équation $C = 5\sqrt{n}$, où C est le nombre de cellules et n le nombre d'échantillons. Pratiquement, le nombre de neurones ne doit pas être plus important que le nombre d'échantillons du jeu de données. Pour chacune des espèces, le jeu de données a donc subi un processus d'apprentissage et la taille optimale a été déterminée à partir des valeurs minimales des erreurs de quantification et topographiques. L'erreur de quantification représente la résolution de la carte, c'est-à-dire la distance moyenne entre chaque vecteur et son meilleur neurone dans la couche de sortie. L'erreur topographique représente la proportion de vecteurs pour lesquels les meilleurs neurones d'ordre 1 et 2 ne sont pas adjacents sur la carte.

Les distributions des proportions des milieux ou des méthodes d'échantillonnage, dans chacun des six clusters issus de la méthode de SOM, ont été comparées à l'aide d'un modèle linéaire généralisé (GLIM 1986) avec une erreur binomiale (proportions, statistiques de χ^2) en utilisant les fréquences des échantillons comme vecteur dénominateur. Premièrement, le modèle complet considérant les six clusters différents a été ajusté aux données. Ensuite, des modèles simplifiés (relatifs aux milieux ou aux méthodes d'échantillonnage) regroupant certains clusters ont été comparés au modèle complet (test de χ^2), et les modèles les plus parcimonieux qui n'étaient pas statistiquement différents du modèle complet correspondant ont été retenus.

RÉSULTATS

L'utilisation des quatre méthodes d'échantillonnage a permis la réalisation d'un inventaire partiel de la myrmécofaune terricole vivant dans ces trois milieux et de mieux connaître la distribution des espèces récoltées. Notre étude a recensé 33 espèces de fourmis représentant 13 genres et 3 sous-familles : Dolichoderinae (*Tapinoma*), Formicinae (*Camponotus*, *Formica*, *Lasius* et *Plagiolepis*) et Myrmicinae (*Aphaenogaster*, *Leptothorax*, *Messor*, *Myrmecina*, *Myrmica*, *Solenopsis*, *Stenamma* et *Tetramorium*). Respectivement dans le causse, la chênaie et la pinède, 29, 22 et 17 espèces de fourmis ont été répertoriées.

1) Comparaison de l'efficacité des quatre méthodes d'échantillonnage utilisées

Efficacité de l'échantillonnage de la myrmécofaune des trois milieux étudiés :

Les courbes de raréfaction des figures 3 et 4 nous permettent d'estimer si les milieux ont globalement été échantillonnés de façon convenable ou non. On peut estimer que le causse, la chênaie et la pinède ont été échantillonnés de façon acceptable car la croissance des courbes tend à ralentir, c'est à dire que le nombre d'espèces nouvelles diminue avec l'augmentation du nombre d'échantillons. Idéalement, un effort d'échantillonnage supérieur aurait été nécessaire pour ces trois milieux afin de s'approcher davantage de l'asymptote horizontale (correspondant au nombre total d'espèces estimé pour chaque milieu).

De plus, l'échantillonnage des espèces rares (espèces récoltées qu'une seule ou deux fois) (figure 4) permet d'estimer l'efficacité avec laquelle un milieu a été échantillonné. Pour les trois milieux échantillonnés, la courbe des espèces récoltées qu'une seule ou deux fois se stabilise complètement. Ceci est une preuve supplémentaire de l'échantillonnage correct des trois milieux.

Ainsi, pour un effort d'échantillonnage égal avec des techniques d'échantillonnage identiques, chaque milieu semble globalement avoir été échantillonné avec la même efficacité, ce qui va nous permettre de comparer les différents éléments des communautés de fourmis étudiées.

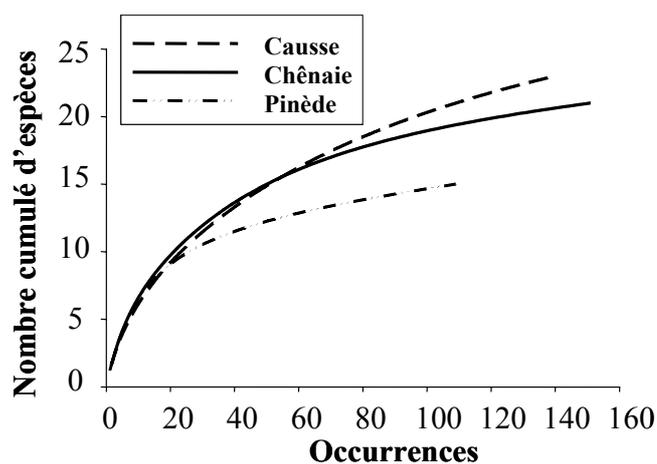


Figure 3 : Courbe de raréfaction représentant le nombre cumulé total d'espèces en fonction du nombre d'occurrences de chaque espèce pour chaque milieu échantillonné (N=90 échantillons pour chaque milieu échantillonné par toutes les méthodes).

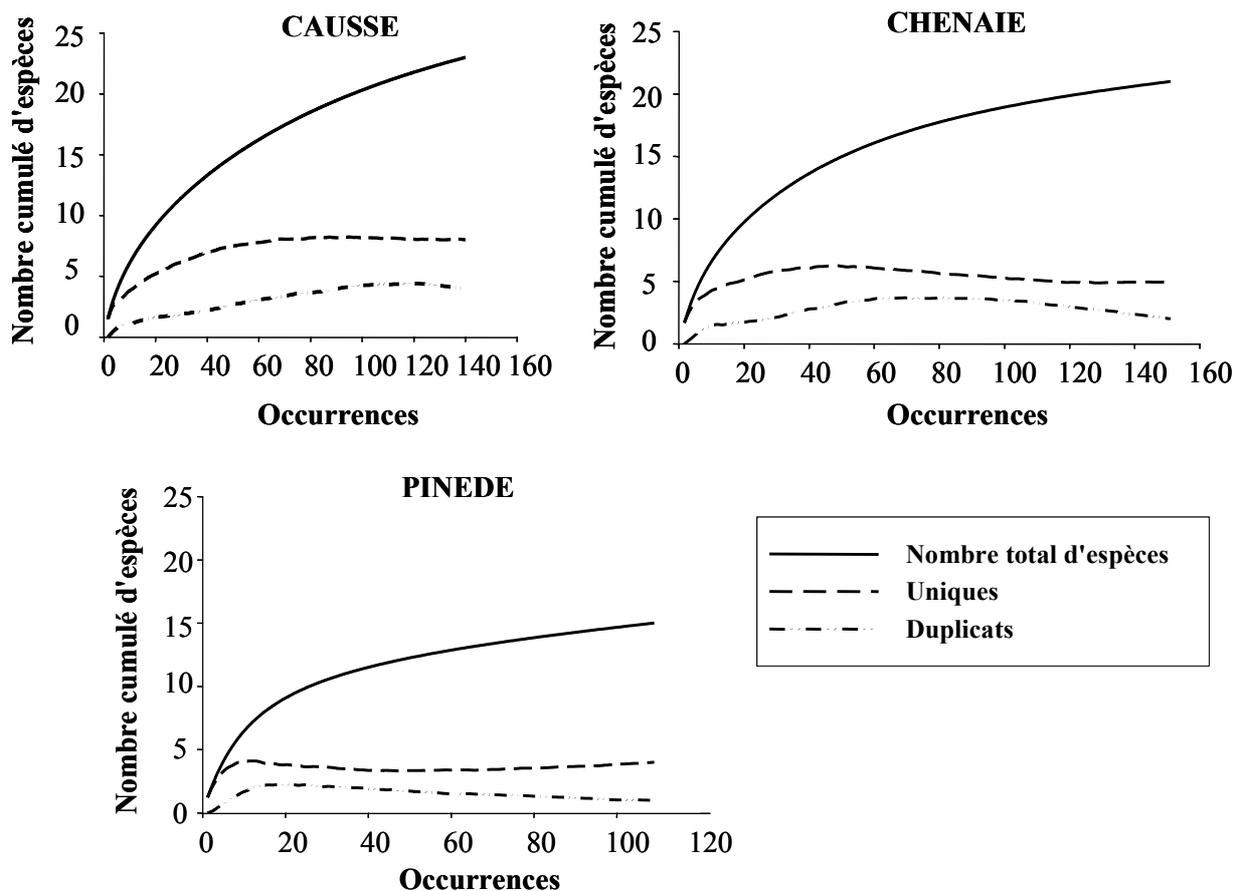


Figure 4 : Courbes de raréfaction représentant le nombre cumulé total d'espèces et le nombre cumulé d'espèces uniques et de duplicats (espèces rares) en fonction du nombre d'occurrences de chaque espèce pour chaque milieu échantillonné (N=90 échantillons pour toutes les méthodes utilisées dans chacun des milieux).

Comparaison de l'efficacité des quatre méthodes d'échantillonnage utilisées :

Tout d'abord, aucune méthode d'échantillonnage n'a permis la récolte de toutes les espèces dans aucun milieu.

Le nombre d'espèces échantillonnées par les quatre méthodes d'échantillonnage employées est répertorié dans le tableau 1. Pour la cause, ce sont la récolte manuelle et la méthode Winkler qui ont permis de récolter le plus d'espèces de fourmis (respectivement 72,4 et 58,6 % du nombre total d'espèces récoltées) ; les pitfall ont néanmoins été relativement efficaces (48 % du nombre total d'espèces). En ce qui concerne la chênaie, ce sont l'extraction par Winkler puis les appâts qui ont permis la capture du plus grand nombre d'espèces (81,8 et 63,6 % du nombre total d'espèces) ; les pitfall et la récolte manuelle ont été beaucoup moins efficaces. Pour la pinède, ce sont la récolte manuelle et les appâts qui ont permis d'échantillonner le plus grand nombre d'espèces (76,5 et 70,6 % du nombre total d'espèces) ; la méthode Winkler a quand-même permis la récolte de 65 % du nombre total d'espèces.

Tableau 1 : Nombre d'espèces échantillonnées par les quatre méthodes d'échantillonnage utilisées dans chaque milieu échantillonné.

* Les méthodes sont rangées de 1 (le plus d'espèces récoltées) à 4 (le moins d'espèces récoltées).

Milieu	Méthode d'échantillonnage	Nombre d'espèces	% nombre total d'espèces	Rang*
Cause	Winkler	17	58.6	2
	Appâts	5	17.2	4
	Pitfall	14	48.3	3
	Récolte manuelle	21	72.4	1
Chênaie	Winkler	18	81.8	1
	Appâts	14	63.6	2
	Pitfall	10	45.5	3
	Récolte manuelle	9	40.9	4
Pinède	Winkler	11	64.7	3
	Appâts	12	70.6	2
	Pitfall	6	35.3	4
	Récolte manuelle	13	76.5	1

En résumé, l'extraction par Winkler a été efficace pour les trois milieux mais surtout les milieux forestiers et plus particulièrement la chênaie. La récolte manuelle, également efficace pour l'échantillonnage des trois milieux, a été plus performante dans le causse et la pinède. Les pitfall ont surtout été efficaces au niveau du causse alors que les appâts l'ont surtout été en milieux forestiers, particulièrement dans la pinède. Il n'y a donc aucune méthode qui puisse être recommandée seule pour un échantillonnage relativement homogène et exhaustif des milieux terrestres tempérés, chacune des méthodes testées ne fournissant qu'une fraction de la communauté, laquelle n'est, en plus, absolument pas comparable d'un milieu à l'autre.

Les courbes de raréfaction pour chaque méthode d'échantillonnage dans chaque milieu (figure 5) permettent de comparer de façon équitable l'efficacité avec laquelle chaque technique a échantillonné un milieu donné. La récolte manuelle n'a pas été prise en compte dans ces courbes car il s'agit d'une technique d'échantillonnage active pour laquelle les résultats obtenus ne sont pas comparables avec ceux issus de méthodes d'échantillonnage passives.

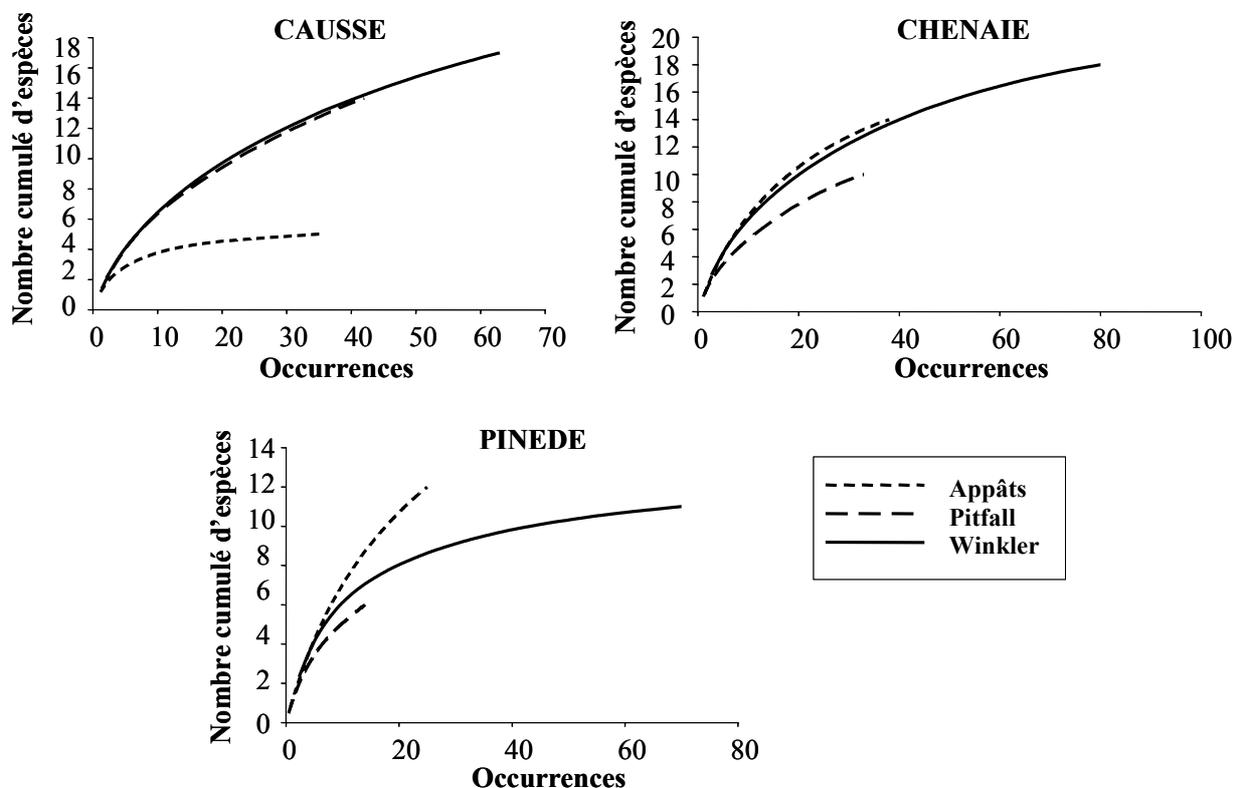


Figure 5 : Courbes de raréfaction représentant le nombre cumulé d'espèces en fonction du nombre d'occurrences de chaque espèce pour chaque milieu échantillonné par chaque méthode d'échantillonnage (N=90 échantillons pour toutes les méthodes utilisées dans chacun des milieux).

Pour le causse et la chênaie, la méthode Winkler a permis la récolte du plus grand nombre d'espèces. Cependant, le fait que les courbes s'arrêtent en phase croissante (pas de plateau) signifie que l'effort d'échantillonnage a été insuffisant pour cette méthode et que d'autres espèces auraient pu être ajoutées. Pour la pinède, la courbe du Winkler tend à se stabiliser, cette méthode a donc permis de bien échantillonner le milieu. La méthode Winkler est celle qui a « le mieux » échantillonné les trois milieux en comparaison aux autres méthodes en termes d'espèces et d'occurrences des espèces. Les courbes du pitfall sont en plein dans la phase ascendante ce qui signifie que tous les milieux ont été sous-échantillonnés de façon importante par cette méthode. Il semble intéressant de préciser que, au niveau du causse, les courbes du pitfall et du Winkler semblent évoluer de façon similaire, ce qui signifie que ces deux techniques échantillonnent de la même façon et avec la même efficacité ce type de milieu. Le causse a très bien été échantillonné par les appâts car la courbe atteint un plateau, ce qui signifie que cette technique a permis la récolte du nombre total estimé d'espèces. En revanche, au niveau de la pinède et de la chênaie, les appâts n'ont pas été très efficaces du fait d'un effort d'échantillonnage insuffisant.

Ainsi, si l'on considère un seul type de méthode d'échantillonnage, les trois milieux ont globalement été sous-échantillonnés car les courbes ne sont pas stabilisées, ce qui indique que des échantillons supplémentaires auraient contribué à l'ajout de nouvelles espèces. Par conséquent, si l'on veut utiliser qu'une seule de ces méthodes pour un de ces types de milieux, l'effort d'échantillonnage devra être particulièrement élevé.

Relation entre la taille des individus récoltés et le nombre d'espèces obtenues pour chaque méthode :

Chaque méthode d'échantillonnage, de nature active ou passive, est soumise à des biais. On peut donc se demander si la taille des individus peut biaiser l'échantillonnage par certaines de ces méthodes.

Les quatre méthodes d'échantillonnage utilisées ont permis la capture d'ouvrières de taille variable (de 2 jusqu'à 8mm de longueur) dont la distribution est représentée par la figure 6.

La distribution globale et les distributions pour chaque méthode d'échantillonnage des fréquences des espèces en fonction de la taille des ouvrières sont significativement différentes ($P < 0.01$) (figures 6 et 7).

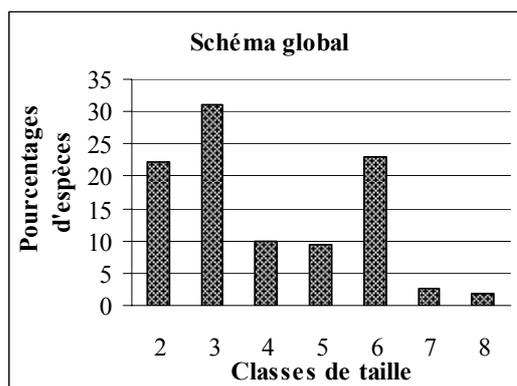


Figure 6 : Représentation des pourcentages d'espèces en fonction de la taille des ouvrières récoltées par toutes les méthodes d'échantillonnage utilisées (Winkler, pitfall, appâts et récolte manuelle) (N=360 échantillons).

* classe de taille 2 : de 2 à 3mm de longueur (3mm non compris); classe de taille 3 : de 3 à 4mm de longueur (4mm non compris); classe de taille 4 : de 4 à 5mm de longueur (5mm non compris); classe de taille 5 : de 5 à 6mm de longueur (6mm non compris); classe de taille 6 : de 6 à 7mm de longueur (7mm non compris); classe de taille 7 : de 7 à 8mm de longueur (8mm non compris); classe de taille 8 : de 8 à 9mm de longueur (9mm non compris).

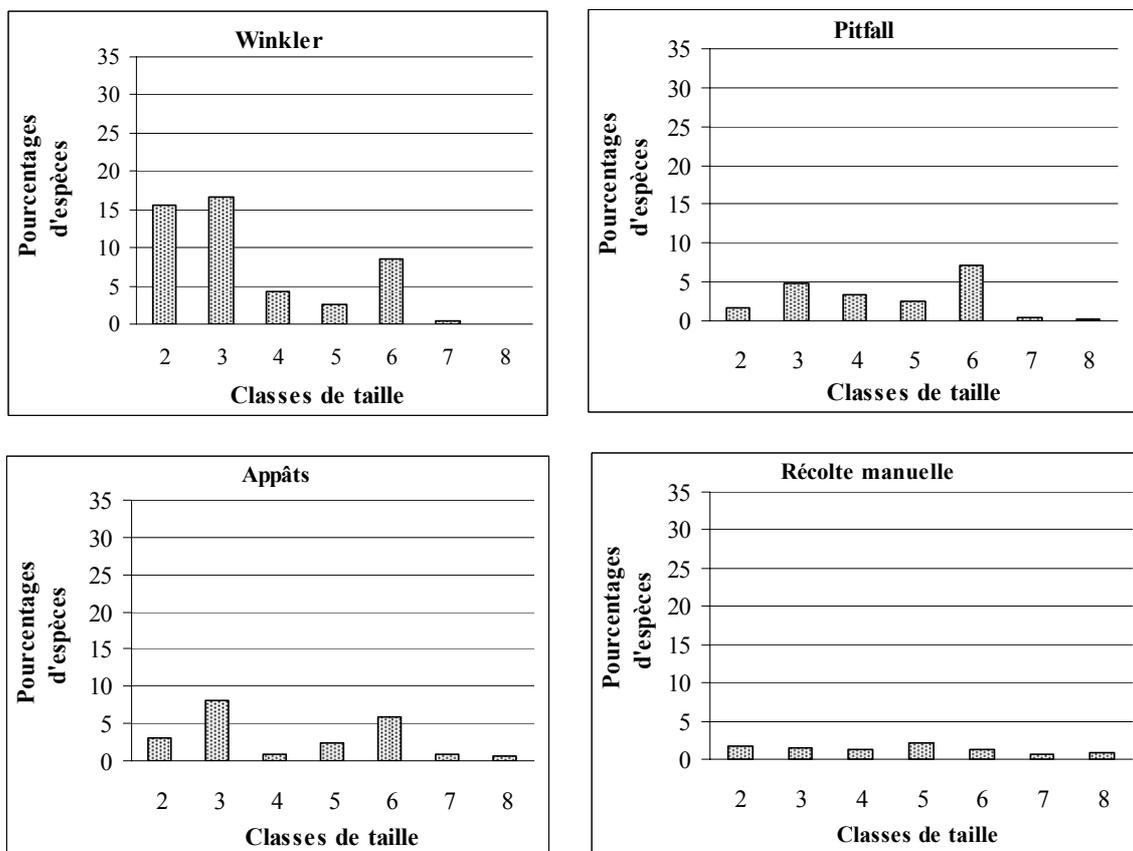


Figure 7 : Représentation des pourcentages d'espèces en fonction de la taille des ouvrières récoltées à l'aide des quatre méthodes d'échantillonnage (N=90 échantillons pour chaque méthode) (test de χ^2 , $P < 0,01$).

Les pitfall ont principalement piégés les fourmis de taille petite à moyenne (3 à 6mm) alors que le Winkler a permis de capturer majoritairement les fourmis de petite taille (figure 7). La méthode Winkler et les pièges de type pitfall ont contribué infiniment peu à la capture d'espèces de grande taille. Les appâts ont surtout permis la capture de petites espèces ainsi que d'espèces moyennes de taille comprise entre 6 et 7mm (figure 7). Quant à la récolte manuelle, elle a permis une récolte complète d'espèces indépendamment de la taille des ouvrières mais en quantité largement inférieure par rapport aux autres méthodes (nombre d'occurrences des espèces récoltées largement plus bas que celui obtenu par les autres méthodes). En terme d'occurrences donc d'efficacité, c'est la méthode Winkler qui a piégé le plus d'espèces de petite taille comparé aux autres méthodes. Ce sont les appâts et la méthode Winkler qui ont permis la meilleure capture des espèces moyennes. Les espèces de grande taille ont été échantillonnées de façon plus efficace par les appâts et la récolte manuelle.

Les distributions des fréquences de la taille du corps suggèrent donc que chaque méthode d'échantillonnage piège préférentiellement une certaine catégorie d'espèce de fourmis d'une taille donnée et que l'hypothétique exhaustivité de l'échantillonnage ne pourrait être atteinte qu'au moyen d'une combinaison de différentes méthodes de collecte.

Recherche de la combinaison optimale de méthodes d'échantillonnage en fonction du milieu :

Il existe un biais des méthodes d'échantillonnage en fonction de la taille des individus récoltés (figure 6 et 7), d'où une complémentarité de ces techniques, et il est donc possible de déterminer la combinaison optimale en fonction du type de fourmis que l'on veut récolter. Cependant, il existe aussi une complémentarité des méthodes d'échantillonnage en fonction du milieu (figure 5) car chaque type de méthode peut être plus ou moins efficace en fonction du type de milieu auquel elle est appliquée.

Le tableau 2, qui rassemble des combinaisons de deux, trois ou quatre méthodes d'échantillonnage, permet d'étudier la complémentarité des méthodes d'échantillonnage utilisées pour les trois milieux échantillonnés.

Tableau 2 : Nombre d'espèces et pourcentage du nombre total d'espèces en fonction de la combinaison de méthodes d'échantillonnage.

Milieu	Combinaison de méthodes d'échantillonnage	Nombre espèces	% nombre total d'espèces
Causse	Winkler - Récolte manuelle	25	86.2
	Pitfall - Récolte manuelle	25	86.2
	Winkler - Pitfall	23	79.3
	Winkler - Pitfall - Récolte manuelle	29	100
Chênaie	Winkler - Appâts	19	86.4
	Winkler - Pitfall	20	90.9
	Pitfall - Appâts	16	72.7
	Winkler - Pitfall - Appâts	21	95.5
	Winkler - Pitfall - Appâts - Récolte manuelle	22	100
Pinède	Winkler - Récolte manuelle	16	94.1
	Appâts - Récolte manuelle	15	88.2
	Winkler - Appâts	14	82.4
	Winkler - Appâts - Récolte manuelle	17	100

Pour le causse, la combinaison de deux méthodes (récolte manuelle et Winkler ou pitfall) a permis la récolte de 86.2 % du nombre total d'espèces. Seule la combinaison de trois méthodes (récolte manuelle, Winkler et pitfall) a permis la récolte de toutes les espèces. Ceci met donc en évidence le fait que les appâts n'ont rien ajouté à l'échantillonnage du causse. Il en est de même pour la pinède, où ce sont les pitfall qui n'ont rien apporté, puisque la combinaison des Winkler, des appâts et de la récolte manuelle suffit pour la capture de toutes les espèces. Pour la chênaie et la pinède, seule la combinaison des quatre méthodes a permis la récolte de toutes les espèces répertoriées dans ce milieu. Ces arguments confirment donc que les quatre méthodes sont complémentaires, chacune apportant une composante de l'information totale.

2) Comparaison des trois milieux échantillonnés : les communautés de fourmis de chaque milieu sont elles différentes ?

Tableau 3 : Liste et nombre d'occurrences des espèces de fourmis récoltées dans les trois milieux échantillonnés (cause, chênaie, pinède) à l'aide des quatre méthodes d'échantillonnage utilisées.

Espèce - Auteur	Occurrences des espèces		
	Cause	Chênaie	Pinède
<i>Aphaenogaster gibbosa</i> (Latreille)	< 5	< 10	0
<i>Aphaenogaster subterranea</i> (Latreille)	0	< 10	0
<i>Camponotus aethiops</i> (Latreille)	< 10	< 10	0
<i>Camponotus ligniperdus</i> (Latreille)	< 10	< 10	< 10
<i>Camponotus piceus</i> (Leach)	< 10	< 10	0
<i>Formica cunicularia</i> Latreille	12	0	0
<i>Formica fusca</i> Linnaeus	< 10	0	< 10
<i>Formica gagates</i> Latreille	< 10	26	< 10
<i>Formica pratensis</i> Retzius	< 10	< 10	0
<i>Formica rufa</i> Linnaeus	< 10	0	< 10
<i>Formica sanguinea</i> Latreille	< 10	0	0
<i>Lasius alienus</i> (Foerster)	< 10	< 10	< 10
<i>Lasius brunneus</i> (Latreille)	0	< 10	< 10
<i>Lasius emarginatus</i> (Olivier)	< 10	0	0
<i>Lasius flavus</i> (Fabricius)	0	0	< 10
<i>Lasius fuliginosus</i> (Latreille)	< 10	13	< 10
<i>Leptothorax luteus</i> Forel	< 10	< 10	16
<i>Leptothorax niger</i> Forel	< 10	0	0
<i>Leptothorax nigriceps</i> Mayr	< 10	< 10	0
<i>Leptothorax racovitzai</i> Bondroit	< 10	31	21
<i>Leptothorax tuberum</i> (Fabricius)	< 10	0	0
<i>Messor structor</i> (Latreille)	< 10	0	0
<i>Myrmecina graminicola</i> (Latreille)	< 10	< 10	12
<i>Myrmica lobicornis</i> Nylander	< 10	0	0
<i>Myrmica ruginodis</i> Nylander	< 10	30	20
<i>Myrmica sabuleti</i> Meinert	17	< 10	< 10
<i>Myrmica schencki</i> Viereck	< 10	< 10	< 10
<i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latreille)	< 10	0	0
<i>Solenopsis banyulensis</i> Bernard	< 10	< 10	0
<i>Stenamma petiolatum</i> Emery	0	< 10	0
<i>Tapinoma erraticum</i> (Latreille)	< 10	< 10	< 10
<i>Tapinoma nigerrimum</i> (Nylander)	23	< 10	11
<i>Tetramorium caespitum</i> (Linnaeus)	47	< 10	< 10

Comparaison de la diversité des espèces de fourmis entre le causse, la chênaie et la pinède :

Le tableau 3 indique que certaines espèces n'ont strictement été trouvées que dans un seul des milieux échantillonnés : *La. flavus*, espèce exclusive à la pinède et *St. petiolatum* exclusive à la chênaie. De plus, un grand nombre d'espèces ont été récoltées uniquement dans le causse : *F. cunicularia*, *F. sanguinea*, *Le. niger*, *Le. tuberculatum*, *Me. structor*, *Myrmi. lobicornis* et *P. pygmaea*.

Bien que beaucoup d'espèces aient été récoltées dans les trois milieux, certaines n'ont été rencontrées que dans deux d'entre eux (tableau 3) : (1) causse et chênaie : *A. gibbosa*, *A. subterranea*, *C. aethiops*, *C. piceus*, *Le. nigriceps* et *So. banyulensis*, (2) causse et pinède : *F. fusca* et *F. rufa*, et (3) chênaie et pinède : *La. brunneus*.

Toutes les espèces qui n'ont pas été citées précédemment ont été rencontrées dans les trois milieux échantillonnés à des fréquences variables. Au niveau du causse, *Te. caespitum*, a été de loin l'espèce la plus fréquente suivie par *Ta. nigerrimum* puis *Myrmi. sabuleti* et *F. cunicularia*. Au niveau de la chênaie, *Le. racovitzai* et *Myrmi. ruginodis* ont été les deux espèces les plus récoltées, suivies de *F. gagates* et de *La. fuliginosus*. Dans la pinède, ce sont *Myrmi. ruginodis* et *Le. racovitzai* qui ont été les plus souvent rencontrées suivies de *Le. luteus*, *Myrme. graminicola* et *Ta. nigerrimum*. Il faut aussi noter que *Le. racovitzai* et *Myrmi. ruginodis* ont été les espèces les plus fréquentes à la fois dans la chênaie et la pinède.

Comparaison des communautés de fourmis du causse, de la chênaie et de la pinède :

Le tableau 4 rassemble les valeurs de trois indices de similarité calculées pour chaque milieu.

Tableau 4 : Valeurs de trois indices de similarité (Jaccard, Sorensen et Sorensen modifié) calculés pour la comparaison deux à deux des milieux échantillonnés.

	Causse-Chênaie	Chênaie-Pinède	Causse-Pinède
Jaccard	0.59	0.56	0.48
Sorensen	0.75	0.72	0.65
Sorensen modifié	0.86	0.87	0.74

D'après les indices de Jaccard, Sorensen et Sorensen modifié, les communautés d'espèces de chaque milieu ne sont ni identiques, ni totalement différentes. Bien qu'elles ne soient pas totalement similaires, elles partagent cependant un assez grand nombre de caractères communs. De

plus, la valeur des indices augmente du premier au troisième indice. Cela est dû au fait que Sorensen modifié tient compte de l'abondance totale des espèces en plus du nombre d'espèces communes aux deux milieux comparés. D'après Sorensen modifié, la similarité entre chaque milieu est supérieure à la valeur des indices de Jaccard et Sorensen.

Les trois indices montrent que les communautés d'espèces du causse et de la pinède sont les moins similaires. En revanche, les communautés d'espèces du causse et de la chênaie ainsi que celles de la chênaie et la pinède sont davantage semblables.

De plus, quatre genres ont particulièrement bien été représentés parmi les fourmis récoltées : les genres *Formica* (6 espèces), *Lasius* (5 espèces), *Leptothorax* (5 espèces) et *Myrmica* (4 espèces). Les proportions calculées de chaque espèce dans chaque milieu sont représentées à l'aide d'une analyse selon trois axes, configurant un triangle équilatéral (Groc et al., 2005) (figure 8).

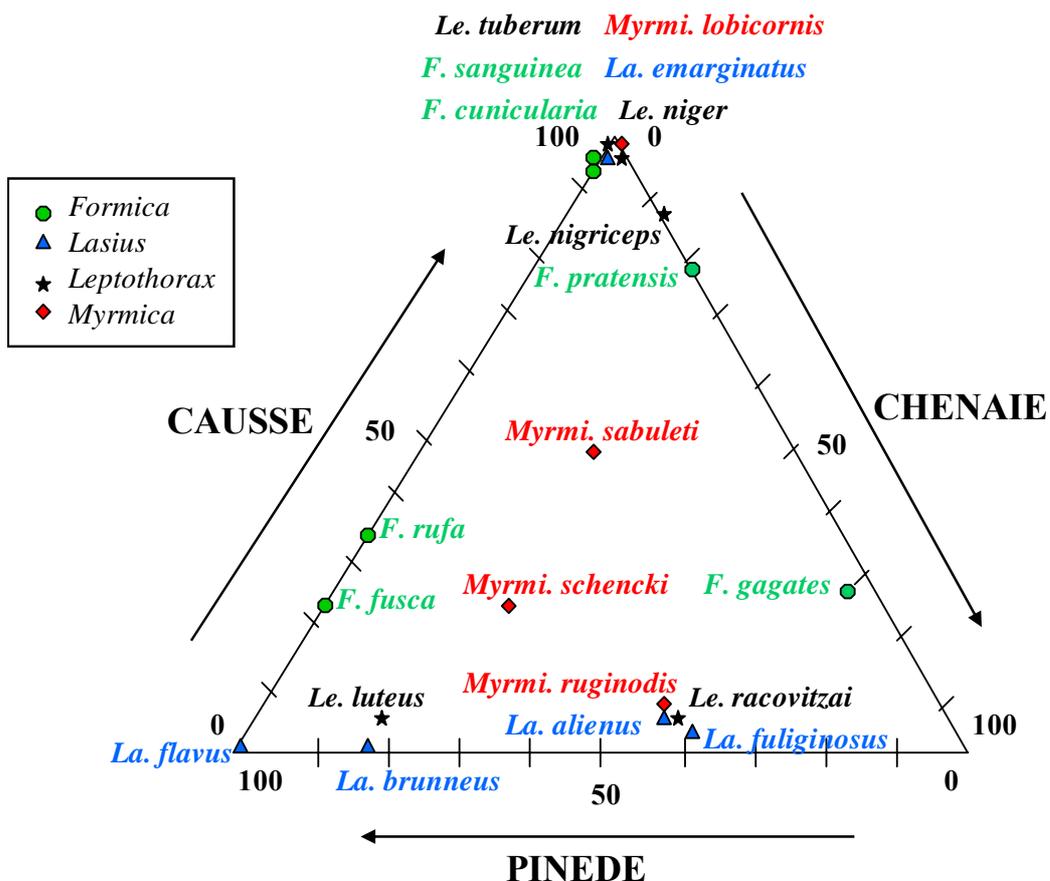


Figure 8 : Représentation de la répartition des espèces de *Formica*, *Lasius*, *Leptothorax* et *Myrmica* en fonction du milieu à l'aide d'un triangle équilatéral.

Cas des *Formica* : *F. sanguinea* et *F. cunicularia* : exclusivement dans le causse ; *F. pratensis* : majoritairement présente dans le causse, assez présente dans la chênaie et absente de la pinède ; *F. gagates* : majoritaire dans la chênaie et plus rare dans le causse et la pinède ; *F. rufa* et *F. fusca* : abondantes dans la pinède, assez présentes dans le causse et absentes de la chênaie.

Cas des *Lasius* : *La. alienus* et *La. fuliginosus* : aussi fréquentes dans la chênaie que la pinède et rares dans le causse ; *La. brunneus* : majoritairement présente dans la pinède ; *La. emarginatus* : uniquement présente dans le causse ; *La. flavus* : exclusive à la pinède.

Cas des *Leptothorax* : *Le. tuberum* et *niger* : exclusives au causse ; *Le. nigriceps* : très abondante au niveau du causse, dans la chênaie à faible fréquence et absente de la pinède ; *Le. luteus* : majoritaire dans la pinède, très peu dans la chênaie et rare dans le causse ; *Le. racovitzai* : davantage présente dans la chênaie que dans la pinède et peu trouvée dans le causse.

Cas des *Myrmica* : *Myrmi. lobicornis* : rencontrée exclusivement dans le causse ; *Myrmi. ruginodis* : très présente dans la chênaie, assez fréquente dans la pinède et rare dans le causse ; *Myrmi. sabuleti* : aussi fréquente dans les trois milieux ; *Myrmi. schencki* : davantage présente dans la pinède que dans le causse et la chênaie.

Contrairement au tableau 3, l'étude par le réseau de neurones permet une analyse qualitative des différences entre les communautés de fourmis de chaque milieu, tout en tenant compte des facteurs « milieu » et « méthode d'échantillonnage » (figure 9).

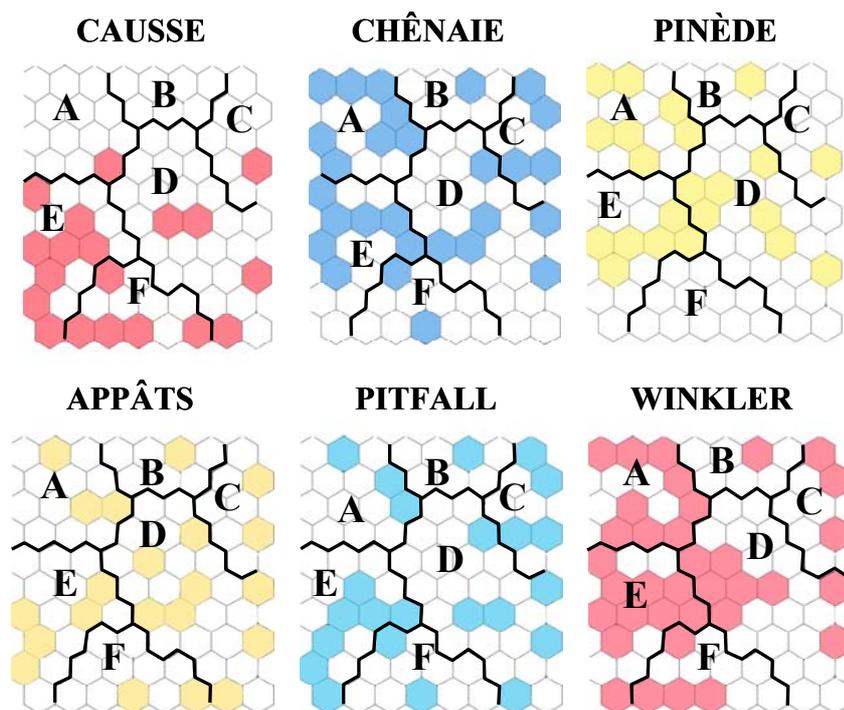


Figure 9 : Cartes des milieux et des méthodes issues des résultats du réseau de neurones.

Les deux modèles complets (6 clusters) ajustés aux données montrent qu'il y a une différence globale entre les clusters dans la répartition des milieux ($\chi^2_{17} = 252.4$, $P < 10^{-5}$) et des méthodes ($\chi^2_{23} = 248.67$, $P < 10^{-5}$). Afin de préciser les différences entre les clusters, ces modèles complets ont été simplifiés de façon à obtenir les modèles les plus parcimonieux correspondant à chaque analyse. Le modèle simplifié obtenu pour les milieux ($\chi^2_{14} = 250.5$, $P < 10^{-5}$) a permis de grouper deux des clusters pour obtenir 5 groupes (figure 10). De même pour les méthodes, l'analyse a permis de grouper les clusters en 3 ensembles ($\chi^2_{11} = 233.2$, $P < 10^{-5}$). Ces modèles simplifiés ne sont pas statistiquement différents du modèle complet correspondant ($\Delta\chi^2 : \chi^2_3 = 1.9$, $P > 0.10$ pour les milieux ; $\Delta\chi^2 : \chi^2_{12} = 15.51$, $P > 0.10$ pour les méthodes). Dans les modèles simplifiés, les clusters avec des lettres différentes sont significativement différents (figure 10).

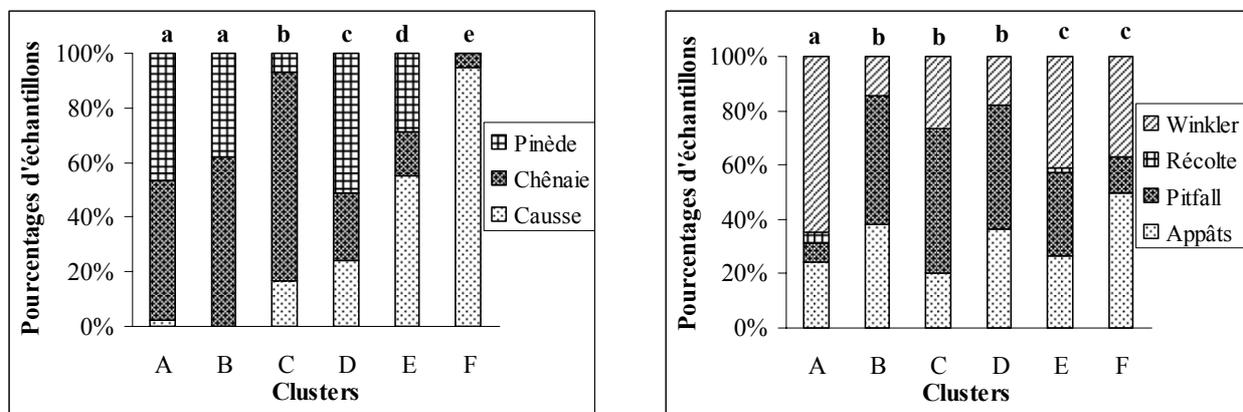


Figure 10 : Histogrammes représentant le pourcentage du nombre d'échantillons en fonction du milieu ou des méthodes pour chaque cluster du réseau de neurones (test de χ^2 , $P < 0,05$).

* les différentes lettres signifient que la distribution des proportions est significativement différente d'un cluster à l'autre ($P < 0.05$).

Du point de vue du milieu (figure 10), les clusters A et B, constitués d'autant d'échantillons de pinède que de chênaie, ne sont pas significativement différents alors que tous les autres clusters le sont. Le cluster C est celui dont la proportion de chênaie est majoritaire, le cluster D est celui dont la proportion de pinède est la plus importante, et les clusters E et F sont essentiellement constitués d'échantillons issus du causse. Il est important de noter que en allant des clusters C à F la proportion de chênaie diminue alors que celle de la pinède augmente.

Du point de vue des méthodes (figure 10), les clusters B, C et D ne sont pas significativement différents, il en est de même pour les clusters E et F. Les clusters B, C et D regroupent essentiellement des échantillons de pitfall alors que les clusters E et F sont majoritairement constitués d'échantillons de Winkler et d'appâts. Le cluster A se différencie des autres par le fait qu'il se compose majoritairement d'échantillons de Winkler.

Les figures 9 et 10 mettent en évidence l'existence d'un « gradient de milieu » qui, de haut en bas de la carte du réseau de neurones, va de la chênaie au causse en passant par la pinède. Les échantillons issus du causse se rassemblent dans le coin droit du bas de la carte alors que les échantillons de la pinède occupent la diagonale centrale de la carte et ceux de la chênaie toute la carte du haut jusqu'au centre. Il est clair que le cluster E représente exclusivement le causse et que le F concerne à la fois le causse et la pinède. Il est plus difficile de distinguer des parties propres à la chênaie et à la pinède, cependant il semble fortement que la chênaie monopolise le cluster C et que la pinède occupe davantage à elle seule le cluster D, les clusters A et B rassemblant à la fois des échantillons de ces deux types de milieux.

Les figures 9 et 10 montrent également la distribution des échantillons de chaque méthode d'échantillonnage au sein des clusters. Les échantillons de pitfall sont principalement rassemblés dans le cluster F qui regroupe à la fois les échantillons de la pinède et du causse. Les échantillons de Winkler se rassemblent principalement dans les clusters A, D et F qui concernent à la fois les trois milieux. Les échantillons d'appâts sont dispersés dans toute la carte. De plus, la figure 10 montre que les clusters A et B, quand on s'intéresse au milieu, ne sont pas significativement différents alors qu'ils le sont quand on s'intéresse aux méthodes d'échantillonnage. Ceci met donc en évidence l'existence d'un « effet méthode d'échantillonnage » dans notre échantillonnage de la myrmécofaune.

Comme il existe un effet « milieu » et « méthode d'échantillonnage », le terme de « communauté d'espèces » est incorrect pour caractériser le (les) ensemble(s) d'espèces de fourmis de chaque milieu ; il est plus juste de parler d'assemblages d'espèces.

D'après la figure 11 (a et b), la majorité des espèces les plus fréquentes de chaque milieu (tableau 3) sont spécifiques à un cluster bien particulier contrairement à d'autres espèces, plus généralistes comme *Myrmi. sabuleti* (clusters A, D, E et F) ou *Myrmi. ruginodis* (clusters A, B et C), qui se trouvent dans plusieurs clusters à la fois. C'est le cas de *F. cunicularia* et *Te. caespitum* pour le causse (cluster F), *F. gagates* pour la chênaie (cluster C) ainsi que de *La. fuliginosus*, *Le. luteus* et *Myrme. graminicola* pour la pinède (cluster D). Ces espèces semblent être des espèces indicatrices de ces milieux. C'est également le cas de *Le. racovitzai*, spécifique au cluster A, indicatrice de milieux forestiers tels que la chênaie et la pinède.

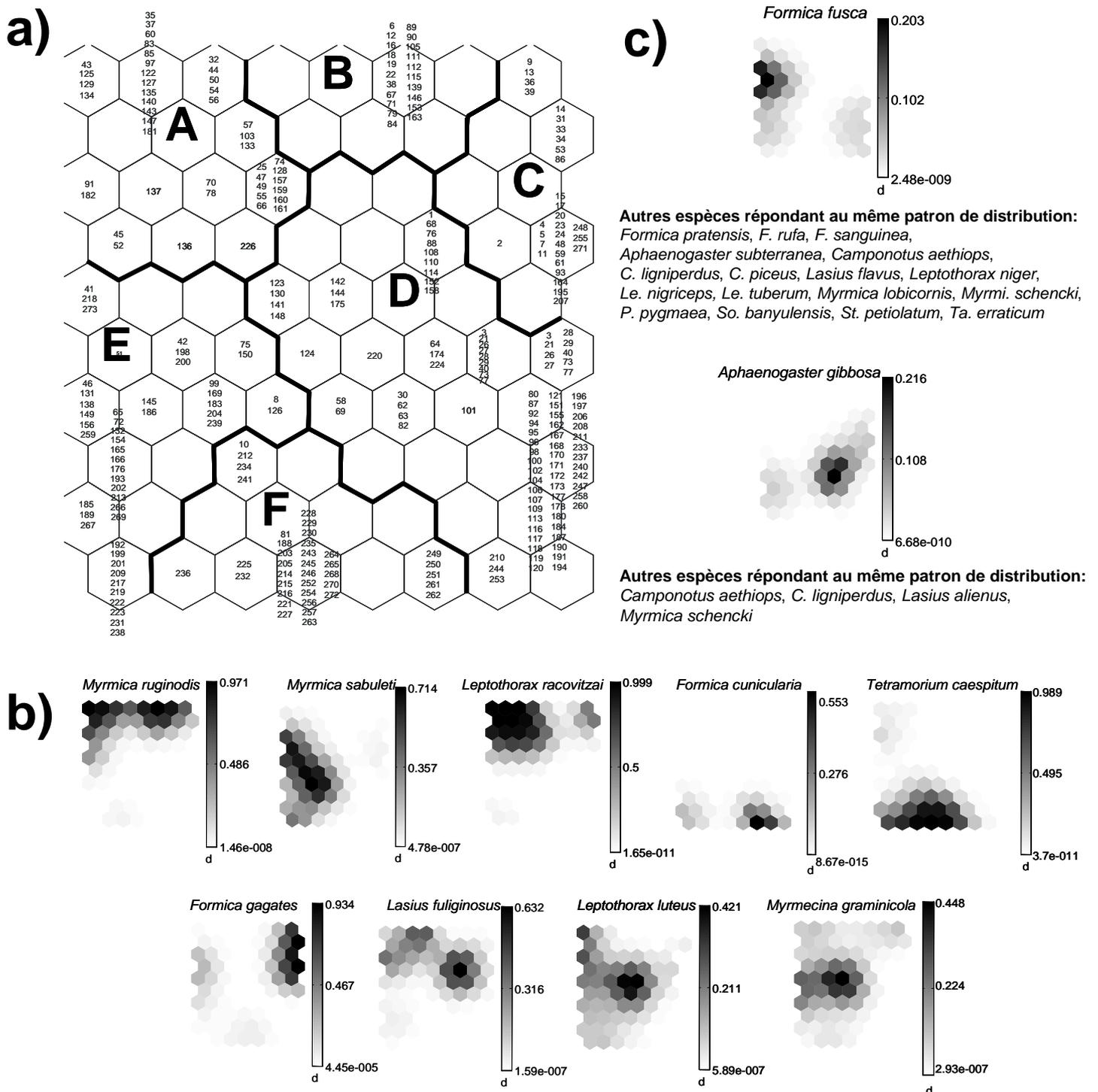


Figure 11 : (a) Distribution de tous les échantillons sur la carte virtuelle issue du SOM selon les assemblages d'espèces de fourmis.

(b) Analyse du gradient de densité des espèces les plus fréquentes de chaque milieu sur la carte du SOM, visualisé à l'aide d'une échelle d'ombre.

(c) Analyse du gradient de densité des espèces répondant à deux patrons de distribution particuliers au niveau de la carte du SOM, visualisé à l'aide d'une échelle d'ombre.

D'autres espèces plus ou moins fréquentes sont associées aux fourmis numériquement dominantes, constituant ainsi des assemblages d'espèces plus ou moins spécifiques à chaque milieu. Parmi les six espèces de *Formica* récoltées, quatre d'entre elles (*F. fusca*, *F. pratensis*, *F. rufa* et *F. sanguinea*) répondent au même patron de distribution : elle se situent surtout autour de la limite entre les clusters A et E. Inversement, la distribution de *F. gagates* et de *F. cunicularia* est totalement différente de celle des *Formica* précédemment citées (Figure 11 b). Cependant d'autres espèces appartenant à d'autres genres répondent au même patron de distribution que les *Formica* (à cheval sur la limite des clusters A et E). D'après les figures 9 et 10, il est difficile de dire si ce patron de distribution est plutôt dû à l'« effet milieu » ou à l'« effet méthode d'échantillonnage ». D'autres espèces, moins nombreuses, répondent à un autre patron de distribution au centre du cluster D : *A. gibbosa*, *C. aethiops*, *C. ligniperdus*, *La. alienus* et *Myrmi. schencki*. En revanche, les figures 9 et 10 indiquent que la distribution de ces espèces est influencée par un « effet milieu ». Ces espèces semblent donc spécifiques à ce type de milieu. Néanmoins, la plupart des espèces répondant à un des deux patrons de distribution observés ou au deux à la fois ont été récoltées à une fréquence peu élevée (Figure 11, a et c).

Comparaison de l'efficacité des quatre méthodes d'échantillonnage utilisées

Malgré leur abondance et la facilité à les collecter dans la plupart des écosystèmes, plusieurs caractéristiques de la biologie des fourmis complique leur échantillonnage. En effet, les fourmis sont distribuées aléatoirement et de façon variable à différentes échelles spatiales. A petite échelle, les individus sont agrégés dans des colonies, et les colonies sont souvent dispersées de façon irrégulière à travers le paysage en raison de la compétition (Crist & Wiens, 1996 ; Wiernasz & Cole, 1995).

Chaque méthode d'échantillonnage a ses particularités, ses avantages et ses inconvénients. En effet, chaque méthode appliquée à un milieu est soumise à des biais dus aux limitations pratiques et aux différences de comportement entre les espèces. Par exemple, il existe une relation entre la taille des individus récoltés et le nombre d'espèces obtenues pour chaque méthode. Ainsi, les extracteurs de litière, comme la méthode Winkler, ont plutôt tendance à récolter des espèces vivant dans la litière et le sol, souvent de petite taille, cryptiques et peu mobiles. Inversement, les pièges de type pitfall favorisent la capture d'espèces mobiles à la surface du sol, souvent de grande taille, et qui prospectent leur milieu efficacement, et les appâts permettent la capture de guildes fourrageuses. De plus, les biais observés entre les méthodes d'échantillonnage sont le reflet du mode de vie des espèces de fourmis récoltées. Les espèces de fourmis avec un niveau d'activité faible et des habitats dans lesquels elles utilisent des ressources spécialisées, sont moins susceptibles d'être capturées par les pitfall (Marsh, 1984 ; Olson, 1991), ce qui expliquerait la pauvreté des espèces de myrmicine dans nos échantillons de pitfall comparés à ceux des Winkler. Olson (1991) a aussi noté que les pitfall tendent à capturer les espèces de grande taille plus efficacement que les extracteurs de litière.

L'efficacité de capture de n'importe quelle espèce par n'importe quelle technique dépend de nombreux facteurs, les plus importants étant la densité de la population, la distribution des nids, la stratégie de fourragement et la taille du corps. Les différences de probabilité de capture entre les espèces peuvent également venir de différences du niveau d'activité (Honék, 1988), de l'évitement du piège ou du comportement d'évasion (Luff, 1975 ; Topping, 1993). Les niveaux d'activité peuvent être affectés par une variété de facteurs (Southwood, 1978), particulièrement ceux affectant directement l'état physiologique ou le comportement de l'animal, comme les intempéries (Whicker & Tracy, 1987 ; Honék, 1988). La structure de l'habitat peut également influencer sur la probabilité de

capture d'une méthode d'échantillonnage à travers soit des effets microclimatiques, soit des caractéristiques physiques de l'habitat.

En milieu tempéré, la méthode du pitfall, comme la récolte manuelle, est bien adaptée pour l'échantillonnage de la myrmécofaune de milieux ouverts tels les causses, les savanes, les prairies, etc. Les pitfall sont plus productifs dans les habitats ouverts car la capture peut être compromise par la complexité de la végétation (Greenslade, 1964 ; Majer, 1997 ; Melbourne, 1999). Les pitfall donnent également la possibilité d'échantillonner plusieurs sites simultanément (Greenslade, 1973 ; Bestelmeyer et al., 2000 ; Parr & Chown, 2001). En revanche, c'est une méthode qui a beaucoup d'inconvénients : l'échantillonnage peut être aisément biaisé par la distribution des nids de fourmis, la différence de probabilité de capture en fonction des espèces, et les effets « digging-in » (Andersen, 1983 ; Greenslade, 1973 ; Luff, 1975 ; Marsh, 1984). Bien que la méthode Winkler soit polyvalente, c'est-à-dire efficace dans les trois milieux tempérés échantillonnés, elle est surtout performante dans les milieux forestiers où la litière abonde car la majorité des espèces de fourmis terricoles et du sol s'y retrouvent. Ainsi, l'extraction par Winkler semble être la méthode la plus efficace pour échantillonner les fourmis terricoles de milieux variés tempérés. Cela corrobore ce qu'ont conclut Delabie et al. (2000b) à savoir que la méthode Winkler devrait être incluse dans tous les protocoles visant à inventorier les fourmis terricoles, qu'elles soient tropicales ou de milieu tempéré. De plus, l'échantillonnage par Winkler est une méthode alternative de collecte pour les fourmis épigées et du sol, et il a été montré que l'utilisation de cette méthode rend l'échantillonnage des fourmis épigées par pitfall redondant dans les milieux où la litière abonde (Fisher, 1999 ; Parr & Chown 2001).

Les trois techniques utilisées (pitfall, Winkler, appâts) diffèrent dans leur efficacité et leur fiabilité pour estimer, à elles seules, la diversité spécifique des trois milieux. De plus, même si l'effort d'échantillonnage est suffisant, aucune des trois méthodes ne conduira à la capture de toutes les espèces récoltées car chaque méthode cible une certaine catégorie de fourmis et biaise ainsi leur capture. Tout ceci met en avant la nécessité d'une combinaison de ces techniques pour un échantillonnage exhaustif de la myrmécofaune tempérée, tout comme en milieu tropical. De plus, la combinaison de méthodes d'échantillonnage appliquée ici est relativement bien adaptée pour l'échantillonnage de la myrmécofaune de milieux tempérés, aussi bien forestiers qu'ouverts.

Comparaison des trois milieux échantillonnés : les communautés de fourmis de chaque milieu sont elles différentes ?

Par son emplacement, l'Europe occidentale offre un mélange faunistique assez complexe, surtout dans les basses montagnes du Midi où se rencontrent des éléments d'origine soit méditerranéenne, soit ibérique, soit boréo-alpine (Bernard, 1968). Soumis aux influences climatiques continentale, méditerranéenne et montagnarde, les Causses sont d'une grande richesse faunistique et floristique, d'où une diversité alpha élevée. Ils offrent également une myrmécofaune variée du fait d'un grand choix de niches écologiques diverses. La myrmécofaune diversifiée des Causses est composée de communautés d'espèces forestières (chênaie, pinède) et de milieu ouvert tels le causse *sensu stricto*.

Les faunes des forêts tempérées froides de l'Hémisphère Nord sont composées presque entièrement de spécialistes de climat froid (incluant *Lasius*, *Leptothorax* et *Stenammas*), d'espèces cryptiques et d'opportunistes, plus particulièrement des espèces de *Formica* (du groupe *fusca*) et de *Myrmica* (Brian, 1964 ; Gallé, 1991 ; Andersen, 1997). C'est pourquoi, dans cette étude, nous nous sommes focalisés sur les quatre genres de fourmis suivants : *Formica* (Formicinae), *Lasius* (Formicinae), *Leptothorax* (Myrmicinae) et *Myrmica* (Myrmicinae), qui sont particulièrement bien représentés dans la myrmécofaune des Causses aveyronnais. Les genres *Formica* et *Leptothorax* sont mal représentés dans la myrmécofaune méditerranéenne et les fourmis du genre *Myrmica* ont surtout colonisé les régions froides et humides de l'Eurasie, ou les régions d'altitude (Bernard, 1968). La myrmécofaune des Causses aveyronnais se compose donc principalement d'espèces caractéristiques de régions froides, ce qui souligne son caractère « nordique ». Ces quatre genres sont très diversifiés avec des espèces adaptées à des conditions de milieux très différentes, et donc avec des niches écologiques variées. Ils ont donc un fort pouvoir de colonisation dans ce type d'environnement tempéré.

Le causse au sens strict est soumis à des conditions climatiques difficiles, en particulier une grande amplitude thermique tout au long de l'année. Les conditions microclimatiques sont donc rudes pour les arthropodes du sol, qui doivent par conséquent être bien adaptés. Les fourmis de ce milieu doivent donc s'adapter en régulant leur activité en fonction de leur zone de tolérance thermique. De plus, le sol est très sec car les causses sont couverts par des pelouses (plantes herbacées majoritaires), il n'y a donc pas de vraie couche de litière pour maintenir l'humidité, et la géologie est de type karstique (sol très poreux qui ne retient pas l'eau qui s'infiltre et rejoint directement les nappes souterraines). Comme le sol est de type calcaire, la myrmécofaune se compose par conséquent d'espèces à tendance calcicole ou tolérant ce type de sol. Le causse abrite

donc une myrmécofaune terricole spécialisée composée entre autre de *F. cunicularia*, *Ta. nigerrimum* et *Te. caespitum*, espèces indicatrices de ce type de milieu. Inversement, la chênaie possède une couche de litière épaisse, d'où un microclimat plus clément pour la myrmécofaune terricole et des conditions de vie beaucoup moins rudes que précédemment. Les températures sont moins élevées en été, l'ensoleillement plus réduit et de nombreuses espèces végétales y vivent. La myrmécofaune est donc moins spécialisée que précédemment et se caractérise par des espèces forestières telles que *F. gagates*, *Le. racovitzai* et *Myrmi ruginodis*. *Formica gagates* apparaît comme une espèce indicatrice de la chênaie. De plus, il a été montré que la reine fondatrice de *F. gagates* a besoin du contact d'une racine de chêne pour créer sa société avec succès et en général, les chênes sont plus communs sur sol calcaire (Bernard, 1968). La pinède est un milieu relativement ouvert avec une couche de litière (épines de conifères) épaisse. Le sol y est particulièrement acide du fait du substrat calcaire et du processus de décomposition de ce type de litière. La myrmécofaune de ce milieu est donc assez spécialisée et composée d'espèces forestières tolérant un sol acide comme *La. fuliginosus*, *Le. luteus* et *M. graminicola*, spécifiques à ce type de milieu.

La myrmécofaune de ces trois milieux se compose de plusieurs associations d'espèces de fourmis plus ou moins spécifiques. Les espèces apparaissant comme exclusives à un type de milieu peuvent être des espèces-clé dans les communautés de fourmis, et avoir ainsi un rôle prépondérant dans la structuration des communautés. C'est le cas de *F. gagates* dans la chênaie, de *F. cunicularia* et *Te. caespitum* dans le causse, et de *Le. luteus* et *Myrme. graminicola* dans la pinède, qui pourraient être au centre de la structuration des communautés de ces types de milieux tempérés. Associées à ces espèces, on trouve des espèces plus généralistes, c'est le cas notamment de *Myrmi. sabuleti* et *Myrmi. ruginodis*. De plus, la myrmécofaune de la pinède est sans doute composée d'un plus grand nombre d'espèces généralistes que celle de la chênaie et celle du causse *sensu stricto*, où beaucoup d'espèces occupent certainement des niches plus spécialisées.

A des niveaux de stress et de perturbation très bas, la compétition devient le facteur primaire régulant la structure des communautés tempérées, et les espèces hautement compétitives prédominent. Par exemple, les environnements chauds et ouverts, comme le causse, représentent des niveaux de stress bas pour les fourmis et favorisent les communautés de fourmis compétitives (Andersen, 2000). Dans les régions tempérées froides, la plupart des compétiteurs interspécifiques dans les communautés de fourmis terricoles sont des espèces dominantes territoriales. A travers les régions paléarctiques, les fourmis comportementalement dominantes sont des formicines qui construisent des monticules comme les espèces de *Formica* (Creighton, 1950 ; Rosengren & Pamilo, 1983 ; Savolainen & Vepsäläinen, 1988). Il semble que la dominance comportementale dans ces climats froids soit en relation avec les propriétés de thermorégulation du nid de ces espèces

de fourmis (Hölldobler & Wilson, 1990). Un grand nombre d'études sur les communautés de fourmis des forêts boréales ont conclu que les fourmis des bois territoriales qui construisent des monticules, comme *F. sanguinea*, ont une force structurante majeure sur les assemblages d'espèces de fourmis (Punttila et al., 1996 ; Savolainen & Vepsäläinen, 1988, 1989 ; Savolainen et al., 1989). Certaines de ces espèces affectent la distribution et la densité des espèces sujettes au parasitisme social et peuvent aussi déplacer ou du moins affecter les habitudes de fourragement des autres espèces de fourmis.

Conclusion et perspectives :

Pour conclure, le protocole expérimental appliqué pour la réalisation d'un inventaire de la myrmécofaune terricole tropicale est aussi applicable en milieu tempéré puisque la combinaison de méthodes d'échantillonnage utilisée ici semble bien adaptée pour l'échantillonnage des fourmis de milieux tempérés qu'ils soient ouverts ou forestiers. Cependant, pour aboutir à un inventaire exhaustif de cette myrmécofaune tempérée, il faudrait augmenter l'effort d'échantillonnage et améliorer le protocole. Par exemple, les pitfall devront échantillonner pendant une plus longue durée ainsi qu'à différentes périodes de la journée (jour et nuit) tout comme les appâts. Cela permettra la capture d'espèces fourrageant la nuit ou uniquement à certaines heures de la journée. De plus, la récolte des fourmis au niveau des appâts devra se faire plusieurs fois après leur pose car plusieurs guildes fourrageuses se succèdent au niveau des sources de nourriture (opportunistes, subordonnées, dominantes).

Dans des travaux futurs sur ces types de milieu, il serait également nécessaire, pour une meilleure connaissance de la myrmécofaune locale et régionale, d'échantillonner plusieurs causses, chênaies et pinèdes. Ceci permettrait d'étudier les diversités bêta et gamma de ces milieux tempérés et de voir si la myrmécofaune locale se compose d'espèces récurrentes ou si, comme en milieu tropical, plus la distance entre les sites échantillonnés augmente, plus le turn-over des espèces est important. Une étude comparative entre le turn-over des espèces tropicales et tempérées pourrait ainsi être réalisée et contribuer à une meilleure connaissance des différences existant entre les structures des communautés d'espèces tempérées et tropicales.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Alain Dejean et Jérôme Orivel qui m'ont permis de réaliser ce DESUPS dans les meilleures conditions, et de mener ainsi un véritable travail de recherche de longue durée.

Merci au Professeur invité Jacques Delabie qui a encadré l'utilisation des méthodes d'échantillonnage sur le terrain, en particulier l'appareillage Winkler, qui a effectué l'identification de toutes les espèces de fourmis récoltées, et qui m'a accompagnée et encadrée lors du traitement et l'interprétation des données recueillies.

Merci à l'équipe de Micropolis et en particulier Frédéric Jaladeau qui nous a guidé sur le site et aidé pour toutes les manipulations de terrain. Merci également à Julien Grangier et Cléa Mariano ainsi qu'aux étudiants de L3 BOPE et de M1 ECOLOGIE qui ont contribué à l'obtention des échantillons et ainsi à la récolte des espèces de fourmis.

Enfin, je souhaite aussi remercier Marc Gibernau pour son aide au traitement des données ainsi que ses précieux conseils en statistiques. Merci également à Régis Céréghino pour m'avoir aidée à la compréhension, l'application de la méthode des réseaux de neurones ainsi que de l'interprétation de ses résultats.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS E.S. 1994 Territory defense by the ant *Azteca trigona*: maintenance of an arboreal ant mosaic. *Oecologia*, 97: 202-208.
- AGOSTI D. & ALONSO L.E. 2000 The ALL protocol: a standard protocol for the collection of ground-dwelling ants. pp.204-206, In AGOSTI D., MAJER J., ALONSO L.E. & SCHULTZ T. (eds.), *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Press, Washington.
- ANDERSEN A.N. 1983 Species diversity and temporal distribution of ants in the semi-arid mallee region of northwestern Victoria. *Australian Journal of Ecology*, 8: 127-37.
- ANDERSEN A.N. 1991 Sampling communities of ground-foraging ants: pitfall catches compared with quadrat counts in an Australian tropical savanna. *Australian Journal of Ecology*, 16: 273-279.
- ANDERSEN A.N. 1992 The rainforest ant fauna of the northern Kimberley region of Western Australia (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Australian Entomological Society*, 31: 187-192.
- ANDERSEN A.N. 1997 Functional groups and patterns of organization in North American ant communities: a comparison with Australia. *Journal of Biogeography*, 24: 433-460.
- ANDERSEN A.N. 2000 Global ecology of rainforest ants: functional groups in relation to environmental stress and disturbance. pp.25-33, In AGOSTI D., MAJER J., ALONSO L.E. & SCHULTZ T. (eds.), *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Press, Washington.
- ARAB A., LEK S., LOUNACI A. & PARK Y.S. 2004 Spatial and temporal patterns of benthic invertebrate communities in an intermittent river (North Africa). *Annales de Limnologie (International Journal of Limnology)*, 40: 317-327.
- BASSET Y., NOVOTNY Y., MILLER S.E. & SPRINGATE N.D. 1998 Assessing the impacts of forest disturbance on tropical invertebrates: some comments. *Journal of Applied Ecology*, 35: 461-466.
- BENSON W.W. & HARADA A.Y. 1988 Local diversity of tropical and temperate ant faunas (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Amazonica*, 18: 275-289.
- BERNARD F. 1968 Les Fourmis (Hyménoptera, Formicidae) d'Europe occidentale et septentrionale. 411p., Masson (eds) Paris.
- BESTELMEYER B.T., AGOSTI D., ALONSO L.E., ROBERTO C., BRANDÃO F., DELABIE J.H.C. & SYLVESTRE R. 2000 Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an

- overview, description and evaluation. pp. 122-144, *In* AGOSTI D., MAJER J., ALONSO L.E. & SCHULTZ T. (eds.), *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Press, Washington.
- BLACKBURN T., HARVEY P. & PAGEL M. 1990 Species number, population density and body size relationships in natural communities. *Journal of Animal Ecology*, 59: 335-345.
- BRIAN M.V. 1964 Ant distribution in a southern English heath. *Journal of Animal Ecology*, 33: 451-461.
- BRINKMAN M.A., GARDNER W.A., IPSEY R.M. & DIFFIE S.K. 2001 Ground-dwelling ant species attracted to four food baits in Georgia. *Journal of Entomological Science*, 36: 461-463.
- BRÜHL C.A., GUNSALAM G. & LIENHART K.E. 1998 Stratification of ants (Hymenoptera: Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 295-297.
- CASEVITZ-WEULERSSE J. 1990 Étude des peuplements de fourmis de la Corse (Hymenoptera, Formicidae). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 27 : 29-59.
- COLWELL R.K. 2000 EstimateS: statistical estimation of species richness & shared species from samples. Version 6.0b1. User's guide & application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- COLWELL R.K. & CODDINGTON J.A. 1994 Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 345:101-18.
- COLWELL R.K., MAO C.X. & CHANG J. 2004 Interpolating, extrapolating, and compared incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85: 2717-2727.
- CREIGHTON W.S. 1950 The Ants of North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College*, 101: 1-585.
- CRIST T.O. & WIENS J.A. 1996 The distribution of ant colonies in a semiarid landscape: implications for community and ecosystem processes. *Oikos*, 76: 301-311.
- DEJEAN A. & CORBARA B. 2003 Review on mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. pp. 341-347, *In* BASSET Y., NOVOTNY V., MILLER S.E. & KITCHING R.L. (eds.), *Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- DELABIE J.H.C., AGOSTI D. & NASCIMENTO I.C. 2000a Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. pp. 1-17, *In* AGOSTI D., MAJER J., ALONSO L.E. & SCHULTZ T. (eds), *Sampling ground-dwelling ants: case studies from the worlds' rain forests*. Curtin University School of Environmental Biology (Bulletin No. 18).

- DELABIE J.H.C., FISHER B.L., MAJER J.D. & WRIGHT I.W. 2000b Sampling effort and choice of methods. pp. 145-154, *In* AGOSTI D., MAJER J., ALONSO L.E. & SCHULTZ T. (eds.), *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Press, Washington.
- FISHER B.L. 1996 Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana: Zoology (n.s.)*, 85: 93-108.
- FISHER B.L. 1999 Improving inventory efficiency: a case study of leaf litter ant diversity in Madagascar. *Ecological Applications*, 9: 714-731.
- FISHER B.L., MALSH A.K.L., GADAGKAR R., DELABIE J.H.C., VASCONSELOS H.L. & MAJER J.D. 2000 Applying the ALL Protocol. pp. 207-214, *In* AGOSTI D., MAJER J., ALONSO L.E. & SCHULTZ T. (eds.), *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Press, Washington.
- FOLGARAIT P.J. 1998 Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, 7: 1221-1244.
- GALLÉ L. 1991 Structure and succession of ant assemblages in a North European sand dune area. *Holarctic Ecology*, 14: 31-37.
- GIRAUDEL J.L. & LEK S. 2001 A comparison of self-organizing map algorithm and some conventional statistical methods for ecological community ordination. *Ecological Modelling*, 146: 329-339.
- GLIM: Generalised Linear Interactive Modelling 3.77 1986 Royal Statistical Society, London.
- GREENSLADE P.J.M. 1964 Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology*, 33: 301-10.
- GREENSLADE P.J.M. 1973 Sampling ants with pitfall traps: digging-in effects. *Insectes Sociaux*, 20: 343-353.
- GREENSLADE P.J.M. 1985 Preliminary observations on ants (Hymenoptera: Formicidae) of forests and woodlands in the Alligator Rivers region, Northern territory. *Proceedings of Ecological Society of Australia*, 13: 153-60.
- GROC S., DELABIE J.H.C., MARIANO C.S.F., JALADEAU F., GRANGIER J. et DEJEAN A. 2005 Rodízio estrutural de espécies nos gêneros *Formica* e *Leptothorax* em ambientes diferenciados dos platôs calcários, os "Grands Causses", Aveyron, França. XVII Simpósio de Mirmecologia – Biodiversidade e Bioindicação. Campus da UNIDERP, Campo Grande, MS, 258-260.
- HÖLLDOBLER B. & WILSON E.O. 1990 *The Ants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.

- HONÉK A. 1988 The effect of crop density and microclimate on pitfall trap catches of Carabidae, Staphylinidae (Coleoptera), and Lycosidae (Araneae) in cereal fields. *Pedobiologia*, 32: 233-42.
- KIM K.C. 1993 Biodiversity, conservation, and inventory: why insect matter. *Biodiversity and Conservation*, 2: 191-214.
- KOHONEN T. 1982 Self-organized formation of topologically correct feature maps. *Biological Cybernetics*, 43: 59-69.
- KREMEN C., COLWELL R.K., ERWIN T.L., MURPHY D.D., NOSS R.F. & SANJAYAN M.A. 1993 Terrestrial arthropod assemblages : their use in conservation planning. *Conservation Biology*, 7: 796-808.
- LAWTON J.H. 1994 What do species do in ecosystems? *Oikos*, 71: 367-374.
- LEFLAIVE J., CÉRÉGHINO R., DANGER M., LACROIX G. & TEN-HAGE L. 2005 Assessment of Self-Organizing Maps to analyse sole-carbon source utilization profiles. *Journal of Microbiological Methods*, 62: 89-102.
- LOBRY DE BRUYN L.A. & CONACHER A.J. 1993 The bioturbation activity of ants in agricultural and naturally vegetated habitats in semiarid environments. *Australian Journal of Soil Research*, 32: 555-570.
- LONGINO J.T. 2000 What to do with the data. pp.186-203, In AGOSTI D., MAJER J., ALONSO L.E. & SCHULTZ T. (eds.), *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Press, Washington.
- LONGINO J.T., CODDINGTON J. & COLWELL R.K. 2002 The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology*, 83: 689-702.
- LONGINO J.T. & NADKARNI N.M. 1990 A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Neotropical montane forest. *Psyche*, 97: 81-93.
- LUFF M.L. 1975 Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia*, 19: 345-57.
- MAJER J.D. 1976 The maintenance of the ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Journal of Applied Ecology*, 13:123-144.
- MAJER J.D. 1978 An improved pitfall trap for sampling ants and other epigaeic invertebrates. *Journal of the Australian Entomological Society*, 17: 261-262.
- MAJER J.D. 1997 Invertebrates assist the restoration process: an Australian perspective. pp. 212-237, In URBANSKA K.M., WEBB N.R. & EDWARDS P.J. (eds), *Restoration Ecology and Sustainable Development*. Cambridge University Press, Cambridge.

- MAJER J.D., DAY J.E., KABAY E.D. & PERRIMAN W.S. 1984 Recolonization by ants in bauxite mines rehabilitated by a number of different methods. *Journal of Applied Ecology*, 21: 355-375.
- MARSH A.C. 1984 The efficacy of pitfall traps for determining the structure of a desert ant community. *Journal of the Entomological Society of South Africa*, 47: 115-120.
- MARTELLI M.G., WARD M.M. & FRASER A.M. 2004 Ant diversity sampling on the southern Cumberland Plateau: a comparison of litter sifting and pitfall trapping. *Southeastern Naturalist*, 3: 113-126.
- MELBOURNE B.A. 1999 Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: an experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology*, 24: 228-239.
- MILLER J.C. 1993 Insect natural history, multi-species interactions and biodiversity in ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 2: 233-241.
- NADKARNI N.M. & LONGINO J.T. 1990 Invertebrates in canopy and ground organic matter in a Neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica*, 22: 286-9.
- OLSON D.M. 1991 A comparison of the efficacy of litter sifting and pitfall traps for sampling leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a tropical wet forest, Costa Rica. *Biotropica*, 23: 166-172.
- PARR C.L. & CHOWN S.L. 2001 Inventory and bioindicator sampling: testing pitfall and Winkler methods with ants in a South African savanna. *Journal of Insect Conservation*, 5: 27-36.
- PUNTTILA P., NIEMELAE P. & KARHU K. 2004 The impact of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) on the structure of the invertebrate community on mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *Czerepanovii*). *Annales Zoologici Fennici*, 41: 429-446.
- ROSENGREN R. & PAMILO P. 1983 The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomologica Fennica*, 42: 65-77.
- SAVOLAINEN R. 1990 Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena*. *Ecological Entomology*, 15: 79-85.
- SAVOLAINEN R. & VEPSÄLÄINEN K. 1988 A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, 51: 135-155.
- SAVOLAINEN R. & VEPSÄLÄINEN K. 1989 Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos*, 56: 3-16.
- SAVOLAINEN R., VEPSÄLÄINEN K. & WUORENRINNE H. 1989 Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. *Oecologia*, 81: 481-486.
- SOUTHWOOD T.R.E. 1978 *Ecological Methods: with particular reference to the study of insect populations*. Chapman & Hall, London.

- TOBIN J.E. 1997 Competition and coexistence of ants in a small patch of rainforest canopy in Peruvian Amazonia. *Journal of the New York Entomological Society*, 105: 105-112.
- TOPPING C.J. 1993 Behavioural responses to three linyphiid spiders to pitfall traps. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 68: 287-93.
- ULTSCH A. 1993 Self-organizing neural networks for visualization and classification. pp.307-313, *In* OPITZ O., LAUSEN B. & KLAR R. (eds.), *Information and Classification*. Springer, Berlin.
- ULTSCH A. & SIEMON H.P. 1990 Kohonen's self organizing feature maps for exploratory data analysis. pp. 305-308, *In* Proceedings of INNC'90, International Neural Network Conference. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- VESANTO J., HIMBERG J., ALHONIEMI E. & PARHANKANGAS J. 1999 Self-organizing map in Matlab: the SOM Toolbox. pp. 35-40, *In* Proceeding of the Matlab DSP Conference.
- WARD P.S. 2000 Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. pp. 99-121, *In* AGOSTI D., MAJER J., ALONSO L.E. & SCHULTZ T. (eds.), *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Press, Washington.
- WHICKER A.D. & TRACY C.R. 1987 Tenebrionid beetles in the shortgrass prairie: daily and seasonal patterns of activity and temperature. *Ecological Entomology*, 12: 97-108.
- WIERNASZ D.C. & COLE B.J. 1995 Spatial distribution of *Pogonomyrmex occidentalis*: recruitment, mortality and overdispersion. *The Journal of Animal Ecology*, 64: 519-527.
- YANOVIK S.P. & KASPARI M. 2000 Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos*, 89: 259-266.