

ARTICLE

Préférences des fourmis en matière de type et de structure d'habitat : résultats sur quatre tourbières d'Auvergne (Hymenoptera : Formicidae)

Luc BELENGUIER¹  • Marine KREDER²  • Christophe GALKOWSKI³  • Thomas PÉLERIN⁴  • Maxime SACRÉ⁵ 

BELENGUIER, L., M. KREDER, C. GALKOWSKI, T. PÉLERIN & M. SACRÉ (2022). Préférences des fourmis en matière de type et de structure d'habitat : résultats sur quatre tourbières d'Auvergne (Hymenoptera : Formicidae). *Osmia*, 10: 55–70. <https://doi.org/10.47446/OSMIA10.6>

Résumé

Le lien entre habitats et fourmis a été étudié dans le Parc naturel régional des Volcans d'Auvergne pour mieux comprendre les conditions écologiques favorables aux espèces présentes. Le territoire d'étude est constitué de quatre tourbières dans le Puy-de-Dôme. La méthode retenue consiste, au sein de 1149 mailles de 16 m², en la description de l'habitat (type et hauteur de végétation) et l'inventaire des fourmis par appât alimentaire. Les analyses mettent en évidence des liens entre habitat et myrmécofaune au sein de ces tourbières. Les espèces concernées sont *Formica picea* NYLANDER, 1846, *Formica lemani* BONDROIT, 1917, *Lasius platythorax* SEIFERT, 1991, *Myrmica ruginodis* NYLANDER, 1846 et *Myrmica scabrinodis* NYLANDER, 1846. Les éléments bibliographiques relatifs à la préférence écologique des différentes espèces sont globalement confirmés. *Formica picea* et *Myrmica scabrinodis* sont particulièrement associées aux habitats de tourbières hautes avec une structure de végétation basse. *Formica lemani* est retrouvée quasi-exclusivement au sein des prairies mésophiles, avec une préférence pour les végétations plus hautes. *Lasius platythorax* est retrouvée préférentiellement dans les habitats de tourbières hautes, de bas marais et de tourbières de transition à végétation basse. Seule *Myrmica ruginodis* est favorisée par des structures de végétation haute et fréquente, préférentiellement les moliniaies et les mégaphorbiaies.

Mots-clefs | Massif central • niche écologique • myrmécofaune • tourbières • hauteur de végétation









Habitat type and structure preferences in ants: results from four peat bogs in Auvergne (Hymenoptera: Formicidae)

Abstract

The link between habitats and ants was studied in the Parc naturel régional des Volcans d'Auvergne to understand better the ecological conditions favorable to the species. The study area was composed of four peat bogs in the Puy-de-Dôme. The method consisted in the description of the habitat (type and structure) and the inventory of ants by baits within 1149 plots of 16 m². The analyses highlight links between habitat and myrmecofauna within these peat bogs. The species concerned are *Formica picea* NYLANDER, 1846, *Formica lemani* BONDROIT, 1917, *Lasius platythorax* SEIFERT, 1991, *Myrmica ruginodis* NYLANDER, 1846 and *Myrmica scabrinodis* NYLANDER, 1846. The bibliographic elements concerning the ecological preferences of the different species are globally confirmed. *Formica picea* and *Myrmica scabrinodis* are particularly associated with raised bog habitats with a low vegetation structure. *Formica lemani* is found almost exclusively in mesophilic grasslands where it prefers higher vegetation. *Lasius platythorax* is found in raised bog and low marsh habitats and transitional bogs in particular, with low vegetation. Only *Myrmica ruginodis* is favored by tall vegetation structures and preferentially frequents molinia and megaphorbia.

Keywords | Massif central • ecological niche • myrmecofauna • peat bog • word • vegetation height

Reçu • Received | 22 January 2022 || Accepté • Accepted | 11 November 2022 || Publié (en ligne) • Published (online) | 12 November 2022
Reviewers | R. BLATRIX • O. BLIGHT || <https://zoobank.org/709D80FB-3621-459D-8BFF-6661D992A948>

- ¹ [LB] 4 rue Danton, F – 13200 Arles, France • lbelenguier@gmail.com
 <https://orcid.org/0000-0002-9839-0769> •  <https://zoobank.org/10535CCD-A0D2-4A57-9D1C-313FCF01BD1A>
- ² [MK] Florat-Haut, F – 63420 Apchat, France • marine.kreder@gmail.com
 <https://orcid.org/0000-0001-8112-9196> •  <https://zoobank.org/4DAF4A89-9B92-4AF8-B284-727127559719>
- ³ [CG] Association Antarea, 104 route de Mounic, F – 33160 Saint-Aubin-de-Médoc, France • chris.gal@wanadoo.fr
 <https://orcid.org/0000-0002-1001-1470> •  <https://zoobank.org/C480F514-D567-4787-AF55-2BE00FB79706>
- ⁴ [TP] 18 La Foucherais, F – 35230 Noyal-Châtillon-sur-Seiche, France • thomas.pelerin@outlook.fr
 <https://orcid.org/0000-0001-7768-5800> •  <https://zoobank.org/4FD6EB0E-1973-4668-9CDA-2BF6CE330C86>
- ⁵ [MS] 3 rue d'Auriol, F – 31400 Toulouse, France • maximesacre@hotmail.fr
 <https://orcid.org/0000-0002-6479-5346> •  <https://zoobank.org/3D72E907-02B4-4119-89E4-6E278C1CEEC4>

Osmia est une revue en libre accès publiée par l'Observatoire des Abeilles (France) sous licence Creative Commons Attribution International CC BY 4.0 qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition que la source soit explicitement citée.

Osmia is an open-access journal published by the Observatory of Bees (France) under Creative Commons Attribution International License CC BY 4.0 which allows the reproduction and distribution of the document, provided the source is explicitly cited.



OPEN ACCESS



INTRODUCTION

Les fourmis sont des insectes sociaux qui vivent dans presque tous les types d'habitats (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990 ; PASSERA & ARON, 2005). Elles sont largement réparties sur tout le territoire français, du littoral jusqu'à 3000 m d'altitude (BLATRIX *et al.*, 2013). Identifier les paramètres environnementaux qui régissent la distribution des espèces et la composition des communautés à différentes échelles est essentiel pour comprendre les dynamiques écosystémiques et les modèles spatiaux de la biodiversité (BLATRIX *et al.*, 2016). La structure de végétation est l'un des facteurs qui influencent la richesse et la composition des assemblages de fourmis (PACHECO & VASCONCELOS, 2012 ; SOUZA-CAMPANA *et al.*, 2017 ; MAUDA *et al.*, 2018 ; LARA *et al.*, 2020).

Dans le cadre de travaux d'évaluation de l'état de

conservation des stations auvergnates de *Maculinea alcon alcon* (DENIS & SCHIFFERMÜLLER, 1775), papillon qui, comme les autres espèces du genre *Maculinea* VAN EECHE, 1915, est un myrmécophile strict, plusieurs études ont été menées pour mieux comprendre certains éléments d'écologie des fourmis. Ainsi, un inventaire des fourmis a été réalisé en 2015 et 2016 sur plusieurs tourbières d'Auvergne (BELENGUIER *et al.*, 2018) et une estimation des densités de nids de *Myrmica* a été effectuée sur une tourbière du Puy-de-Dôme (BELENGUIER *et al.*, 2020).

Dans la continuité de ces études, nous avons souhaité tester l'influence du type d'habitat et de la structure de végétation sur le cortège des fourmis et ainsi préciser les préférences écologiques de la myrmécofaune de quatre tourbières du Puy-de-Dôme.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

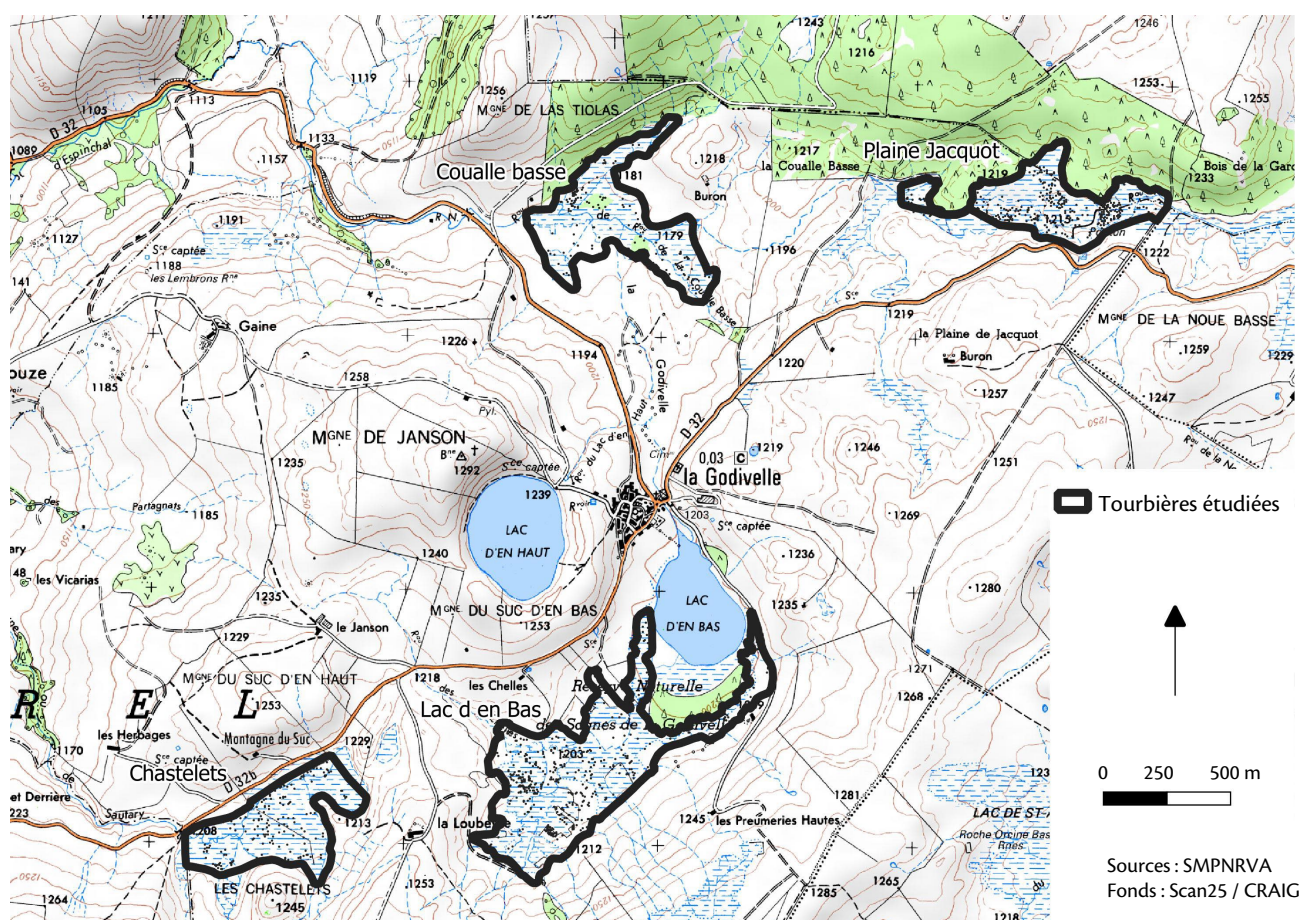


Figure 1. Localisation des tourbières étudiées.

Sites d'étude

Le territoire d'étude est constitué de quatre tourbières situées sur la commune de La Godivelle dans le Puy-de-Dôme (63) : Chastelets, Coualle Basse, Lac d'En-Bas et Plaine Jacquot (figures 1–3). Elles se localisent entre 1180 et 1210 mètres d'altitude et sont soumises à un climat montagnard sous influence atlantique. Ces dernières sont classées en Réserve naturelle nationale (Sagnes de La Godivelle) et incluses dans le site Natura 2000 « Cézallier ». Le Syndicat

mixte du parc naturel régional des Volcans d'Auvergne en est le gestionnaire.

Relevés de terrain

Cartographie des habitats et sélection des mailles d'étude

Une cartographie simplifiée d'habitat a été réalisée par prospection de l'ensemble du périmètre d'étude. Des

polygones d'habitat homogène (milieu qui présente un faciès similaire en termes de structure et de composition de végétation) ont été délimités. Les habitats ont ensuite été caractérisés selon la typologie d'habitats simplifiés EUNIS (tableau I) durant les mois de mai et de juin 2016.



Figure 2. Aperçu de la Plaine Jacquot. Cliché : M. SACRÉ.



Figure 3. Aperçu du Lac d'En-Bas. Cliché : M. SACRÉ.

Tableau I. Typologie utilisée pour cartographier les habitats

Code EUNIS	Habitat
D1.1	Tourbière haute
D2	Bas-marais acides et tourbières de transition
D5R	Roselières
D5C	Cariçaie
E2	Prairie mésophile
E3.4	Prairie humide
E3.5	Moliniaie
E5.4	Mégaphorbiaie
G1	Boisement

Les opérations suivantes ont été successivement réalisées à l'aide d'un système d'information géographique (QGIS 2.12) :

- Création d'un maillage de 4 m de côté (distance choisie en fonction de la distance d'affouragement proposée par ELMES *et al.* (1998) pour *Myrmica scabrinodis* NYLANDER, 1846, espèce hôte de *Maculinea alcon alcon*, soit un rayon de 2 mètres autour du nid) sur les quatre tourbières.
- Suppression des mailles à cheval sur deux polygones d'habitats différents.

- Sélection des mailles à étudier par tirage aléatoire. Un objectif de 150 mailles par type d'habitat (avec un minimum de 50 mailles et un maximum de 200 par habitat) était ciblé. Pour des raisons de temps et d'accessibilité certaines mailles initialement ciblées n'ont pas été étudiées (par exemple lorsqu'elles se sont révélées ennoyées).
- Relevé des coordonnées GPS du centroïde de chaque maille étudiée.

Piégeage des fourmis

Nous avons échantillonné les communautés de fourmis en juin 2016 suivant et adaptant le protocole KAUFMANN *et al.* (2014). Cette méthode consiste en un échantillonnage par appâts déposés au centre des mailles sélectionnées (figure 4). L'appât est relevé au bout de 30 minutes. Les appâts sont constitués d'un mélange de miel et de rillettes de saumon disposé sur un carré bristol de 9 cm². Toutes les fourmis présentes sur les appâts au moment du relevé ont été prélevées à l'aide d'un aspirateur à bouche et transférées dans un tube à identifiant unique contenant de l'alcool à 70°. Elles ont été déterminées par Christophe GALKOWSKI. Les principales ressources utilisées pour l'identification ont été BLATRIX *et al.* (2013), GALKOWSKI & LEBAS (2015), ainsi que les clés d'identification des fourmis de France de LEBAS (2009).



Figure 4. Préparation des appâts pour les fourmis. Cliché : M. SACRÉ.

Description de la structure de végétation

Pour chaque maille sélectionnée, un indice de structure de la végétation a été déterminé en calculant le barycentre 'G' des strates de végétation (tiré de BOITIER, 2004). La description de la végétation a été effectuée au mois de juillet 2016.

Le barycentre est déterminé à partir du pourcentage de recouvrement des différentes classes de hauteur de végétation catégorisées comme :

- Classe 1 : Surface des rochers, cailloux et sol nu.
- Classe 2 : Recouvrement cryptogamique (mousses, lichens).
- Classe 3 : Recouvrement herbacé bas (< 10 cm).
- Classe 4 : Recouvrement herbacé moyen (10–50 cm) + recouvrement arbustif bas (< 50 cm).
- Classe 5 : Recouvrement herbacé haut (50–100 cm) + recouvrement herbacé très haut (> 100 cm) + recouvrement arbustif moyen (0,5–2 m).

- Classe 6 : Recouvrement arbustif haut (> 2 m) + recouvrement arboré.

La formule de calcul du barycentre est la suivante (où R correspond au pourcentage de recouvrement) :

$$G = \frac{(1 \times R_{\text{classe 1}}) + (2 \times R_{\text{classe 2}}) + (3 \times R_{\text{classe 3}}) + (4 \times R_{\text{classe 4}}) + (5 \times R_{\text{classe 5}}) + (6 \times R_{\text{classe 6}})}{R_{\text{total}}}$$

Exemple : dans un polygone de mégaphorbiaie, il y a 5 % de sol nu (classe 1), 5 % de végétation basse (classe 3), 35 % de végétation herbacée moyenne (classe 4), 45 % de végétation haute (classe 5) et 10 % d'arbres (classe 6). Le barycentre est donc de 4,45.

$$G = \frac{(1 \times 5) + (0 \times 2) + (5 \times 3) + (35 \times 4) + (45 \times 5) + (10 \times 6)}{100}$$

$$G = 4,45$$

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel *RStudio* (version 0.99.878) sur les 5 espèces les plus communes. La normalité et l'homoscédasticité des résidus ont été systématiquement vérifiées. Dans les cas de non-respect des conditions d'application de tests paramétriques, des tests non-paramétriques ont été utilisés.

Afin de vérifier s'il existe des différences significatives entre les habitats, un test de comparaisons multiples WILCOXON a été effectué.

Afin de déterminer l'influence du type d'habitats sur la présence des espèces de fourmis, nous avons réalisé des tests Chi-2. Une analyse de régression logistique binaire a été réalisée afin de modéliser les probabilités de présence des espèces en fonction du barycentre et du type d'habitats.

- **La structure de végétation influence-t-elle la présence des espèces ?** Les données ne suivant pas la distribution d'une loi normale, un test non paramétrique WILCOXON-MANN-WHITNEY a été appliqué.
- **Comment la présence de l'espèce est-elle influencée par la structure de végétation et l'habitat ?** Une régression logistique binaire a été réalisée afin de modéliser et prédire les probabilités de la présence des espèces en fonction du barycentre et de l'habitat.
- **La présence de l'espèce est-elle influencée par la structure de végétation au sein des habitats favorables ?** Une régression logistique binaire a été réalisée afin de modéliser la présence de l'espèce en fonction de la structure de végétation au sein des habitats identifiés comme favorables.

RÉSULTATS

Nombre de mailles étudiées

Neuf habitats ont été prospectés, chacun est couvert par un nombre de mailles variable (de 54 à 196) pour un total de 1149 mailles sur l'ensemble des quatre tourbières (tableau II).

Tableau II. Nombre de mailles étudiées sur les tourbières de La Godivelle par type d'habitat

Sites	Tourbière haute D1.1	Bas-marais acides et tourbières de transition D2	Carçaie D5C	Roselières D5R	Prairie mésophile E2	Prairie humide E3.4	Moliniaie E3.5	Mégaphorbiaie E3.4	Boisement G1	TOTAL
Chastelets	70	24	6			9	57	20		186
Coualle basse		2		3		13	11	90	40	159
Lac d'En-Bas	38	92	31	51	54	58	61	50	26	461
Plaine Jacquot	34	15	86		142	14	27	24	1	343
TOTAL	142	133	123	54	196	94	156	184	67	1149

Espèces de fourmis collectées

Dix espèces de fourmis ont été récoltées sur les appâts (tableau III) : *Formica picea* NYLANDER, 1846 (278 appâts), *Formica lemani* BONDROIT, 1917 (92 appâts), *Formica sanguinea* LATREILLE, 1798 (5 appâts), *Lasius platythorax* SEIFERT, 1991 (33 appâts), *Leptothorax acervorum* MAYR, 1855 (1 appât), *Myrmica lobicornis* NYLANDER 1846 (1 appât), *Myrmica rubra* LINNAEUS, 1758 (5 appâts), *Myrmica ruginodis* NYLANDER, 1846 (177 appâts), *Myrmica scabrinodis*

NYLANDER 1846 (177 appâts) et *Tetramorium* sp. (2 appâts).

Tableau III. Nombre d'appâts positifs aux espèces de fourmis par type d'habitat

Espèces	Tourbière haute D1.1	Bas-marais acides et tourbières de transition D2	Carçaie D5C	Roselières D5R	Prairie mésophile E2	Prairie humide E3.4	Moliniaie E3.5	Mégaphorbiaie E3.4	Boisement G1	TOTAL
<i>Formica picea</i>	72	52	55	3	5	9	57	24	1	278
<i>Formica lemani</i>		1			91					92
<i>Formica sanguinea</i>	4	1								5
<i>Lasius platythorax</i>	12	16			1			4		33
<i>Leptothorax acervorum</i>	1									1
<i>Myrmica lobicornis</i>					1					1
<i>Myrmica rubra</i>					3	2				5
<i>Myrmica ruginodis</i>	20	13	19	2	33	8	38	38	6	177
<i>Myrmica scabrinodis</i>	48	14	29	2	29	24	19	11	1	177
<i>Tetramorium</i> sp.					2					2
TOTAL	157	97	103	7	165	43	114	77	8	771

Exploitation des données

La structure de végétation est-elle différente selon l'habitat ?

Le résultat est significatif (KRUSKAL-WALLIS chi-squared = 542.96, $df = 8$, p -value < 2.2×10^{-16}) : le barycentre est différent entre au moins deux habitats. Le test de comparaisons multiples WILCOXON montre une différence significative pour tous les habitats ($P < 0,05$).

La présence de l'espèce dépend-elle de l'habitat ? Quels sont les habitats favorables pour chaque espèce de fourmi ?

Les tests du Chi-2 montrent que la présence de chaque espèce dépend de l'habitat ($P < 0,05$). Certains habitats apparaissent favorables ou défavorables aux espèces (figure 6) :

- *Formica picea* : l'habitat « Tourbière haute D1.1 » est particulièrement favorable. Les habitats « Bas-marais acides et tourbières de transition D2 », « Cariçaie D5C » et « Moliniaie E3.5 » sont aussi favorables tandis que l'habitat « Prairie mésophile E2 » est défavorable.
- *Formica lemami* (figure 5) : l'habitat « Prairie mésophile E2 » est particulièrement favorable.

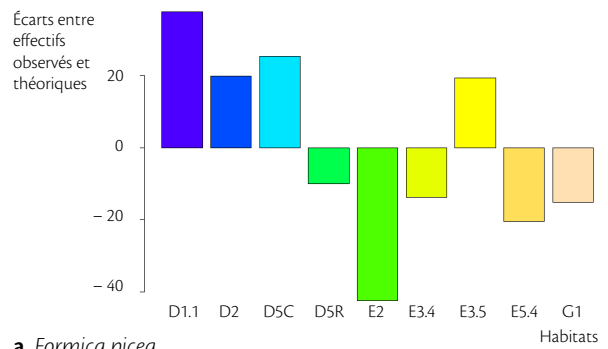


Figure 5. *Formica lemami*. Cliché : T. DELSINNE.

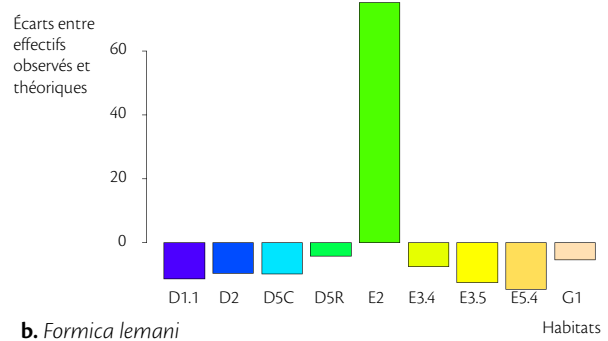
- *Lasius platythorax* : les habitats « Tourbière haute D1.1 » et « Bas-marais acides et tourbières de transition D2 » sont particulièrement favorables au contraire de l'ensemble des autres habitats.
- *Myrmica ruginodis* (figure 7) : les habitats « Moliniaie E3.5 » et « Mégaphorbiaie E5.4 » sont particulièrement favorables et l'habitat « Prairie mésophile E2 » semble aussi favorable.
- *Myrmica scabrinodis* : l'habitat « Tourbière haute D1.1 » est particulièrement favorable. Les habitats « Cariçaie D5C » et « Prairie humide E3.4 » sont aussi favorables tandis que les habitats « Mégaphorbiaie E5.4 » et « Boisement G1 » sont particulièrement défavorables.

La structure de végétation influence-t-elle la présence des espèces ?

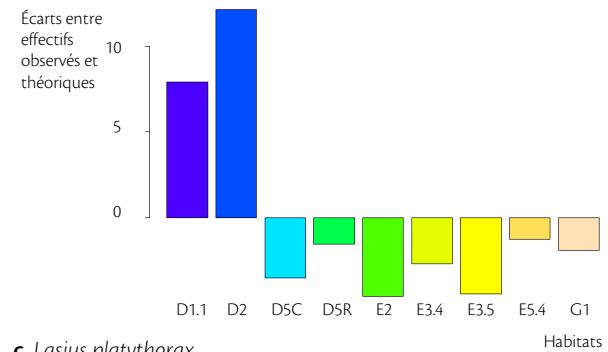
La présence ou l'absence de chaque espèce est significativement influencée par le barycentre de la maille (tests de WILCOXON-MANN-WHITNEY, $P < 0,05$). Toutes les espèces voient globalement leur présence favorisée par la baisse du barycentre sauf *M. ruginodis* (figure 8).



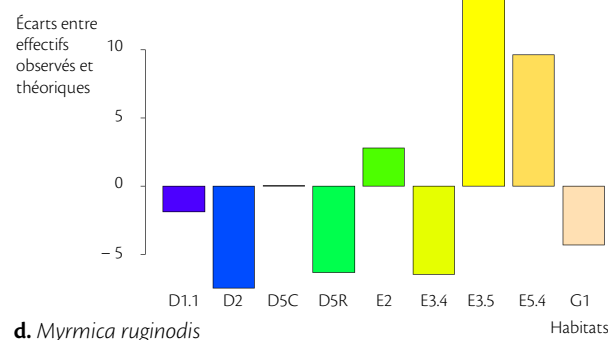
a. *Formica picea*



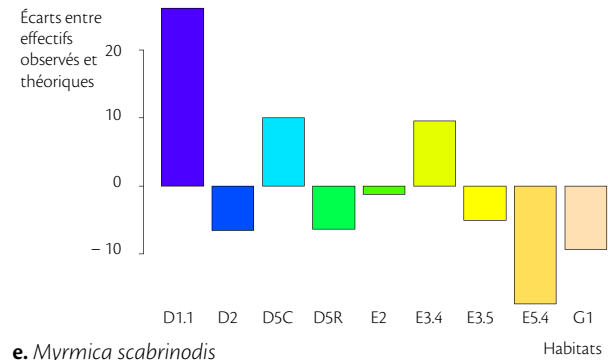
b. *Formica lemami*



c. *Lasius platythorax*



d. *Myrmica ruginodis*



e. *Myrmica scabrinodis*

Figure 6. Représentation graphique des habitats favorables à la présence de *F. picea* (a), *F. lemami* (b), *L. platythorax* (c), *M. ruginodis* (d) et *M. scabrinodis* (e). L'effectif théorique est celui que l'on obtiendrait si la présence de l'espèce était indépendante de l'habitat.



Figure 7. *Myrmica ruginodis*. Cliché : T. DELSINNE.

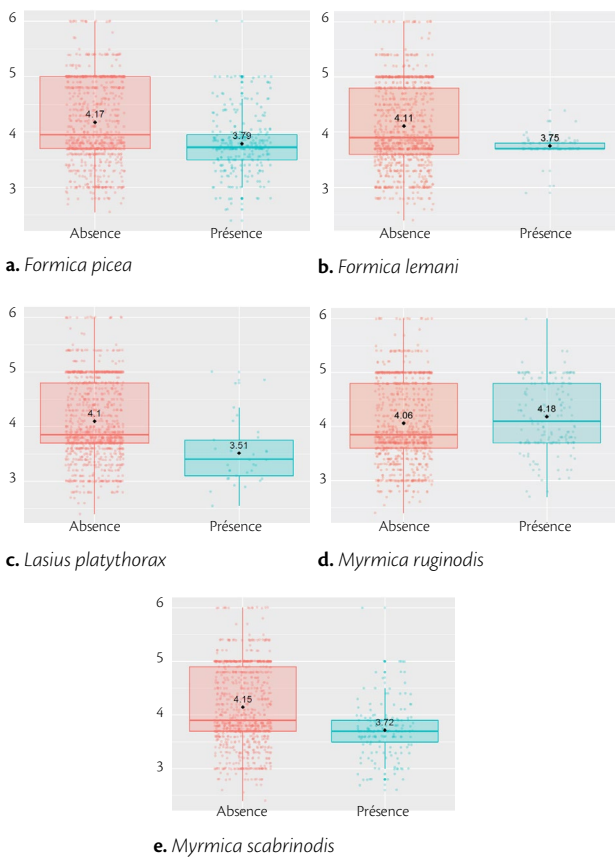


Figure 8. Présence des espèces en fonction du barycentre de végétation. *F. picea* (a), *F. lemani* (b), *L. platythorax* (c), *M. ruginodis* (d) et *M. scabrinodis* (e). En ordonnée, le barycentre de végétation. En abscisse, absence de l'espèce (en rouge) et présence de l'espèce (en bleu). La moyenne est représentée en chiffres.

Comment la présence de l'espèce est-elle influencée par la structure de végétation et l'habitat ?

La régression logistique binaire réalisée (figure 9) pour les trois espèces pour lesquelles cela a été possible (*Formica lemani* et *Lasius platythorax* sont présentes dans trop peu d'habitats) permet les interprétations suivantes :

- *Formica picea* : la probabilité de présence décroît avec l'augmentation du barycentre de végétation. La probabilité de présence est la plus importante dans les habitats « Tourbière haute D1.1 », « Bas-marais acides et tourbières de transition D2 », « Cariçaie D5C » et « Moliniaie E3.5 ».

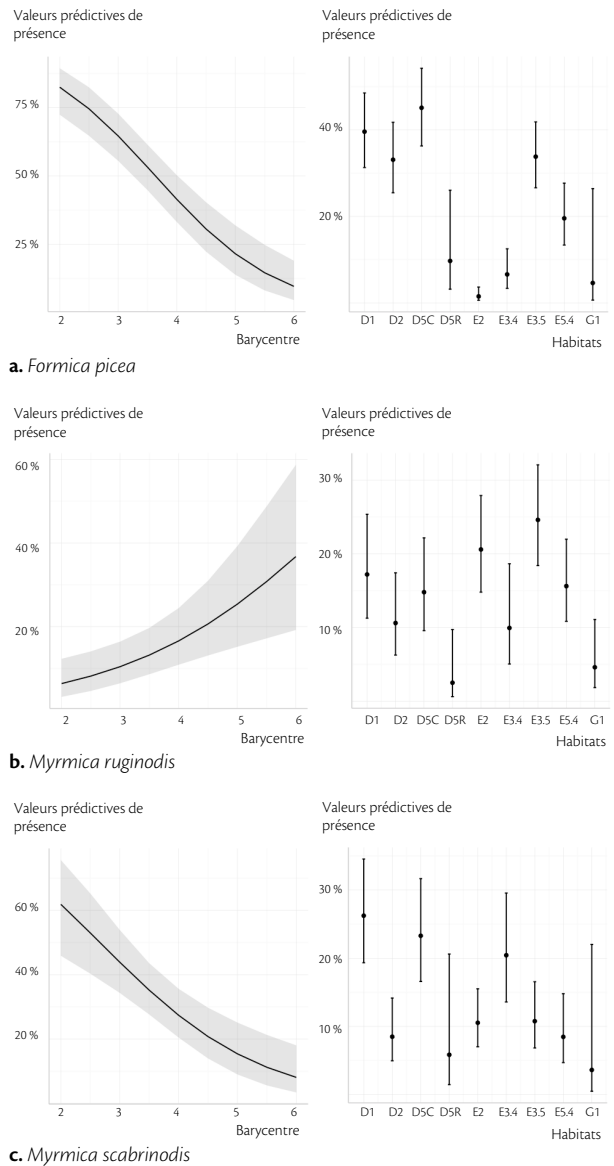


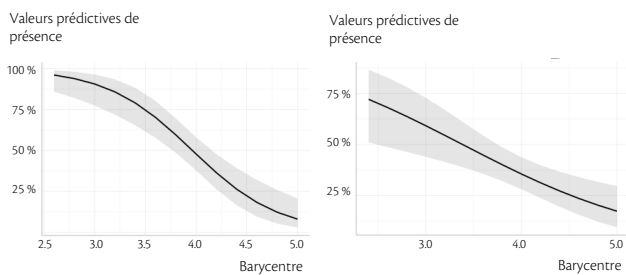
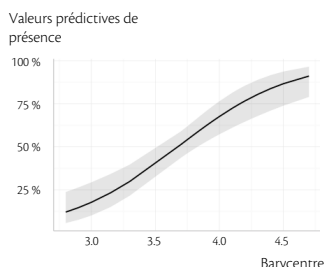
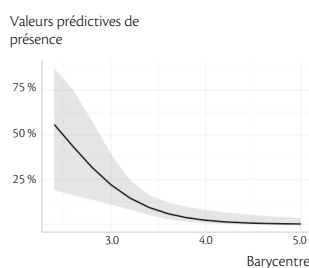
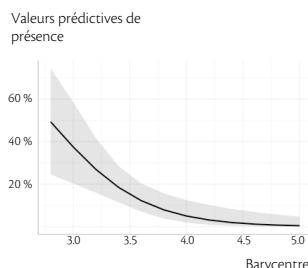
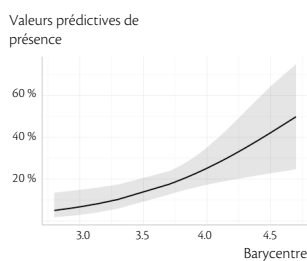
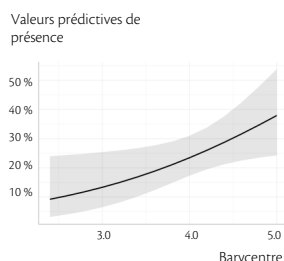
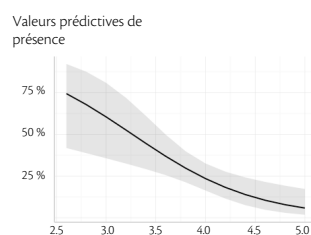
Figure 9. Valeurs prédictives de présence en fonction du barycentre (à gauche) et de l'habitat (à droite) pour *F. picea* (a), *M. ruginodis* (b) et *M. scabrinodis* (c).

- *Myrmica ruginodis* : la probabilité de présence s'accroît avec l'augmentation du barycentre de végétation. La probabilité de présence est la plus importante dans l'habitat « Moliniaie E3.5 ».
- *Myrmica. scabrinodis* : la probabilité de présence décroît avec l'augmentation du barycentre de végétation. La probabilité de présence est la plus importante dans les habitats « Tourbière haute D1.1 » et « Cariçaie D5C ».

La présence de l'espèce est-elle influencée par le barycentre au sein des habitats favorables ?

Les résultats sont significatifs ($P < 0,05$) pour (figure 10) :

- *Formica picea* : au sein des habitats « Cariçaie D5.C » et « Moliniaie E3.5 », la probabilité de présence de l'espèce décroît significativement avec l'augmentation du barycentre.
- *Formica lemani* : au sein de l'habitat « Prairie mésophile E2 », la probabilité de présence de l'espèce augmente significativement avec l'augmentation du barycentre.
- *Lasius platythorax* : au sein des habitats « Tourbière haute

**a1.** *Formica picea* et Cariçaie D5.C**a2.** *Formica picea* et Moliniaie E3.5**b1.** *Formica lemani* et Prairie mésophile E2**c1.** *Lasius platythorax*
et Tourbière haute D1.1**c2.** *Lasius platythorax*
et Prairie mésophile E2**d1.** *Myrmica ruginodis*
et Prairie mésophile E2**d2.** *Myrmica ruginodis*
et Moliniaie E3.5**e1.** *Myrmica scabrinodis* et Cariçaie D5.C

D1.1 » et « Bas-marais acides et tourbières de transition D2 », la probabilité de présence de l'espèce décroît significativement avec l'augmentation du barycentre.

- *Myrmica ruginodis* : au sein des habitats « Prairie mésophile E2 » et « Moliniaie E3.5 », la probabilité de présence de l'espèce augmente significativement avec l'augmentation du barycentre.
- *Myrmica scabrinodis* : au sein de l'habitat « Cariçaie D5.C », la probabilité de présence de l'espèce décroît significativement avec l'augmentation du barycentre.

Figure 10. Valeurs prédictives de présence en fonction du barycentre pour *F. picea* et « Cariçaie D5.C » (**a1**), *F. picea* et « Moliniaie E3.5 » (**a2**), *F. lemani* et « Prairie mésophile E2 » (**b1**), *L. platythorax* et « Tourbière haute D1.1 » (**c1**), *L. platythorax* et « Prairie mésophile E2 » (**c2**), *M. ruginodis* et « Prairie mésophile E2 » (**d1**), *M. ruginodis* et « Moliniaie E3.5 » (**d2**), *M. scabrinodis* et « Cariçaie D5.C » (**e1**).

DISCUSSION

Dans cette étude, nous avons mis en évidence l'influence de l'habitat et de la structure de l'habitat sur la distribution des cinq espèces les plus communes sur les tourbières étudiées : *Formica picea*, *Formica lemani*, *Lasius platythorax*, *Myrmica ruginodis* et *Myrmica scabrinodis*. Le fait que les zones humides et tourbeuses étudiées se situent à proximité les unes des autres, avec une altitude proche et une pente

globalement nulle réduit l'impact des paramètres géographiques et topographiques influençant la répartition des fourmis.

Une synthèse générale des résultats obtenus par espèce dans le contexte de tourbière étudié est proposée (tableau IV).

Tableau IV. Synthèse des préférences d'habitats et de structure de végétation par espèce

Espèces	Habitats préférentiels	Habitats favorables	Habitats défavorables	Structure de végétation favorable au sein de l'habitat
<i>Formica picea</i>	Tourbière haute	Bas-marais acides et tourbières de transition, Cariçaie et Moliniaie	Prairies mésophiles	Basse
<i>Formica lemani</i>	Prairie mésophile			Basse globalement car son habitat quasi-exclusif a un barycentre très bas, mais en son sein l'espèce préfère des structures de végétations herbacées hautes
<i>Lasius platythorax</i>	Tourbière haute et Bas-marais acides et tourbières de transition			Basse
<i>Myrmica ruginodis</i>	Moliniaie et Mégaphorbiaie	Prairies mésophiles	Bas-marais acides et tourbières de transition, roselières et Prairie humide	Haute
<i>Myrmica scabrinodis</i>	Tourbière haute	Cariçaie, Prairie humide	Mégaphorbiaie et Boisement	Basse

Espèce boréo-montagnarde, *F. picea* est présente en Europe, dans le Caucase et en Sibérie occidentale (SEIFERT, 2004). Ses principaux habitats sont des prairies continentales ou de montagne avec des hivers froids (SEIFERT, 2004). Elle se rencontre notamment dans les tourbières et les prairies tourbeuses (BEZDĚČKOVÁ & BEZDĚČKA (2010), ainsi que dans les landes à bruyères (BLATRIX *et al.*, 2013). *F. picea* est une espèce spécialiste des tourbières (VEPSÄLÄINEN *et al.*, 2000). La succession végétale sur des tourbières drainées, avec une augmentation du nombre d'arbres et des conditions d'ombrage, est défavorable à *F. picea* car elle nécessite une exposition au soleil (PUNTTILA *et al.*, 2016). MABELIS & KORCZYNSKA (2012) rapportent que SKWARRA (1929) constatait que *F. picea* n'était pas présente dans les tourbières boisées et dans les endroits où *Calluna vulgaris* (L.) HULL, 1808 dominait, conformément à leurs résultats. *Calluna vulgaris* est fréquemment associée à un habitat inadéquat pour *F. picea* et il est probable que la présence de la callune dans le voisinage immédiat des nids de *F. picea* fournisse trop d'ombre pour une incubation efficace du couvain à l'intérieur des solariums, mais que sa présence dans la localité générale du nid fournit une source de nourriture importante (REES, 2006). *F. picea* construit des nids dans des mousses ou des carex ; dans les Alpes, elle construit même ses nids au sol dans les prairies subalpines et alpines (SEIFERT, 2004). BEZDĚČKOVÁ & BEZDĚČKA (2010) ont mis en évidence des nids principalement dans des touffes de graminées (*Carex* spp, *Nardus stricta* L., 1753) ou dans les tourbières (*Sphagnum* spp.). La partie centrale des nids de l'espèce atteint souvent le niveau de l'eau, mais n'est jamais inondée, et l'hibernation y a lieu (BEZDĚČKOVÁ & BEZDĚČKA, 2007). L'espèce est bien présente dans les zones humides à structure hétérogène (avec des touffes de végétation, des touradons...), alors que dans les prairies humides avec une structure homogène, liée au fauchage mécanique, elle est moins fréquente (GLASER, 2016). La densité de nids mesurée par GLASER (2016) est trois fois plus élevée dans les prairies humides non fauchées (6 nids / 15 m²) que dans les prairies humides fauchées (2 nids / 15 m²). Ces différents éléments bibliographiques semblent tout à fait compatibles avec nos résultats, l'espèce privilégiant les habitats de tourbières hautes avec une structure de végétation basse. Nos résultats montrent que l'espèce trouve dans l'habitat de tourbière haute des conditions *a priori* optimales, les variations de barycentre au sein de cet habitat n'influençant pas

significativement la présence de l'espèce (tendant à indiquer que les variations sont trop faibles ou que l'espèce y trouve de toute façon des conditions favorables). Les habitats de tourbières hautes, du fait de leur ombrotrophie et de leur structure (alternance de buttes, de replats...), permettent l'exploitation de la végétation (les sphaignes, buttes ombrotrophes à callunes...) par les fourmis de la couche supérieure qui est, par définition, non inondée par la nappe. Par ailleurs, la structure globale de végétation reste assez basse du fait du caractère oligotrophe de ces milieux (les espèces présentes sont globalement de petite taille et la fermeture par les ligneux est contenue par l'activité des sphaignes notamment). Enfin, ces milieux, bien qu'humides en profondeur, présentent l'intérêt d'être fortement ensoleillés. Si la présence de la callune n'a pas été relevée en tant que telle, le fait que *F. picea* privilégie les structures de végétation basse, semble confirmer qu'elle serait moins présente sur une tourbière haute couverte de butte de callune en comparaison d'une tourbière haute active, où les tapis de sphaignes dominent.

Formica lemani est une espèce boréo-montagnarde, habitant principalement les zones ouvertes, les clairières et les prairies de montagne, à la fois sèches et humides (CZECHOWSKI ET AL., 2002). Elle est parfois trouvée dans les tourbières et plus rarement dans les forêts humides ombragées. L'espèce occupe tous types de milieux en altitude, de 500 à 2500 mètres d'altitude (optimum au-delà de 1500 mètres) (BLATRIX *et al.*, 2013). *F. lemani* a une préférence nette pour les pâturages et prairies pauvres, mais est souvent présente dans des zones humides (GLASER, 2016). Nos résultats sont cohérents avec cela, puisque l'espèce n'est pas spécialiste des habitats tourbeux, mais se retrouve globalement sur sols minéraux, dans les habitats périphériques prairiaux et préférentiellement dans ceux qui ont une structure de végétation plus élevée.

Lasius platythorax, en comparaison de *L. niger*, préfère clairement les sites plus humides et habite tous les types de forêts ainsi que les tourbières (CZECHOWSKI *et al.*, 2002). Pour GLASER (2016), l'espèce est clairement liée aux milieux humides ouverts, en particulier les prairies humides. Cette espèce construit généralement ses nids dans un substrat organique, fréquemment dans le bois mort (en particulier dans les souches pourries), mais aussi dans le tapis de

végétation avec présence de litière et d'humus (CZECHOWSKI *et al.*, 2002). L'espèce peut apprécier des zones couvertes d'une végétation arbustive naine dense dans laquelle dominant *Empetrum nigrum* L., 1753 et *Calluna vulgaris*, tandis que le recouvrement en sphaigne est très faible (MABELIS & KORCZYNSKA, 2012). Les résultats de la présente étude confirment que l'espèce évite les milieux fermés (boisements, roselières...) et permettent d'émettre l'hypothèse qu'elle privilégie les habitats tourbeux dans lesquels elle trouvera des touffes de végétation, des touradons voire quelques ligneux, dans lesquelles elle pourra établir ses nids.

Myrmica ruginodis est la moins thermophile de toutes les espèces européennes de *Myrmica* (SEIFERT, 1988). Elle est présente en abondance à la fois sur les tourbières et dans les forêts, mais prédomine nettement dans les forêts (VEPSÄLÄINEN *et al.*, 2000). C'est une espèce des forêts humides mais elle fréquente également les habitats ouverts au-dessus de 1000 m d'altitude, évite les lieux secs et exposés au soleil et les habitats anthropisés (CZECHOWSKI *et al.*, 2002). Elle est particulièrement abondante dans les pâtures de montagne (CZECHOWSKI *et al.*, 2002). *M. ruginodis*, espèce tolérante à l'ombre, est capable de persister tout au long de la succession forestière, dont dans les zones fortement boisées (PUNTTILA *et al.*, 2016). L'espèce est, en milieu tourbeux, favorisée par le drainage (PUNTTILA *et al.*, 2016). GLASER (2016) montre que *M. ruginodis* colonise presque tous les types d'habitat qu'il étudie mais qu'elle est absente des prairies riches de fauche. Il précise qu'elle semble particulièrement favorisée par les prairies humides à structure hétérogène (avec touffes de végétation, touradons...). Son appétence pour les milieux à structure haute est donc ici bien confirmée par nos résultats et est cohérente avec ceux rapportés par BELENGUIER *et al.* (2020).

Myrmica scabrinodis est une espèce des milieux humides qui requiert une forte insolation mais est tolérante à l'humidité du sol et qui évite seulement les milieux xérotiques (CZECHOWSKI *et al.*, 2002). Elle est présente dans les milieux ouverts (prairies, pâtures) et en forêt également (mais seulement sur les secteurs ensoleillés, elle évite les bosquets fermés) et elle est fréquente dans les tourbières (CZECHOWSKI *et al.*, 2002 ; GLASER, 2016). *M. scabrinodis* est une espèce plus thermophile que *M. rubra* et *M. ruginodis*, qui a une grande tolérance à l'humidité du sol (SEIFERT, 1988). Un échauffement par insolation suffisamment important permet à l'espèce de concurrencer *M. rubra* et *M. ruginodis*. L'espèce évite les forêts fermées ainsi que les prairies à herbes hautes ou les terrains recouverts d'arbustes (GALKOWSKI & LEBAS, 2015). Son milieu de prédilection est constitué soit de pelouses aux herbes pas trop hautes soit des lisières (GALKOWSKI & LEBAS, 2015). Les plus hautes densités de nids sont atteintes dans les massifs ouverts (parfois extrêmement humides) de sphaignes dans les tourbières (GALKOWSKI & LEBAS, 2015). *M. scabrinodis* réagit de manière significative et positive à la couverture de sphaigne (PUNTTILA *et al.*, 2016). La succession végétale sur des tourbières drainées, avec une augmentation du nombre de grands arbres et des conditions d'ombrage, est défavorable à l'espèce qui nécessite une exposition au soleil (PUNTTILA *et al.*, 2016). *M. scabrinodis* est présentée comme spécialiste des tourbières par VEPSÄLÄINEN *et al.* (2000). Dans leur étude, l'espèce était commune et abondante sur les tourbières, mais bien moins présente vers

les drains, et complètement absente en forêt. Nos résultats sont convergents avec ces éléments bibliographiques puisque les habitats de tourbières hautes sont privilégiés (avec une humidité du sol très importante mais une très bonne exposition aux rayonnements solaires) et les mégaphorbiaies et boisements sont évités. De plus, sa probabilité de présence est plus grande dans les habitats à structure de végétation basse. Au sein des habitats qui lui sont favorables, « Tourbière haute D1.1 » et « Prairie humide E3.4 », les variations de barycentre ne semblent pas influencer la présence de l'espèce. Ces variations de structure de végétation sont peut-être trop faibles au sein de ces habitats (notamment la « Prairie Humide E3.4 ») ou alors constituent des niches possiblement optimales, les variations de barycentre au sein de cet habitat n'influençant pas significativement la présence de l'espèce. Ces résultats sont également cohérents avec ceux rapportés par BELENGUIER *et al.* (2020).

Focus sur *Formica picea*, une espèce patrimoniale



Figure 11. *Formica picea*. Clichés : T. DELSINNE.

Des différentes espèces étudiées dans ce travail, *F. picea* (figure 11), relique glaciaire rare en Europe (CZECHOWSKI *et al.*, 2002), apparaît comme la plus patrimoniale. Plus la taille de l'habitat est grande, plus la probabilité de survie des populations est élevée (MABELIS & CHARDON, 2005). Ses capacités de dispersion semblent limitées (MABELIS & CHARDON, 2005 ; REES, 2006 ; REES *et al.*, 2010). La probabilité que *F. picea* soit présente dans une tourbière n'est pas seulement liée à la taille et à la qualité des habitats, mais aussi à la position, isolée ou non, par rapport aux tourbières les plus proches où l'espèce est présente (MABELIS & KORCZYNSKA, 2012). La présence d'espèces sténotopiques, caractéristiques des tourbières, comme *F. picea*, peut être

utilisée comme indicateur de leurs qualités mais aussi pour évaluer l'effet de la gestion sur les écosystèmes des tourbières (MABELIS & KORCZYNSKA, 2012). D'ailleurs, *F. picea*, pourrait être indicatrice de tourbière en bon état quant au processus de production de tourbe puisque SEIFERT (2004) rapportait que la densité de nids est la plus élevée dans les zones où dominent *Sphagnum magellanicum* BRID., 1798 et *Sphagnum rubellum* WILSON, 1855, deux espèces de sphaignes rouges, importantes dans la turfigenèse.

La dégradation des habitats tourbeux et leur fragmentation peuvent conduire à la disparition de cette espèce hautement spécialisée (PUNTTILA *et al.*, 2016). Les tourbières sont soumises à deux menaces principales : la dessiccation et l'apport de nutriments (MABELIS & KORCZYNSKA, 2012). Ces processus accélèrent la succession de végétation, en particulier la colonisation des arbustes sur les habitats de *F. picea*. VEPSÄLÄINEN *et al.* (2000) ont trouvé l'espèce uniquement sur des tourbières qualifiées de vierges, et le drainage des tourbières se traduisait par une extinction locale de l'espèce. PUNTTILA *et al.* (2016) confirmaient ces résultats et expliquaient par ailleurs que, dans le sud de la Suède, la disparition de *F. picea* des tourbières s'asséchant a été accélérée par la pression de colonisation et l'exclusion compétitive subséquente de *L. platythorax* qui a immigré des coupes forestières d'éclaircie récentes dans les environs.

Formica picea est adaptée à des conditions froides et est tolérante à la saturation en eau (SEIFERT, 2004). Ces qualités constituent fort probablement des adaptations favorables à l'espèce dans la compétition avec les autres fourmis. Dans le contexte auvergnat, avec un climat aux températures hivernales moyennes plus élevées que les zones d'Europe septentrionale ou de Sibérie par exemple, l'avantage de *F. picea* relatif à sa résistance au froid perd de son importance et l'espèce ne peut que s'opposer à ses concurrentes dans les habitats humides (SEIFERT, 2004). Notons d'ailleurs que DELSINNE (2019), dans son étude des fourmis dans le secteur du Puy de Sancy, sommet de l'Auvergne, n'a trouvé l'espèce qu'en prairie humide et tourbière, ce qui semble indiquer, à ce stade, que l'espèce n'est pas présente dans les rares zones subalpines de la région et que donc le réservoir de milieux favorables à l'espèce est concentré au niveau des tourbières seulement (contrairement aux Alpes où l'espèce est signalée dans les prairies subalpines et alpines, comme le montre SEIFERT, 2004).

En Auvergne, *F. picea* semble assez bien répandue dans les tourbières d'altitude (BELENGUIER *et al.*, 2018). Toutefois, au regard des informations précédentes, il apparaît qu'elle pourrait faire l'objet d'une surveillance particulière et d'études spécifiques, en particulier dans le contexte du changement climatique.

CONCLUSION

L'étude réalisée sur quatre tourbières auvergnates permet d'apporter des éléments locaux quant aux préférences écologiques de cinq espèces de fourmis en contexte de tourbière : *Formica picea*, *Formica lemni*, *Lasius platythorax*, *Myrmica ruginodis* et *Myrmica scabrinodis*. Au regard de la bibliographie, les éléments de préférence écologique des différentes espèces sont ici globalement confirmés. Toutefois, les travaux consultés présentent souvent des descriptions générales des habitats, sans approche fine notamment sur la structure. MUNYAI & FOORD (2012) proposent une description de la structure de végétation assez fine, mais dans un contexte différent et avec une myrmécofaune non comparable avec nos résultats. ROZIER (1999) explique qu'il est remarquable de voir le rôle que peuvent jouer de très faibles variations dans la hauteur de la végétation, même si elles semblent imperceptibles. Par exemple, une augmentation de seulement quelques centimètres est suffisante pour remplacer complètement *M. sabuleti* par *M. scabrinodis* et inversement (THOMAS, 1979 in ROZIER, 1999). Aussi, l'approche retenue dans la présente étude demande à être répliquée afin de confirmer les éléments d'autoécologie des fourmis mais pourrait également être affinée, et intégrer possiblement un inventaire floristique et bryofloristique. Si le travail s'est ici centré sur des complexes tourbeux, un travail à l'échelle d'une diversité de milieux plus grande, par exemple au sein des bassins versants dans leur intégralité, semble pertinent. Quant à l'échantillonnage des fourmis, deux limites de l'étude sont à considérer. Le protocole d'inventaire des fourmis utilisé ne permet pas un échantillonnage exhaustif de toutes les espèces et est biaisé en faveur des *Myrmica* (KAUFMANN *et al.*, 2014). Le périmètre de description des habitats retenu (mailles de 16 m²) a été choisi en lien avec les capacités de déplacement théoriques de certaines espèces

mais ne correspond pas au domaine vital potentiel de toutes les espèces.

L'une des espèces étudiée, *F. picea*, présente un statut patrimonial et mériterait de plus amples travaux, notamment dans la perspective du contexte actuel de changement climatique. Les changements de températures pourraient modifier les cortèges de fourmis, et l'ampleur de ce changement dépendra de la distance aux optimums thermiques des différentes espèces et de l'amplitude de leurs niches fondamentales (MUNYAI & FOORD, 2012). Or, la température du sol est affectée par l'humidité du sol et la température atmosphérique, tandis que la proportion de sol nu et de litière (deux facteurs importants pour les fourmis) est influencée par la végétation qui peut elle-même changer à l'avenir (MUNYAI & FOORD, 2012). Par ailleurs, l'énergie radiante qui chauffe les substrats d'alimentation pourrait être plus importante pour les fourmis que la température moyenne (BLATRIX *et al.*, 2016).

Les conséquences du changement climatique sur les fourmis des tourbières d'Auvergne restent à étudier. Ce sont des milieux aux conditions particulières où l'engorgement en eau est important. Ce sont des sites périodiquement chauds, ce qui impacte l'activité de certaines espèces qui ont des températures optimales basses (VEPSÄLÄINEN *et al.*, 2000). À ce stade, établir des projections fines reste difficile. Des études pourraient être développées pour tester plusieurs hypothèses : l'élévation des températures va-t-elle modifier les niches écologiques occupées par certaines espèces de fourmis, par exemple en déplaçant les niches occupées vers des structures de végétation plus haute pour contrer l'effet de la hausse des températures ?

La réalisation d'une étude telle que réalisée ici avec un pas de temps à cinq ou dix ans pourrait s'avérer utile pour évaluer l'évolution potentielle à la fois des habitats et des cortèges de fourmis associés.

Notre étude ne prend en compte que les paramètres d'habitats. Toutefois, la diversité des fourmis et la composition des communautés sont affectées par plusieurs facteurs non-exclusifs, tels que la structure de l'habitat, le microclimat, la disponibilité des ressources et les interactions concurrentielles (ANDERSEN, 2019). Bien que les attributs de l'habitat aient un effet sur la structure des

assemblages de fourmis, leur effet est grossièrement confondu par l'importance capitale de la concurrence entre fourmis (VEPSÄLÄINEN *et al.*, 2000). Aussi, l'intégration des facteurs de compétition interspécifique et de micro-topographie par exemple permettrait une étude plus systémique. Plus généralement, la réalisation de ce même type d'étude dans des situations écologiques variées permettrait de préciser comment les préférences écologiques des espèces peuvent varier en fonction du contexte local et ainsi comprendre les schémas de répartition des espèces à une échelle plus globale.

REMERCIEMENTS

Merci à Thibaut DELSINNE pour la relecture de l'article, ses remarques pertinentes et les photographies qu'il a accepté de nous fournir pour illustrer l'article.

RÉFÉRENCES

- ANDERSEN, A. N. (2019). Responses of ant communities to disturbance: Five principles for understanding the disturbance dynamics of a globally dominant faunal group. *Journal of Animal Ecology*, **88**(3): 350–362. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12907>
- BELENGUIER, L., M. KREDER, V. LOMBARD, M. POUSSIN & C. GALKOWSKI (2020). Densité de nids de *Myrmica* en tourbière : exemple de la tourbière de Jouvion (Puy-de-Dôme). *BIOM*, **1**(1): 35–48. <https://doi.org/10.18145/biom.v1i1.255>
- BELENGUIER, L., M. KREDER, P. BACHELARD, T. DELSINNE, V. LOMBARD, M. POUSSIN, A. SOISSONS & C. GALKOWSKI (2018). Contribution à la connaissance des fourmis d'Auvergne : premier inventaire et répartition des fourmis de zones humides (Hymenoptera Formicidae). *Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux*, **153**/NS **46**(2–4): 221–234. https://www.researchgate.net/publication/331071432_Contribution_a_la_connaissance_des_fourmis_d%27Auvergne_premier_inventaire_et_repartition_des_fourmis_de_zones_humides_Hymenoptera_Formicidae [accessed 01 January 2022]
- BERNADOU, A., R. CÉRÉGHINO, H. BARCET, M. COMBE, X. ESPADALER, & V. FOURCASSIÉ (2013). Physical and land-cover variables influence ant functional groups and species diversity along elevational gradients. *Landscape Ecology*, **28**(7): 1387–1400. <http://doi.org/10.1007/s10980-013-9892-y>
- BEZDĚČKOVÁ, K. & P. BEZDĚČKA (2007). *Formica picea* NYLANDER, 1846 (Hymenoptera: Formicidae) v centrální části Českomoravské vrchoviny. *Acta rerum naturalium*, **3**: 23–28. <https://adoc.pub/formica-picea-nylander-1846-hymenoptera-formicidae-v-central.html>
- BEZDĚČKOVÁ, K. & P. BEZDĚČKA (2010). Mravenec rašelinný (*Formica picea*) ve středních Čechách. *Bohemia centralis*, **30**: 115–120. <https://adoc.pub/mravenec-raelinnny-formica-picea-ve-stednich-echach.html> [accessed 01 January 2022]
- BLATRIX, R., C. GALKOWSKI, C. LEBAS & P. WEGNEZ (2013). *Guide des fourmis de France*. Delachaux et Niestlé, Paris, 287 pp.
- BLATRIX, R., C. LEBAS, C. GALKOWSKI, P. WEGNEZ, R. PIMENTA, D. MORICHON (2016). Vegetation cover and elevation drive diversity and composition of ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in a Mediterranean ecosystem. *Myrmecological News*, **22**: 119–127. https://myrmecologicalnews.org/cms/index.php?option=com_content&view=category&id=633&Itemid=366 [accessed 01 January 2022]
- BOITIER, E. (2004). Caractérisation écologique et faunistique des peuplements d'orthoptères en montagne auvergnate. *Matériaux Orthoptériques et Entomocénétiques*, **9**: 43–78. https://ascete.org/wp-content/uploads/2021/04/MOE_09_BOITIER.pdf [accessed 01 January 2022]
- CZECHOWSKI, W., A. RADCHENKO & W. CZECHOWSKA (2002). *The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland*. Museum and Institute of Zoology, Warszawa (Poland), 200 pp. https://www.antwiki.org/wiki/images/f/f4/Czechowski%2C_W.%2C_Radchenko%2C_A._et_al._2002._The_ants_of_Poland.pdf [accessed 01 January 2022]
- DELSINNE, T. (2019). *Inventaire des fourmis (Hymenoptera : Formicidae) de la Réserve Naturelle Nationale de Chastreix-Sancy*. Rapport réalisé par la Société d'Histoire Naturelle Alcide d'Orbigny pour le Syndicat Mixte du Parc Naturel Régional des Volcans d'Auvergne (RNNCS), 83 pp. https://www.researchgate.net/publication/358303148_Inventaire_des_fourmis_Hymenoptera_Formicidae_de_la_Reserve_Naturelle_Nationale_de_Chastreix-Sancy [accessed 01 January 2022]
- ELMES, G. W. & J. A. THOMAS (1987). *Le genre Maculinea. Les papillons de jour et leurs biotopes. Espèces - Dangers qui les menacent - Protection*. Ligue suisse pour la protection de la nature, Bâle (Switzerland), 512 pp.
- ELMES, G. W., J. A. THOMAS, J. C. WARDLAW, M. E. HOCHBERG, R. T. CLARKE & D. J. SIMCOX (1998). The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*, **2**(1): 67–78. <https://doi.org/10.1023/A:1009696823965>
- GALKOWSKI, C. & C. LEBAS (2015). *Guide d'identification des fourmis du genre Myrmica*. Studio Pixart SRL Unipersonale. DREAL Auvergne, Clermont-Ferrand, et Antarea, Canohès (France), 56 pp.
- GLASER, F. (2016). Artenspektrum, Habitatbindung und naturschutzfachliche Bedeutung von Ameisen (Hymenoptera, Formicidae) am Stutzberg (Vorarlberg, Österreich). *Inatura – Forschung online*, **34**: 26 pp. https://www.inatura.at/forschung-online/ForschOn_2016_034_0001-0026.pdf [accessed 01 January 2022]
- HOFFMANN, B. D. (2010). Using ants for rangeland monitoring: global patterns in the responses of ant communities to grazing. *Ecological Indicators*, **10**(2): 105–111. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.04.016>
- HÖLLDOBLER, E. & O. WILSON (1990). *The Ants*. Springer, Berlin, 732 pp.
- KAUFMANN, B., J.-L. MERCIER, R. ITRAC-BRUNEAU & G. CHMARGOUNOF (2014). *Protocole d'échantillonnage simple permettant d'évaluer la présence et l'importance des Myrmica au sein des communautés de fourmis*. Plan National d'Actions en faveur des *Maculinea*. Université Claude Bernard Lyon I, Université François Rabelais Tours, Office pour les insectes et leur environnement, Guyancourt (France), 6 pp. https://maculinea.pnaopie.fr/wp-content/uploads/2010/11/Protocole_terrain_fourmis-h%C3%B4tes_Maculinea_20-05-2014_VF.pdf [accessed 01 January 2022]
- LARA, C., E. MARTÍNEZ-BOLAÑOS, K. LÓPEZ-VÁZQUEZ, C. DÍAZ-CASTELAZO, C. CASTILLO-GUEVARA, M. CUAUTLE (2020). Effect of agricultural land use change on the structure of a temperate forest ant–plant interaction network. *Entomological Science*, **23**(2): 128–141. <https://doi.org/10.1111/ens.12407>
- LASSAU, S & D. HOCHULI (2004). Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*, **27**(2): 157–164. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03675.x>
- LEBAS, C. (2009). *Clé de reconnaissance des fourmis de France*. Personal website. <http://cle.fourmis.free.fr> [accessed September 2016]
- MABELIS, A. A. & J. P. CHARDON (2005). Survival of the Black bog ant (*Formica transcaucasica* NASANOV) in relation to the fragmentation of its habitat. *Journal of Insect Conservation*, **9**(2): 95–108. <https://doi.org/10.1007/s10841-004-5987-8>
- MABELIS, A. A., & J. KORCZYNSKA (2012). Can the black bog ant (*Formica picea* NYLANDER) survive in the Bieszczady National Park (SE Poland). *Fragmenta Faunistica*, **55**(2): 123–130. <https://doi.org/10.3161/00159301FF2012.55.2.123>
- MAUDA, E. A., G. S. JOSEPH, C. L. SEYMOUR, T. C. MUNYAI, C. THINANDAVHA & S. H. FOORD (2018). Changes in landuse alter ant diversity, assemblages and dominant functional traits in African savannas. *Biodiversity and Conservation*, **27**(4): 947–965. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1474-x>
- MUNYAI, T. C. & S. H. FOORD (2012). Ants on a mountain: spatial, environmental and habitat associations along an altitudinal transect in a centre of endemism. *Journal of Insect Conservation*, **16**(5): 677–695. <https://doi.org/10.1007/s10841-011-9449-9>
- PACHECO, R. & H. L. VASCONCELOS (2012). Habitat diversity enhances ant diversity in a naturally heterogeneous Brazilian landscape. *Biodiversity and Conservation*, **21**(3): 797–809. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0221-y>
- PASSERA, L. & ARON S. (2005). *Les Fourmis. Comportement, Organisation Sociale, Évolution*. Les Presses Scientifiques du CNRC, Ottawa (Canada), 459 pp.
- PUNTTILA, P., O. AUTIO, J. S. KOTIAHO, D. J. KÖTZE, O. J. LOUKOLA, N. NOREIKA, A. VUORI & K. VEP-SÄLÄINEN (2016). The effects of drainage and restoration of pine mires on habitat structure, vegetation and ants. *Silva Fennica*, **50**(2): article id 1462, 36 pp. <https://doi.org/10.14214/sf.1462>
- REES, S. D. (2006). *Conservation genetics and ecology of the endangered Black Bog Ant, Formica picea*. PhD thesis, Cardiff University (United Kingdom), 192 pp. <https://orca.cardiff.ac.uk/id/eprint/56197/1/U584972.pdf> [accessed 01 January 2022]

- REES, S. D., ORLEDGE G. M., BRUFORD M. W. & A. F. G. BOURKE (2010). Genetic structure of the Black Bog Ant (*Formica picea* NYLANDER) in the United Kingdom. *Conservation Genetics*, **11**(3): 823–834. <https://doi.org/10.1007/s10592-009-9915-z>
- ROZIER, Y. (1999). *Contribution à l'étude de la Biologie de la Conservation de Maculinea sp. (Lepidoptera : Lycaenidae) dans les zones humides de la vallée du Haut-Rhône*. Laboratoire de Biométrie et Biologie évolutive (UMR CNRS 5558), Université Claude Bernard Lyon I, 230 pp. <http://maculinea.pnaopie.fr/wp-content/uploads/2013/06/ROZIER-1999-Th%C3%A8se-biologie-conservation-Maculinea-vall%C3%A9e-Haut-Rh%C3%B4ne.pdf> [accessed 01 January 2022]
- SEIFERT, B. (1988). A taxonomic revision of the *Myrmica* species of Europe, Asia Minor, and Caucasia (Hymenoptera, Formicidae). *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, **62**(3): 1–75. <https://doi.org/10.5281/zenodo.24610>
- SEIFERT, B. (2004). The 'Black Bog Ant' *Formica picea* NYLANDER, 1846 – a species different from *Formica candida* SMITH, 1878 (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten*, **6**: 29–38. http://antbase.org/ants/publications/20326/20326_0038.pdf [accessed 01 January 2022]
- SOUZA-CAMPANA, D. R., R. R. SILVA, T. T. FERNANDES, O. G. M. SILVA, L. P. SAAD & M. S. C. MORINI (2017). Twigs in the leaf litter as ant habitats in different vegetation habitats in southeastern Brazil. *Tropical Conservation Science*, **10**: 1–12. <https://doi.org/10.1177/1940082917710617>
- VEPSÄLÄINEN, K., R. SAVOLAINEN, J. TIAINEN & J. VILÉN (2000). Successional changes of ant assemblages: from virgin and ditched bogs to forests. *Annales Zoologici Fennici*, **37**(3): 135–149. <http://www.sekj.org/PDF/anzf37/anzf37-135p.pdf> [accessed 01 January 2022]

ANNEXES : RÉSULTATS DES ANALYSES STATISTIQUES

Le barycentre est-il différent selon l'habitat ?

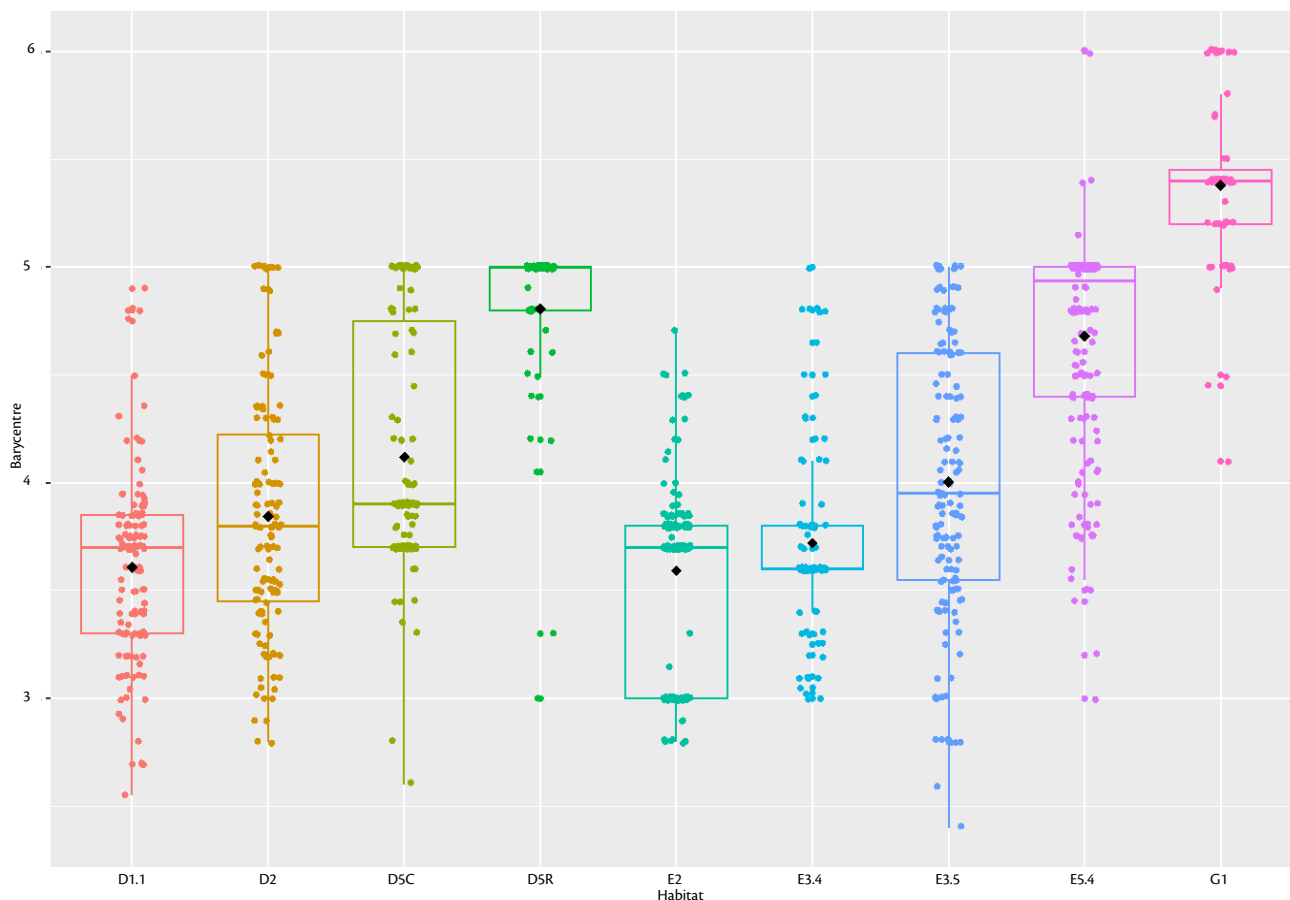


Figure 12. Barycentre de la végétation selon l'habitat.

Tableau V. Barycentre de la végétation selon l'habitat.

Habitats	Tourbière haute D1.1	Tourbières de vallées, bas-marais acides et tourbières de transition D2	Cariçaie D5.C	Roselières D5.R	Prairie mésophile E2	Prairie humide E3.4	Moliniaie E3.5	Mégaphorbiaie E5.4
Tourbières de vallées, bas-marais acides et tourbières de transition D2	0.0365	-	-	-	-	-	-	-
Cariçaie D5.C	2.6×10^{-16}	0.0040	-	-	-	-	-	-
Roselières D5.R	$< 2 \times 10^{-16}$	$< 2 \times 10^{-16}$	9.5×10^{-11}	-	-	-	-	-
Prairie mésophile E2	1.0000	0.0179	9.0×10^{-14}	$< 2 \times 10^{-16}$	-	-	-	-
Prairie humide E3.4	1.0000	1.0000	9.5×10^{-10}	$< 2 \times 10^{-16}$	1.0000	-	-	-
Moliniaie E3.5	$9.6e-08$	0.5219	1.0000	3.8×10^{-15}	7.0×10^{-9}	0.0019	-	-
Mégaphorbiaie E5.4	$< 2e-16$	$< 2e-16$	6.1×10^{-14}	0.8990	$< 2 \times 10^{-16}$	$< 2 \times 10^{-16}$	-	-
Boisement G1	$< 2 \times 10^{-16}$	$< 2 \times 10^{-16}$	$< 2 \times 10^{-16}$	2.4×10^{-13}	$< 2 \times 10^{-16}$	$< 2 \times 10^{-16}$	$< 2 \times 10^{-16}$	$< 2 \times 10^{-16}$

Les cases colorées signifient qu'il n'y a pas de différence significative entre les habitats concernés.

La présence de l'espèce dépend-elle de l'habitat ?

data: table_Myrmica_scabrinodis
 X-squared = 82.486, df = 8, p-value = 1.542×10^{-14}
 data: table_Myrmica_ruginodis
 X-squared = 28.46, df = 8, p-value = 0.0003942
 data: table_Formica_picea
 X-squared = 214.26, df = 8, p-value $< 2.2 \times 10^{-16}$
 data: table_Formica_lemani
 X-squared = 473.69, df = 8, p-value $< 2.2 \times 10^{-16}$
 data: table_Lasius_platythorax
 X-squared = 74.677, df = 8, p-value = 5.724×10^{-13}

Le barycentre est-il différent selon que l'espèce est présente ou absente ?

data: Barycentre[Myrmica_scabrinodis == "NON"] and Barycentre[Myrmica_scabrinodis == "OUI"]
 W = 115460, p-value = 3.536×10^{-13}
 data: Barycentre[Myrmica_ruginodis == "NON"] and Barycentre[Myrmica_ruginodis == "OUI"]
 W = 76086, p-value = **0.01411**
 data: Barycentre[Formica_picea == "NON"] and Barycentre[Formica_picea == "OUI"]
 W = 156230, p-value = 2.447×10^{-13}

data: Barycentre[*Formica_lemani* == "NON"] and
Barycentre[*Formica_lemani* == "OUI"]

W = 60800, **p-value = 6.292×10^{-5}**

data: Barycentre[*Lasius_platythorax* == "NON"] and
Barycentre[*Lasius_platythorax* == "OUI"]

W = 27652, **p-value = 8.126×10^{-7}**

La présence de l'espèce est-elle influencée par le barycentre au sein des habitats favorables ?

Formica picea (D1.1, D2, D5C, E3.5)

Call:glm(formula = *Formica_picea* ~ Barycentre, family = binomial("logit"), data = fourmis_D5C)

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	9.3666	2.0083	4.664	3.10×10^{-6} ***
Barycentre	-2.3636	0.5036	-4.694	2.68×10^{-6} ***

Call:glm(formula = *Formica_picea* ~ Barycentre, family = binomial("logit"), data = fourmis_E3.5)

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	3.2659	1.1274	2.897	0.003770 **
Barycentre	-0.9654	0.2847	-3.391	0.000696 ***

Formica lemani (E2)

Call:glm(formula = *Formica_lemani* ~ Barycentre, family = binomial("logit"), data = fourmis_E2)

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-8.3466	1.6845	-4.955	7.23×10^{-7} ***
Barycentre	2.2702	0.4603	4.932	8.14×10^{-7} ***

Lasius platythorax (D1.1, D2)

Call:glm(formula = *Lasius_platythorax* ~ Barycentre, family = binomial("logit"), data = fourmis_D1.1)

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	6.2196	2.8995	2.145	0.03195 *
Barycentre	-2.4943	0.8687	2.871	0.00409 **

Call:glm(formula = *Lasius_platythorax* ~ Barycentre, family = binomial("logit"), data = fourmis_D2)

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	6.7626	2.5957	2.605	0.00918 **
Barycentre	-2.4253	0.7499	3.234	0.00122 **

Myrmica ruginodis (E2, E3.5)

Call:glm(formula = *Myrmica_ruginodis* ~ Barycentre, family = binomial("logit"), data = fourmis_E2)

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-7.2709	2.0711	3.511	0.000447 ***
Barycentre	1.5457	0.5513	2.804	0.005052 **

Call:glm(formula = *Myrmica_ruginodis* ~ Barycentre, family = binomial("logit"), data = fourmis_E3.5)

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-3.9458	1.3137	-3.004	0.00267 **
Barycentre	0.6906	0.3139	2.200	0.02780 *

Call:glm(formula = *Myrmica_ruginodis* ~ Barycentre, family = binomial("logit"), data = fourmis_E5.4)

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.7113	1.6849	-0.422	0.673
Barycentre	-0.1359	0.3594	-0.378	0.705

Myrmica scabrinodis (D1.1, D5C, E3.4)

Call:glm(formula = *Myrmica_scabrinodis* ~ Barycentre, family = binomial("logit"), data = fourmis_D5C)

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	5.243	2.051	2.556	0.01059 *
Barycentre	-1.607	0.524	-3.066	0.00217 **

