

## **Caractéristiques écologiques du peuplement de fourmis du Madres-Coronat**

Toutes les analyses de ce chapitre ont été réalisées avec le logiciel R (R Development Core Team, [www.R-project.org](http://www.R-project.org)).

L'inventaire a permis, pour chaque placette, de définir la composition de la communauté de fourmis (en abondances relatives), la richesse spécifique (nombre d'espèces détectées) et un indice de diversité (qui dépend du nombre d'espèces et de leurs abondances relatives). Nous avons choisi l'inverse de l'indice de Simpson ( $1/D$ ) comme indice de diversité. Par ailleurs, l'inventaire forestier réalisé auparavant sur ces mêmes placettes nous a permis de tester l'effet de variables environnementales sur la richesse et la diversité des fourmis, ainsi que sur la composition de la communauté de fourmis. Ces variables environnementales mesurées dans le cadre de l'inventaire forestier sont: la pente, l'exposition, l'altitude, la diversité des essences d'arbres (inverse de l'indice de Simpson), l'essence dominante, et la surface terrière (surface au sol des troncs d'arbres vivants de plus de 7,5 cm de diamètre). Cette dernière variable est un indicateur de l'importance de la strate arborée, et est donc un bon proxy du degré de fermeture du milieu.

Certaines placettes que nous avons échantillonnées se trouvaient en zone complètement ouverte et n'avaient donc pas été considérées dans l'inventaire forestier. Certaines variables environnementales manquent donc pour ces placettes (diversité des essences et essence dominante). Pour ces placettes, nous avons déterminé certaines variables environnementales de manière indirecte (pente, exposition et surface terrière). Une valeur de zéro a été attribuée à la surface terrière de ces placettes étant donné qu'elles se trouvaient en zone ouverte. Pente et exposition ont été calculées sur la base du modèle numérique de terrain de la BDalti au pas de 25 m, via QGIS. La comparaison entre les valeurs mesurées (inventaire forestier) et calculées (BD alti 25) montre une très mauvaise correspondance entre les deux méthodes, aussi bien pour la pente que pour l'exposition.

Les analyses ont été effectuées deux fois: 1. sur toutes les placettes, en prenant en compte les variables suivantes: la pente et l'exposition (toutes deux extraites de la BD alti 25), l'altitude (mesurée au GPS lors de l'inventaire des fourmis), et la surface terrière; 2. Sur les placettes de l'inventaire forestier, en prenant en compte les variables suivantes: la pente et l'exposition (mesurées lors de l'inventaire forestier), l'altitude (mesurée au GPS lors de l'inventaire des fourmis), la diversité d'essences d'arbre, l'essence dominante et la surface terrière. Les placettes pour lesquelles il manquait des données (6 placettes de Jujols) ont été retirées des analyses.

### **Effet des variables environnementales sur la diversité des fourmis**

**Toutes placettes (95 placettes): pente, exposition, altitude, surface terrière**

Pour tester l'effet des quatre variables environnementales nous avons appliqué un modèle linéaire généralisé (GLM). Ce type de modèles est basé sur le principe de la régression linéaire. Le GLM indique que seules l'altitude et la surface terrière ont un effet significatif sur la richesse spécifique et la diversité ( $1/D$ ) des fourmis (Tableau 6-1). L'analyse des valeurs F indique que la surface terrière est la variable qui influence le plus la richesse spécifique et diversité. L'effet de l'altitude est peu marqué sur la diversité, alors qu'il est substantiel sur la richesse spécifique.

Tableau 6-1: Effet des variables environnementales sur la diversité des fourmis testé par un GLM en prenant en compte toutes les placettes. Les valeurs correspondent aux valeurs

F (statistique du test pour mesurer l'effet des variables dans le modèle) et indiquent l'intensité de l'effet. Les effets significatifs au seuil de 5% sont grisés. \*:  $p < 0,05$ ; \*\*\*:  $p < 0,001$

	Altitude	Surface terrière	Pente	Exposition
Richesse spécifique	14,9***	22,7***	0,2	0,5
Diversité	4,7*	27,0***	1,5	0,1

La visualisation graphique des résultats montre que richesse spécifique et diversité des fourmis décroissent quand l'altitude et la surface terrière augmentent (Figures 6-1 à 6-4). Ces deux variables n'étant pas corrélées ( $R = 0,00087$ ,  $p = 0,99$ ), leurs effets sont indépendants.

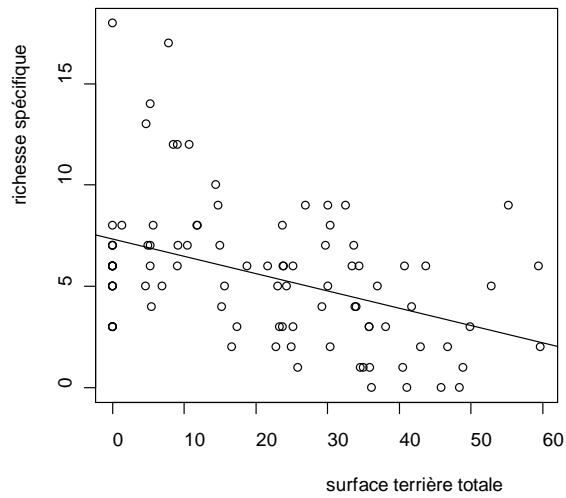


Figure 6-1: Régression linéaire de la richesse spécifique des fourmis sur la surface terrière ( $R^2$  ajusté = 0,17).

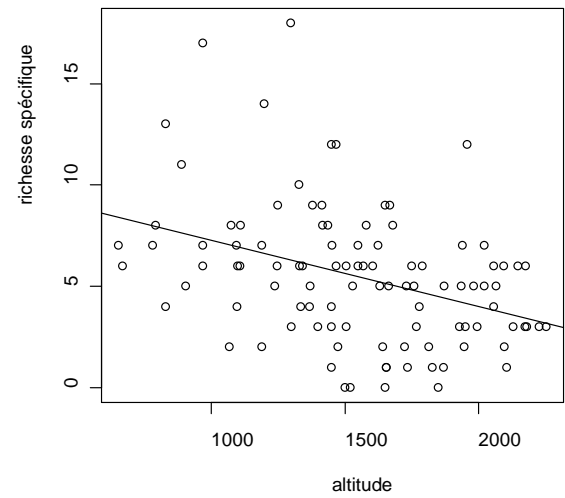


Figure 6-3: Régression linéaire de la richesse spécifique des fourmis sur l'altitude ( $R^2$  ajusté = 0,13).

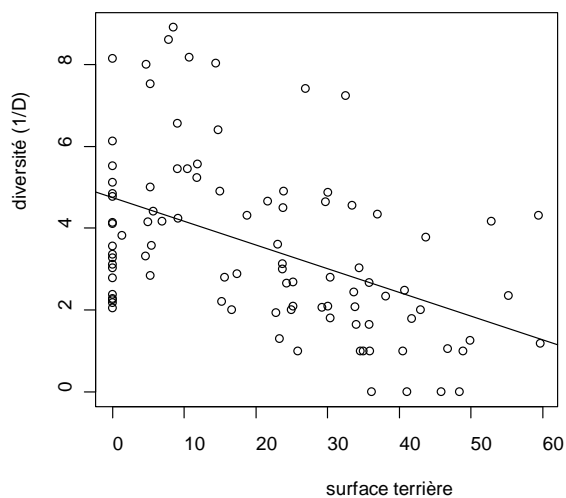


Figure 6-2: Régression linéaire de la diversité (1/D) des fourmis sur la surface terrière ( $R^2$  ajusté = 0,21).

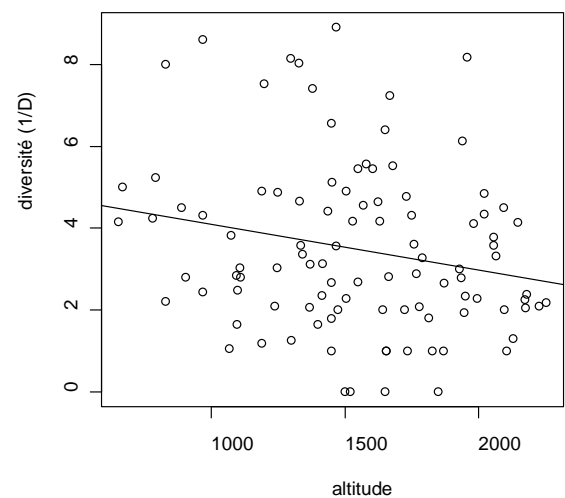


Figure 6-4 Régression linéaire de la diversité (1/D) des fourmis sur l'altitude ( $R^2$  ajusté = 0,04).

## Effet des variables environnementales sur la diversité des fourmis

**Placettes forestières (76 placettes): pente, exposition, altitude, diversité des essences, essence dominante, surface terrière**

Les GLMs indiquent qu'il y a un effet très significatif de la surface terrière et de l'altitude sur la richesse spécifique et la diversité des fourmis (Tableau 6-2), effet tout à fait similaire à celui décrit dans l'analyse précédente. Bien que cette analyse se base sur des données de pente et d'exposition plus précises que dans la précédente, puisque mesurées sur le terrain, on ne détecte toujours pas d'effet de ces deux variables sur la richesse spécifique et la diversité des fourmis. La diversité des essences d'arbres n'a aucun effet. Par contre, l'essence dominante a un effet marginalement significatif sur la richesse spécifique et la diversité des fourmis (Figures 6-5 et 6-6): le chêne vert et le pin sylvestre semblent abriter la plus grande richesse de fourmis. Les différentes espèces dominantes et leurs abréviations dans les figures sont les suivantes: chêne vert (CHV, *Quercus ilex*, 2 placettes), ??? (ERO, ???, 1 placette), frêne ???, (FRE, *Fraxinus* ???, 1 placette), hêtre (HET, *Fagus sylvatica*, 4 placettes), noisetier (NOI, *Corylus avellana*, 1 placette), pin à crochets (PIC, *Pinus uncinata*, 25 placettes), pin sylvestre (PIS, *Pinus sylvestris*, 42 placettes).

Tableau 6-2: Effet des variables environnementales sur la diversité des fourmis testé par un GLM en prenant en compte seulement les placettes forestières. Les valeurs correspondent aux valeurs F (statistique du test pour mesurer l'effet des variables dans le modèle) et indiquent l'intensité de l'effet. Les effets significatifs au seuil de 5% sont grisés. \*\*\*:  $p < 0,001$

	Pente	Exposition	Altitude	Essence dominante	Diversité d'essences	Surface terrière
Richesse spécifique	0,1	0,1	24,3***	2,0 ( $p=0,08$ )	0,2	28,8***
Diversité	1,8	0,3	14,9***	2,1 ( $p=0,07$ )	1,4	47,2***

Nous avons testé l'indépendance entre les variables ayant un effet. La surface terrière ne varie pas significativement en fonction de l'essence dominante (test de Kruskal-Wallis,  $\text{Chi}^2 = 3,4$ ;  $p = 0,19$ ). La régression linéaire de la surface terrière sur l'altitude montre une tendance ( $p = 0,06$ ) mais l'ajustement du modèle est très mauvais ( $R^2 = 0,037$ ). La surface terrière semble donc plutôt indépendante des deux autres variables. L'effet de la surface terrière détecté dans le GLM semble donc confirmé. Pour tester l'indépendance entre l'essence dominante et les deux autres variables nous avons dû retirer des analyses trois essences car elles n'étaient dominantes que dans moins de trois placettes. Nous avons donc conservé les placettes dominées par le hêtre, le pin sylvestre et le pin à crochets (71 placettes). L'altitude varie significativement en fonction de l'essence dominante (test de Kruskal-Wallis,  $\text{Chi}^2 = 26,3$ ;  $p < 10^{-5}$ ; figure 6-7). Ces deux variables ne sont donc pas indépendantes. En effet, les placettes dominées par le pin à crochets se situent à plus haute altitude que celles dominées par le pin sylvestre. Il est donc difficile de savoir quel est l'effet relatif de l'altitude et de l'essence dominante sur la richesse spécifique et la diversité des fourmis. Il est tout à fait possible que la plus forte diversité de fourmis observées sous le pin sylvestre soit due au fait qu'il domine à des altitudes en moyenne plus basses que le pin à crochet. Dans tous les cas nous pouvons conclure que l'augmentation de l'altitude induit une diminution de la richesse spécifique et de

la diversité des fourmis, soit par un effet direct sur les fourmis, soit par un effet sur l'essence dominante ayant des conséquences en cascade sur les autres communautés d'organismes.

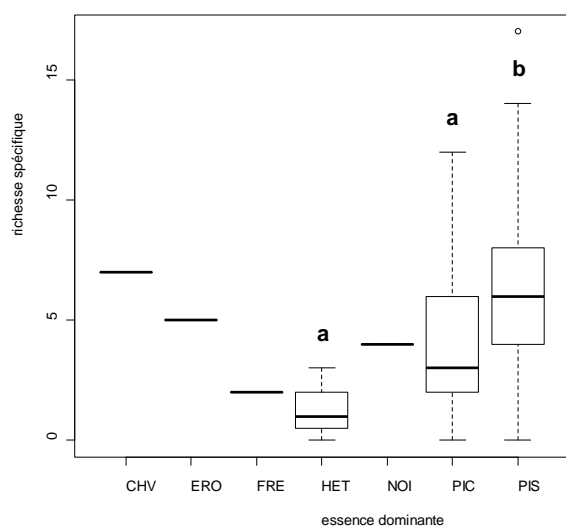


Figure 6-5: Variation de la richesse spécifique de fourmis en fonction de l'essence dominante. Test de Kruskal-Wallis sur les trois essences dominantes dans plus de trois placettes ( $p = 0,0011$ ). Tests post-hoc: des lettres différentes entre boîtes indiquent une différence significative ( $p < 0,05$ ).

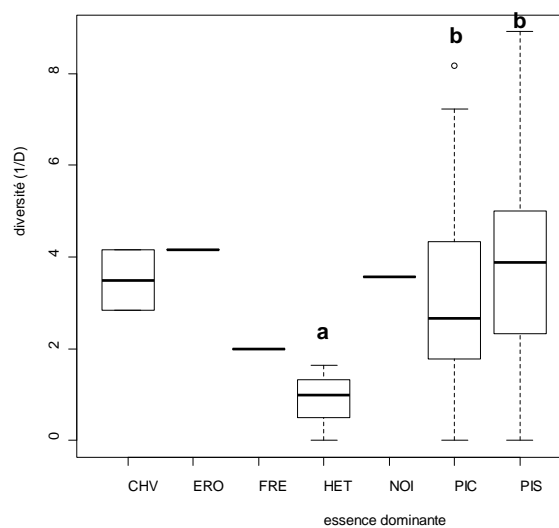


Figure 6-6: Variation de la diversité de fourmis en fonction de l'essence dominante. Test de Kruskal-Wallis sur les trois essences dominantes dans plus de trois placettes ( $p = 0,0043$ ). Tests post-hoc: des lettres différentes entre boîtes indiquent une différence significative ( $p < 0,05$ ).

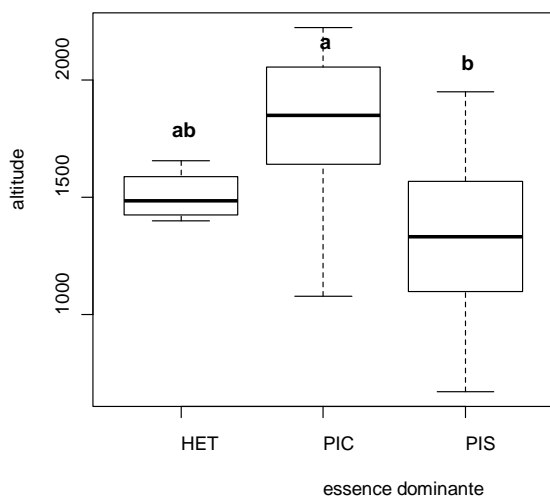


Figure 6-7: Variation de l'altitude entre placettes dominées par le hêtre (HET), le pin sylvestre (PIS) et le pin à crochets (PIC). Test de Kruskal-Wallis ( $p < 10^{-5}$ ). Tests post-hoc: des lettres différentes entre boîtes indiquent une différence significative ( $p < 0,05$ ).

Pour tenter de différencier l'effet de l'altitude de l'effet de l'essence dominante nous avons représenté la régression linéaire de la richesse spécifique (ou de la diversité) sur l'altitude pour le pin sylvestre et pour le pin à crochets sur un même graphe (Figures 6-8 et 6-9). On constate que les droites de régression de ces deux essences sont très proches, ce qui suggère que l'effet de l'essence dominante sur la diversité des fourmis est essentiellement du à la différence d'altitude entre les essences. Cependant, il serait intéressant de tester l'effet de l'essence dominante de manière plus spécifique avec un protocole permettant de mieux contrôler l'effet de l'altitude.

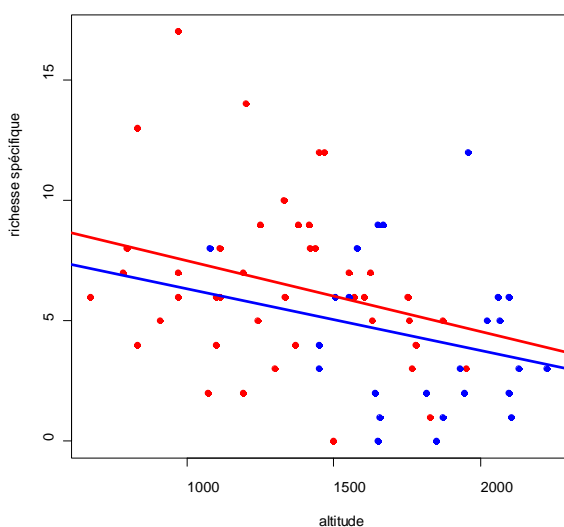


Figure 6-8: Régressions linéaires de la richesse spécifique de fourmis sur l'altitude, pour le pin sylvestre (en rouge) et pour le pin à crochets (en bleu).

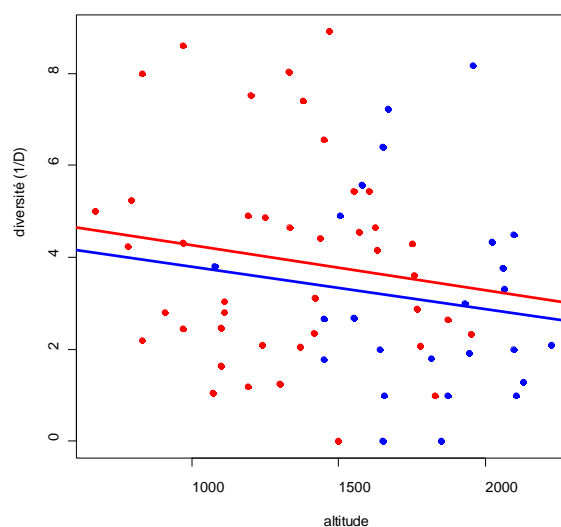


Figure 6-9: Régressions linéaires de la diversité de fourmis (1/D) sur l'altitude, pour le pin sylvestre (en rouge) et pour le pin à crochets (en bleu).

### Effet des variables environnementales sur la composition de la communauté de fourmis Toutes placettes (91 placettes): pente, exposition, altitude, surface terrière

Les données obtenues lors de l'inventaire des fourmis nous ont permis de calculer l'abondance de chaque espèce pour chaque placette. Pour éviter que les espèces rares influencent l'analyse, nous avons retiré les espèces détectées une ou deux fois seulement dans le jeu de données des placettes analysées. Le traitement des espèces rares est problématique car elles peuvent influencer fortement les résultats de l'analyse sans que cela soit lié à un effet biologique. Nous avons donc retenu 50 espèces de fourmis dans les analyses qui suivent.

Nous avons pu ainsi analyser l'effet des variables environnementales sur la composition de la communauté de fourmis. Quatre placettes ont été retirées avant de réaliser ces analyses car nous n'y avons détecté aucune colonie de fourmis. L'effet des variables environnementales a été étudié par une analyse de redondance (RDA). Cette analyse combine la régression linéaire et l'analyse en composante principale. Les résultats graphiques s'interprètent donc d'une manière similaire à une analyse en composante principale. Le gros avantage de la RDA est de permettre de représenter sur un même espace factoriel les espèces,

les variables environnementales et les sites (placettes). Chaque axe est une combinaison linéaire de l'ensemble des variables. Avant de réaliser la RDA, la matrice d'abondance des espèces subit une transformation de Hellinger afin de conformer les données aux conditions d'application de la méthode statistique.

La RDA sur l'ensemble des placettes (4 variables) montre un ajustement du modèle relativement faible ( $R^2$  ajusté = 0,17), mais le test global est significatif (test de 10000 permutations,  $p < 10^{-4}$ ), indiquant un effet des variables sur les communautés de fourmis. Les trois premiers axes de la RDA sont significatifs (test de 10000 permutations). Le premier axe explique 11% de la variance totale, et les deux premiers axes cumulés 14%. Ces valeurs relativement faibles (attention, elles sont rarement élevées dans une RDA), indiquent que d'autres facteurs ont de l'importance sur la composition des communautés de fourmis.

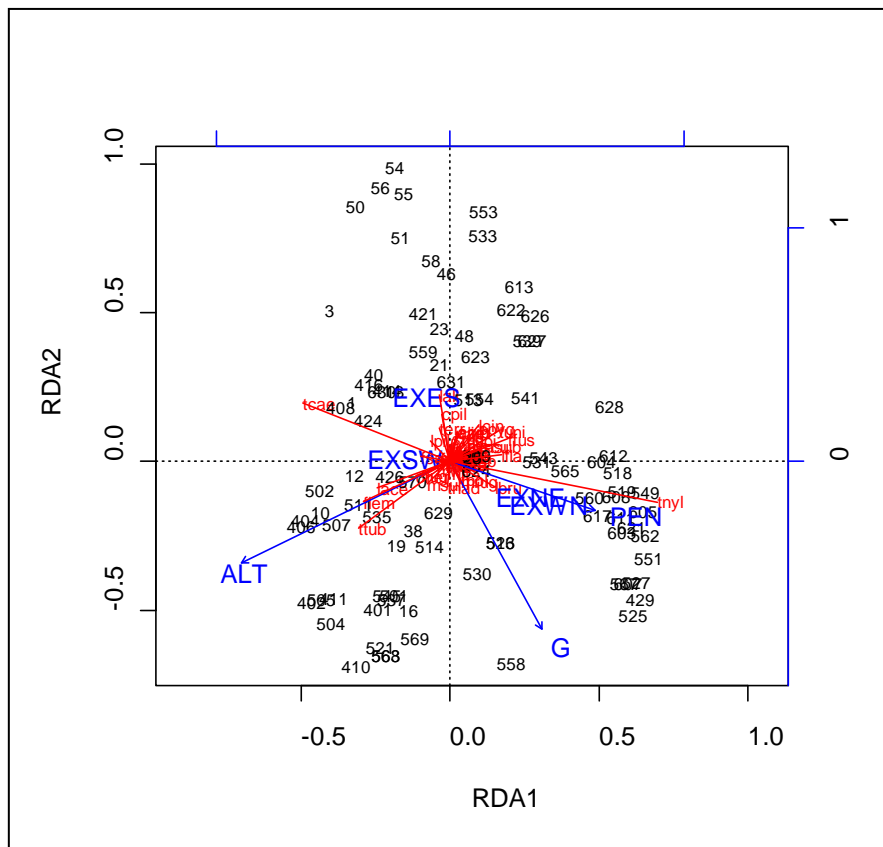


Figure 6-10: Cercle des corrélations sur les deux premiers axes de l'analyse de redondance basée sur l'ensemble des placettes. Abréviation des variables: ALT = altitude, G = surface terrière, PEN = pente, EX = exposition (catégories en grades, NE: 0 à 99 grades, ES: 100 à 199, SW: 200 à 299, WN: 300 à 399).

La figure 6-10 représente les variables, les espèces et les placettes sur un même plan, selon la représentation dite du cercle des corrélations. Plus l'angle entre les vecteurs (à partir du centre) est faible, plus les objets sont corrélés. Par contre la distance entre les objets ne peut pas être interprétée facilement; il ne s'agit pas de la distance euclidienne. La longueur des vecteurs indique l'importance de l'effet de l'objet sur la définition de l'axe.

La dispersion des placettes sur les deux premiers axes est expliquée principalement par l'altitude, la surface terrière et la pente. *Temnothorax nylander* est associé étroitement aux sites à forte surface terrière et à forte pente. *Lasius brunneus* montre une tendance similaire, mais dans une moindre mesure. A l'inverse, *Lasius alienus*, *Cataglyphis piliscapus* et *Tetramorium* groupe *caespitum impurum* sont associés aux sites de faible surface terrière et de faible pente. Parmi ces trois espèces, les *Tetramorium* sont mieux représentés dans les sites d'altitude et sont les plus caractéristiques des sites de faible pente. Trois espèces, *Temnothorax tuborum*, *Formica lemani* et *Leptothorax acervorum*, sont très caractéristiques



des sites de haute altitude. *Camponotus herculeanus*, *Formica lugubris* et *Myrmica sulcinodis* montrent une tendance similaire mais moins prononcée. A l'inverse, *Formica fusca*, *Temnothorax unifasciatus*, *Plagiolepis pygmaea*, *Lasius cinereus*, *Lasius flavus* et *Aphaenogaster subterranea* sont associés aux sites de faible altitude. Les autres espèces sont mal réparties sur les axes ce qui signifie qu'elles sont plus tolérantes aux variables étudiées, ou qu'elles ont des préférences écologiques intermédiaires.

### Effet des variables environnementales sur la composition de la communauté de fourmis Placettes forestières (72 placettes): pente, exposition, altitude, diversité des essences, essence dominante, surface terrière

La RDA sur les placettes forestières (6 variables) montre un ajustement du modèle ( $R^2$  ajusté = 0,23) meilleur que celui à 4 variables. Le test global est significatif (test de 10000 permutations,  $p < 10^{-4}$ ), indiquant un effet des variables sur les communautés de fourmis. Les cinq premiers axes de la RDA sont significatifs (test de 10000 permutations). Le premier axe explique 10% de la variance totale, et les deux premiers axes cumulés 13%, et les trois premiers cumulés 15%.

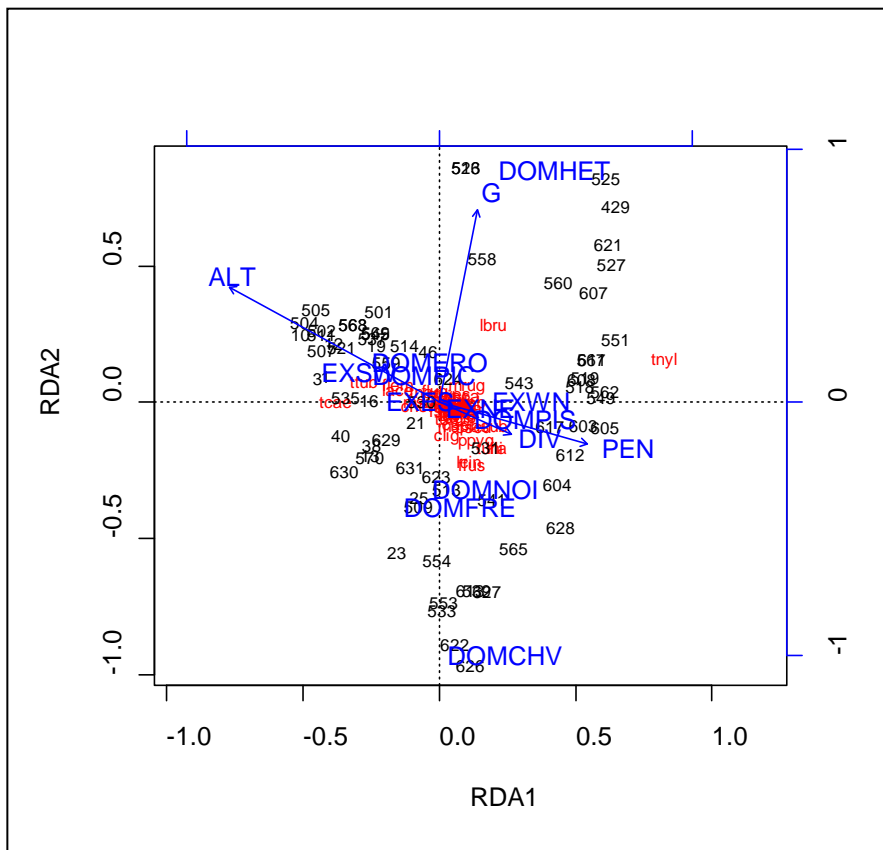


Figure 6-11: Cercle des corrélations sur les deux premiers axes de l'analyse de redondance basée sur les placettes forestières.

Abréviation des variables: ALT = altitude, G = surface terrière, PEN = pente, EX = exposition (catégories en grades, NE: 0 à 99 grades, ES: 100 à 199, SW: 200 à 299, WN: 300 à 399), DOM = essence dominante.

Ce sont toujours les variables altitude, surface terrière et pente qui expliquent le mieux la dispersion des placettes (Figure 6-11). Mais on a un effet supplémentaire avec l'essence dominante, qui caractérise l'axe 2 en opposant la dominance du hêtre et du chêne vert. L'interprétation de cet axe est cependant limitée car il y a très peu de placettes dominées par ces deux essences (4 et 2 respectivement). *Lasius cinereus* et *Formica fusca* sont associés aux placettes dominées par le chêne vert, alors que *Lasius brunneus* est associé aux placettes

dominées par le hêtre. Les autres effets observés sont similaires à ceux décrits dans la RDA sur toutes les placettes.

## **Conclusion**

Globalement, les deux variables qui ressortent systématiquement pour expliquer la richesse spécifique, la diversité et la composition de la communauté des fourmis sont l'altitude et la surface terrière. La famille des Formicidae est un groupe globalement thermophile. Il n'est donc pas surprenant que la richesse spécifique et la diversité diminuent quand l'altitude augmente. Le même effet sur les fourmis est observé avec la surface terrière. On peut donc en conclure que les milieux ouverts sont plus riches et plus diversifiés. Une explication possible est que l'ouverture du milieu permette une insolation du sol plus rapide et plus intense. La température du sol dans un milieu ouvert serait donc favorable à l'activité des fourmis sur une plus longue période que dans un milieu fermé, ce qui permettrait une plus grande diversité, même si la température moyenne de l'air est la même.